

УДК 574.9:581.1

СТРОЕНИЕ КОРНЕЙ СВИДЕТЕЛЬСТВУЕТ О СПОСОБНОСТИ *Heracleum sosnowskyi* БЫСТРО ПОГЛОЩАТЬ РЕСУРСЫ ПРИ ОПТИМАЛЬНЫХ ПОЧВЕННЫХ УСЛОВИЯХ

© 2018 г. А.А. Бетехтина^{1*}, А.О. Сергиенко¹, Д.В. Веселкин^{1,2}

¹Уральский федеральный университет им. первого Президента России Б.Н. Ельцина,
620002 Екатеринбург, просп. Миру, 19

²Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

*E-mail: betechtina@mail.ru

Поступила в редакцию 28.12.2016 г.

С использованием стандартных методов морфологии и анатомии растений сравнивали строение корневых систем и корней инвазивного *Heracleum sosnowskyi* и местного вида *H. sibiricum* в трех местообитаниях в подзоне южной тайги. Выявлены различия строения корневых систем и корней *H. sosnowskyi* и *H. sibiricum*, обеспечивающие инвазивному виду способность поглощать ресурсы при оптимальных почвенных условиях: по частоте встречаемости эфемерных корней, числу порядков ветвления корней, размерам поглощающих корней и развитию элементов ксилемы.

DOI: 10.7868/S0002332918030050

К 2015 г. >13 тыс. видов растений, или 3.9% видов флоры Земли, натурализовались в новых для них регионах (van Kleunen *et al.*, 2015). Таким глобальным перемешиванием биоты обуславливается актуальность изучения инвазивных организмов и механизмов инвазий (Миркин, Наумова, 2002; Kumschick *et al.*, 2015).

В метаанализе признаков строения 125 инвазивных и 196 неинвазивных видов растений установлено, что инвазивный статус положительно коррелирует с высокой относительной скоростью роста, высокой интенсивностью физиологических процессов, большей аллокацией биомассы в листья и побеги (van Kleunen *et al.*, 2010). В другом метаанализе показана повышенная фенотипическая пластичность инвазивных растений по сравнению с местными (Davidson *et al.*, 2011). В обоих обзорах из параметров подземных органов использованы самые общие (подземная биомасса и соотношение подземной и надземной биомасс), а список признаков надземных органов существенно шире (van Kleunen *et al.*, 2010; Davidson *et al.*, 2011). Декларировано, что особенности инвазивных растений в подземной сфере изучены меньше, чем в надземной (Smith *et al.*, 2014). При этом относительно больше информации о подземных органах инвазивных деревьев (Hodge, 2004; Craine *et al.*, 2011; Jo *et al.*, 2014; Smith *et al.*, 2014; Keser *et al.*, 2015; Веселкин, Прокина, 2016), по сравнению с таковыми у трав.

Важный инвазивный вид в Европе и России — *Heracleum sosnowskyi* Manden. (Виноградова и др., 2010; Delivering..., 2012). Разные аспекты его аутоэкологии, демографии и физиологии во вторичном ареале были исследованы ранее (Сацыпорова, 1984; Dalke *et al.*, 2015) как и физиологические и морфологические характеристики близкого *H. mantegazzianum* Somm. et Lev. (Cock *et al.*, 2007). У некоторых видов Ариасеae описано строение подземных органов (Петрова, 2007, 2012; Салпагарова и др., 2012), но о борщевиках таких сведений нет. *H. sosnowskyi* образует арбускулярную микоризу с меньшей интенсивностью, чем местные виды (Бетехтина, Веселкин, 2015; Majewska *et al.*, 2015).

Обосновано предположение, что большая биомасса гигантских борщевиков, большая площадь их активно транспирирующих листьев (Dalke *et al.*, 2015) и высокая скорость роста должны коррелировать с какими-то особенностями подземных поглощающих органов.

