

УДК 630*581.821.1

Н.А. Харченко, О.М. Корчагин, В.Ю. Заплетин

Харченко Николай Алексеевич родился в 1935 г., окончил в 1960 г. Воронежский лесотехнический институт, доктор биологических наук, профессор, кафедры экологии, защиты леса и лесного охотоведения Воронежской государственной лесотехнической академии, заслуженный лесовод РФ. Имеет свыше 200 научных работ в области экологии, защиты леса и лесного охотоведения.

E-mail: vglta@vglta.vrn.ru



ХАРАКТЕРИСТИКА УСТЬИЧНОГО АППАРАТА ЛИСТЬЕВ СЕЯНЦЕВ *QUERCUS ROBUR* L. В СВЯЗИ С РАЗЛИЧНЫМИ УСЛОВИЯМИ ЗАТЕНЕНИЯ*

Представлены результаты трехлетнего изучения устьичного аппарата семян дуба черешчатого в условиях различного затенения.

Ключевые слова: дуб черешчатый, семена, затенение, устьица.

Одним из наиболее важных абиотических факторов внешней среды, лимитирующих выживание самосева под материнским пологом дубрав, является освещенность [1, 5]. Анатомический анализ помогает раскрыть структурные особенности адаптации молодых дубков к условиям подпологового затенения. Один из важных анатомических показателей, характеризующих реакцию растения на изменение светового режима, – состояние устьичного аппарата его листьев [6, 9].

Объектами исследования служили трехлетние семена дуба черешчатого (*Quercus robur* L.), выращиваемые в лесном питомнике Правобережного лесничества учебно-опытного лесхоза ВГЛТА.

Посевную пятистрочную ленту затеняли деревянными щитами; повторность опытных вариантов и контроля – 4-кратная, в каждой повторности 4 повторения (делянки площадью 1 м²). Схема опыта приведена в табл. 1. Снятием затенения посевов в разные годы имитировали осветление самосева в год, следующий после массового появления всходов, как это рекомендуется в лесоводственной практике [4, 8].

Таблица 1

Схема опыта к третьему вегетационному периоду

| Вариант опыта | Процент затенения посевов* | | |
|------------------------------|----------------------------|---------|---------|
| | 1-й год | 2-й год | 3-й год |
| Контроль | 0 | 0 | 0 |
| Вариант 1: | | | |
| постоянное затенение | 50 | 50 | 50 |
| осветление на 2-й и 3-й годы | 50 | 0 | 0 |
| « на 3-й год | 50 | 50 | 0 |
| Вариант 2: | | | |
| постоянное затенение | 75 | 75 | 75 |
| осветление на 2-й и 3-й годы | 75 | 0 | 0 |

* Исследования, выполненные в июле 2004 г., являются продолжением работ, начатых в 2002 – 2003 гг. [2, 3].

| | | | |
|-----------------------------|----|----|----|
| « на 3-й год | 75 | 75 | 0 |
| Вариант 3: | | | |
| постоянное затенение | 88 | 88 | 88 |
| освещение на 2-й и 3-й годы | 88 | 0 | 0 |
| « на 3-й год | 88 | 88 | 0 |
| Вариант 4** | 95 | – | – |

*Процент от полного солнечного освещения (ПСО), для полуденного периода в ЦЧР РФ составляет около 100 тыс. лк.

**Растения полностью погибли к началу 2-го вегетационного периода.

Таблица 2

Сравнительная характеристика устьичного аппарата *Quercus robur* L.

| Вариант опыта | ПУ, шт.·мм ⁻² | МКМ | |
|--|--------------------------|-------------------|-------------------|
| | | ДУ | ШУ |
| Листья трехлетних сеянцев | | | |
| Контроль | 247,0±14,30 | 26,3±0,44 | 19,5±0,36 |
| Постоянное затенение посевов | | | |
| Вариант 1 | 261,0±21,50 | 25,5±0,40 | 18,8±0,43 |
| | $t_{к-1} = 0,5$ | $t_{к-1} = 1,3$ | $t_{к-1} = 1,2$ |
| Вариант 2 | 190,0±11,20 | 27,9±0,89 | 21,0±0,49 |
| | $t_{к-2} = 3,1$ | $t_{к-2} = 1,6$ | $t_{к-2} = 2,5$ |
| | $t_{1-2} = 2,9$ | $t_{1-2} = 2,5$ | $t_{1-2} = 3,4$ |
| Вариант 3 | 241,0±12,10 | 25,9±0,50 | 19,5±0,39 |
| | $t_{к-3} = 0,3$ | $t_{к-3} = 0,6$ | $t_{к-3} = 0$ |
| | $t_{1-3} = 0,8$ | $t_{1-3} = 0,6$ | $t_{1-3} = 1,2$ |
| | $t_{2-3} = 3,1$ | $t_{2-3} = 2,0$ | $t_{2-3} = 2,4$ |
| Освещение посевов на 2-й и 3-й годы | | | |
| Вариант 1: | | | |
| на 2-й год | 305,0±14,50 | 26,8±0,55 | 19,5±0,28 |
| | $t_{к-01} = 2,8$ | $t_{к-01} = 0,7$ | $t_{к-01} = 0$ |
| | $t_{1-01} = 1,7$ | $t_{1-01} = 1,9$ | $t_{1-01} = 1,4$ |
| на 3-й год | 321,0±15,0 | 26,4±0,49 | 20,2±0,32 |
| | $t_{к-02} = 3,6$ | $t_{к-02} = 0,2$ | $t_{к-02} = 1,5$ |
| | $t_{1-02} = 2,3$ | $t_{1-02} = 1,4$ | $t_{1-02} = 2,6$ |
| | $t_{01-02} = 0,8$ | $t_{01-02} = 0,5$ | $t_{01-02} = 1,6$ |
| Вариант 2: | | | |
| на 2-й год | 267,0±10,70 | 25,2±0,33 | 19,5±0,30 |
| | $t_{к-01} = 1,1$ | $t_{к-01} = 2,0$ | $t_{к-01} = 0$ |
| | $t_{2-01} = 5,0$ | $t_{2-01} = 2,8$ | $t_{2-01} = 2,6$ |
| на 3-й год | 247,0±17,30 | 25,8±0,48 | 19,6±0,35 |
| | $t_{к-02} = 0$ | $t_{к-02} = 0,8$ | $t_{к-02} = 0,2$ |
| | $t_{2-02} = 2,8$ | $t_{2-02} = 2,1$ | $t_{2-02} = 2,3$ |
| | $t_{01-02} = 1,0$ | $t_{01-02} = 1,0$ | $t_{01-02} = 0,2$ |
| Вариант 3: | | | |
| на 2-й год | 281,0±19,80 | 26,1±0,56 | 20,5±0,39 |
| | $t_{к-01} = 1,4$ | $t_{к-01} = 0,3$ | $t_{к-01} = 1,9$ |
| | $t_{3-01} = 1,7$ | $t_{3-01} = 0,3$ | $t_{3-01} = 1,8$ |
| на 3-й год | 273,0±5,5 | 25,3±0,50 | 19,6±0,36 |
| | $t_{к-02} = 1,7$ | $t_{к-02} = 1,5$ | $t_{к-02} = 0,2$ |
| | $t_{3-02} = 2,4$ | $t_{3-02} = 0,8$ | $t_{3-02} = 0,2$ |
| | $t_{01-02} = 0,4$ | $t_{01-02} = 1,1$ | $t_{01-02} = 1,7$ |

| Молодые и старые листья всходов | | | |
|---------------------------------|-------------|------------|-----------|
| Контроль: | | | |
| молодые листья | 439,0±15,00 | 20,0±0,46 | 15,4±0,16 |
| старые « | 359,0±10,10 | 22,7±0,94 | 16,7±0,48 |
| | $t = 4,4$ | $t = 2,6$ | $t = 2,6$ |
| Вариант 1: | | | |
| молодые листья | 274,0±3,70 | 22,7±0,29 | 16,7±0,48 |
| старые « | 244,0±3,90 | 21,7±16,90 | 16,9±0,63 |
| | $t = 5,6$ | $t = 0,1$ | $t = 0,3$ |

Изучение устьичного аппарата листа проводили по методу отпечатков Д. Анели [7]. Определяли плотность (ПУ), длину (ДУ) и ширину (ШУ) устьиц в открытом состоянии.

В первый вегетационный период роста всходов установлено существенное снижение плотности расположения устьиц при усилении затенения посевов. Однако в вариантах с наибольшим затенением (88 и 95 % от ПСО) отмечена тенденция к абсолютному увеличению ПУ. Установленная в первый год тенденция еще более проявилась в последующие годы. Так, ПУ листьев трехлетних сеянцев дуба черешчатого при затенении 75 % от ПСО ($190 \pm 11,20$ шт.·мм²) была существенно ниже, чем в остальных вариантах опыта и контроле, где она составляла около 250 шт.·мм². При затенении 88 % от ПСО плотность устьиц снова увеличивалась до показателей контрольных сеянцев, растущих без затенения (табл. 2). Данный факт противоречит общепризнанному мнению о том, что ПУ должна снижаться по мере затенения листьев.

Этот феномен может быть обусловлен, на наш взгляд, двумя причинами. Во-первых, в вариантах с наибольшим затенением (88 и 95 %) уровень освещения всходов столь низок, что это оказало общее влияние на задержку роста и развития растительного организма в целом и листовой пластинки в частности. Если предположить, что ПУ генетически детерминированный признак, то при достижении листовой пластинкой нормальных размеров сохраняется начальная плотность устьиц. Во-вторых, листья вариантов 3 и 4, по нашему мнению, оказались на ранней стадии своего развития более молодыми, рост листовых пластинок еще не закончился и поэтому плотность устьиц (по абсолютным значениям) выше, чем в более освещенных вариантах.