Цель работы — выявление морфологических и анатомических особенностей корневой системы и корней инвазивного *H. sosnowskyi*, которые можно было бы рассматривать как компоненты его инвазивного синдрома. Для этого с использованием стандартных методов морфологии и анатомии растений сравнили строение корневых систем и корней *H. sosnowskyi* и местного *Heracleum sibiricum* L. с учетом экологической изменчивости.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Сбор материала выполнен в июне 2014 г. и июле 2015 г. на Среднем Урале (в Екатеринбурге), в южной части бореальной зоны Среднего Урала с умеренно континентальным климатом. Интенсивный рост растений длится с мая по август. Средняя продолжительность периода с температурой выше 10 °С составляет 127 сут. Средняя температура июля 17.6 °С, января – 12.6 °С. Среднегодовое количество осадков 537 мм с максимум в июле. Преобладающая растительность на окружающих территориях – сосновые леса; почвы – дерново-подзолистые и буроземы. *H. sosnowskyi* отмечен в Свердловской обл. с 1994 г. (Определитель..., 1994). В Екатеринбурге местами его натурализации и возможными центрами распространения были ботанические сады УрО РАН (БС УрО РАН) и Уральского федерального университета (БС УрФУ). В настоящее время *H. sosnowskyi* спорадически распространен в Екатеринбурге и в окрестностях по днищам небольших водотоков, обочинам дорог, пустырям.

Сбор материала выполнен на трех участках, на которых *H. sosnowskyi* и *H. sibiricum* произрастали совместно или в непосредственной близости один от другого.

На участке 1 отмечены заросли борщевика в БС УрО РАН (56°47'56" с.ш., 60°36'37" в.д.; 2014–2015 гг.); почва дерново-подзолистая тяжело суглинистая; общее проективное покрытие надземных частей растений 50%; единичны *Salix* sp. и *Padus avium* Mill.; доминанты травянистого покрова: *H. sosnowskyi*, *Urtica dioica* L., *Leonurus quinquelobatus* Gilib., *Arctium tomentosum* Mill.

На участке 2 обнаружены самовозобновляющиеся монодоминантные посадки борщевика в БС УрФУ (56°35'06.6" с.ш., 60°19'15.7" в.д.; 2015 г.); почва дерново-подзолистая суглинистая; общее проективное покрытие надземных частей растений 100%; единичны *Salix* sp. и *Padus avium*; в травянистом покрове встречаются *Dactylis glomerata* L., *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv. *H. sibiricum*.

На участке 3 заросли *H. sosnowskyi* отмечены на обочине Екатеринбургской кольцевой дороги (56°53'13.5" с.ш., 60°46'59.8" в.д.; 2015 г.); почва – конструктором на откосе с уклоном 25–30°; общее проективное покрытие надземных частей растений 50%; верхний ярус – *H. sosnowskyi*, *Pinus sylvestris* L. и *Populus tremula* L.; напочвенный покров состоит из луговых, опушечных и рудеральных видов; *H. sibiricum* собран на обочине той же дороги.

На каждом участке выкопано по 4–5 генеративных особей каждого вида борщевиков с цельными корневыми системами, которые очищали, фотографировали, описывали, часть корней фиксировали в 70%-ном этаноле. При общем анализе строения корневых систем порядки корней выделяли,

считая главный корень или придаточный корень на корневище корнем I порядка, боковые возникшие на них корни – корнями II порядка и т.д. (Себреяков, 1952). Такой способ выделения порядков – центробежный (Berntson, 1997). Он отражает порядок возникновения корней. Отдельно отмечали эфемерные корни – ризогенные поглощающие корни, располагающиеся пучками на боковых корнях вторичного строения (Петрова, 2012). Не придерживались определения, по которому эфемерными считаются все корни с продолжительностью жизни 1–2 года (Xia *et al.*, 2010).

Диаметры корней порядков I–III измеряли в свежем состоянии штангенциркулем с точностью 0.05 мм. Толщину главного корня определяли в области корневой шейки. Диаметры корней порядков II и III измеряли в пятикратной повторности у особи в основании соответствующих корней. Диаметры корней порядков IV–VI определяли на фиксированном материале в 15-кратной повторности у особи на поперечных срезах, сделанных посередине соответствующих корней.

Для изучения анатомических характеристик использовали только поглощающие корни, к которым относили все корни первичного строения с корневым окончанием и меристемой (Berntson, 1997). Для анатомического анализа у каждой особи случайно отбирали по 15–20 поглощающих корней. С каждого корня делали несколько поперечных срезов толщиной 12–15 мкм, из которых анализировали только один. Срезы просматривали и фотографировали с помощью микроскопа Leica DM 5000 (Leica, Германия) при 200–400-кратном увеличении. На фотографиях срезов корней первичного строения с использованием программы Simagis Mesoplant (СИАМС, Россия) фиксировали общепринятые признаки тонких корней (Cornelissen *et al.*, 2003).

При оценке различий признаков использовали критерий χ^2 – для долей; дисперсионный (ANOVA, MANOVA) анализ – для количественных признаков; критерий Манна–Уитни (MW) – для признаков, измеренных в порядковой шкале. Факторный анализ проводили методом главных компонент с пороговым минимальным собственным значением компонент, равным 1. Через символ \pm приведена стандартная ошибка (SE).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Строение корневых систем. H. sosnowskyi и *H. sibiricum* – стержнекорневые гемикриптофиты; первый – монокарпик, второй – поликарпик. У обоих видов корневая система представлена главным, придаточными и боковыми корнями. Корневая система генеративных особей *H. sosnowskyi* – эпигеогенное короткое корневище и стержневой

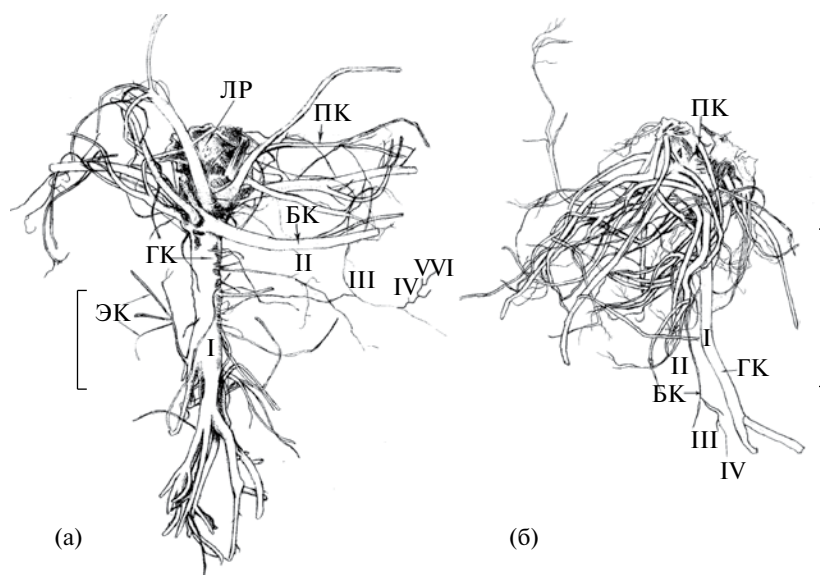


Рис. 1. Корневые системы *Heracleum sosnowskyi* (а) и *H. sibiricum* (б). ГК – главный корень, БК – боковой корень, ПК – придаточный корень, ЛР – листовый рубец, ЭК – эфемерный корень. Римские цифры – порядки, выделенные центробежно. Масштаб – 15 см.

корень (рис. 1а). От корневища, которое образовано погруженными в почву базальными метамерами годичного прироста главного побега, отходят придаточные корни разной толщины. У особи максимальное число порядков ветвления корней V–VI. Корневая система *H. sibiricum* – эпигеогенное короткое корневище с системой главного и придаточных корней (рис. 1б). Корневище состоит из горизонтально расположенных годичных приростов главного побега. Главный корень может быть ориентирован и горизонтально, и вертикально. Максимальное у особи число порядков ветвления корней IV–V.

У *H. sosnowskyi* по сравнению с *H. sibiricum* (табл. 1), во-первых, значимо выше абсолютная масса подземных органов, но ниже их доля в общей биомассе; во-вторых, значимо больше порядков ветвления корней; в-третьих, корни одного и того же порядка обычно в 2–2.5 раза толще; в-четвертых, у большего числа особей обнаружены эфемерные корни.