Подтверждением второго предположения могут служить данные табл. 2. ПУ молодых листьев, у которых рост растяжением листовых пластинок еще не закончился, существенно превышает ПУ старых листьев того же варианта.

Незначительные отличия по длине и ширине устьиц наблюдаются только в варианте 2, где размеры устьиц несколько больше, чем в остальных вариантах (28×21 мкм против 26×19 мкм).

Размеры устьиц в вариантах 1 и 3 при освещении не изменились по сравнению с неосветленными участками. В варианте 2 при освещении размеры устьиц оказались несколько меньше, чем у сеянцев с неосветленных делянок.

Диапазон затенения посевов в опыте был очень широк: от 0 до 95 % от ПСО – в первый год, от 0 до 88 % – на второй и третий. Однако существенных отличий в размерах устьиц не установлено. Это свидетельствует о том, что размеры устьиц в большей степени детерминированы генетически, чем подвержены воздействию факторов внешней среды.

На наш взгляд, заслуживает внимания тот факт, что у сеянцев, которые вначале росли при затенении, а в последующие год или два без него, плотность устьиц оказалась больше, чем у сеянцев, растущих постоянно при полном солнечном освещении (табл. 2). Сеянцы варианта 1, освещенные на второй и третий годы, характеризуются более высокой ПУ (около 310 шт.·мм⁻²) по сравнению с контролем и при затенении 50 % от ПСО (около 255 шт.·мм⁻²). В варианте 2 при освещении на второй и третий годы ПУ оказалась близка к таковой контроля. В варианте 3 также выявлена тенденция увеличения ПУ при освещении по сравнению с сеянцами контроля.

Выводы

1. При отборе образцов для определения ПУ следует учитывать степень развития листовой пластинки и возраст листа.

2. Плотность расположения устьиц на листьях трехлетних сеянцев дуба черешчатого в условиях затенения от 0 до 75 % от ПСО существенно и постоянно снижается. Увеличение затенения до 88 и 95 % от ПСО не вызывает снижения ПУ.

3. Размеры (длина, ширина) открытых устьиц не имеют четко выраженной зависимости от условий затенения.

4. ПУ сеянцев дуба черешчатого, которые вначале росли при различном затенении, а в последующие год или два без него, оказалась больше, чем у сеянцев, растущих постоянно при полном солнечном освещении.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бондаренко, В.Д. О естественном возобновлении дуба [Текст] / В.Д. Бондаренко // Лесн. хоз-во. – 1987. – № 5. – С. 71–73.
2. Заплетин, В.Ю. Характеристика устьичного аппарата листьев всходов *Quercus robur* L. в связи с различными условиями их затенения [Текст] / В.Ю. Заплетин, О.М. Корчагин // Лес. Наука. Молодежь–2003 : сб. материалов по итогам НИР молодых ученых ВГЛТА за 2003 г. / под ред. Л.Т. Свиридова . – Воронеж, 2003. – С. 47–56.
3. Корчагин, О.М. Изучение устьичного аппарата листьев всходов *Quercus robur* L. в связи с различным световым режимом [Текст] / О.М. Корчагин, В.Ю. Заплетин // Актуальные проблемы лесного комплекса: сб. науч. тр. по итогам 5-й Междунар. научно-практ. конф. – Брянск, 2004. – С. 84–87.
4. Петров, В.А. Содействие естественному возобновлению дуба путем осветления [Текст] / В.А. Петров // Тр. Мар. гос. техн. ун-та. – 1996. – № 2. – С. 6–8.

5. Рыжков, О.В. Экологические факторы, ограничивающие естественное возобновление дуба в Центрально-Черноземном заповеднике [Текст] / О.В. Рыжков // Экология. – 1994. – № 5. – С. 22–27.
6. Серебряков, И.Г. Некоторые данные по истории развития листьев черемухи и липы [Текст] / И.Г. Серебряков // Вестник МГУ. – 1947. – № 7. – С. 45–49.
7. Фурст, Г.Г. Методы анатомо-гистохимического исследования растительных тканей [Текст] / Г.Г. Фурст. – М. : Наука, 1979. – 155 с.
8. Юнаш, Г.Г. Семенное возобновление дуба в островных нагорных дубравах Центральной лесостепи [Текст]: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук / Юнаш Г.Г. – Воронеж, 1953. – 23 с.
9. Roberts, J. Factors affecting stomatal conductance of bracken below a forest canopy [Text] / J. Roberts, J. S. Wallace, R. M. Pitman // J. Appl. Ecol. – 1984. – N 5. – P. 643–655.

N.A. Kharchenko, O.M. Korchagin, V.Yu. Zapletin

Characteristic of Stomatal Apparatus for Seedling Leaves of English Oak due to Different Shading Conditions

Results of three-year study of stomatal apparatus for English oak seedlings in different shading conditions are presented.

Keywords: English oak, seedlings, shading, stomata.