Строение поглощающих корней. Тонкие особенности внутреннего строения исследовали на срезах живых корней ($n = 169$), которые не имели признаков онтогенетических преобразований. Критерии отнесения корней к этой категории: наличие недеформированных округлых стелы и коры с ясно различимыми слоями ризодермы и/или экзодермы; сохранение состояния тургора клеток коры. Строение поглощающих корней у двух видов борщевиков сравнивали с помощью одно- и двухфакторного ANOVA и MANOVA. В однофакторной схеме экологическую изменчивость, обусловленную

вариабельностью строения корней между местообитаниями, не выделяли, а в двухфакторных схемах выделяли. Сборы из БС УрО РАН 2014 и 2015 гг. анализировали как сборы из разных мест.

По полному комплексу признаков живые корни последнего порядка у *H. sosnowskyi* и *H. sibiricum* имеют разное строение. Об этом свидетельствуют значимые величины λ Уилкса. В однофакторном MANOVA $\lambda = 0.79$, $F_{(7; 161)} = 5.96$, $P < 0.0001$ (λ – критерий лямбда Уилкса, F – критерий Фишера с указанными числами степеней свободы для фактора и для ошибки; P – значимость различий). В двухфакторном MANOVA для видовых различий $\lambda = 0.88$, $F_{(7; 155)} = 3.13$, $P = 0.0041$. Частные различия между видами состоят в том (табл. 2), что у *H. sosnowskyi* по сравнению с *H. sibiricum*, во-первых, в целом толще корни и кора в них; во-вторых, лучше развита ксилема, что выражается в большей длине лучей ксилемы и в большем максимальном диаметре сосуда метаксилемы. Значимые различия по этим признакам установлены как в одно-, так и в двухфакторном ANOVA. Только по результатам однофакторного ANOVA можно обсуждать различия между видами *Heracleum* по диаметру стелы. Поэтому утверждение, что *H. sosnowskyi* и *H. sibiricum* различаются по этому признаку, менее надежно.

Экологическая изменчивость – важная причина варьирования строения корней борщевиков. Об этом свидетельствуют значимые значения λ Уилкса в двухфакторном MANOVA для фактора “местообитание”: $\lambda = 0.4$, $F_{(21; 445.6)} = 8.06$, $P < 0.0001$. Однако большие различия между местообитаниями

Таблица 1. Признаки корневых систем *Heracleum sosnowskyi* и *H. sibiricum* (среднее \pm SE, или размах)

Признак	Число		<i>Heracleum</i>		Значимость различий	
	мест	особей	<i>sosnowskyi</i>	<i>sibiricum</i>	критерий	<i>P</i>
Масса подземных органов, г	3	27	130 \pm 19	57 \pm 12	ANOVA	0.0043
Доля подземных органов в массе особи, %	3	27	16 \pm 2	36 \pm 4	ANOVA	< 0.0001
Число порядков ветвления корней, порядки	2	20	5–6	4–5	MW	0.0009
Диаметры корней разных порядков, мм						
I	1	10	67.50 \pm 3.16	27.60 \pm 3.7	ANOVA	< 0.0001
II	1	10	17.28 \pm 2.36	9.10 \pm 0.86	ANOVA	0.0115
III	1	10	5.22 \pm 1.24	2.28 \pm 0.35	ANOVA	0.0533
IV	1	10	0.38 \pm 0.04	0.20 \pm 0.03	ANOVA	0.0044
V	1	10	0.18 \pm 0.03	0.10 \pm 0.01	ANOVA	0.0242
VI	1	5	0.08 \pm 0.01	–	–	–
Доля особей с эфемерными корнями, %	4	36	84	24	χ^2	0.0009

Примечание. “–” – корни VI порядка у *H. sibiricum* не обнаружены, MW – критерий Манна–Уитни.

Таблица 2. Признаки строения поглощающих корней *Heracleum sosnowskyi* и *H. sibiricum* (среднее \pm SE)

Признак	<i>Heracleum</i>		Значимость различий (<i>P</i>) в ANOVA	
	<i>sosnowskyi</i> (<i>n</i> = 108)	<i>sibiricum</i> (<i>n</i> = 61)	одно-факторном	двух-факторном
Исходные признаки				
Диаметр, мкм				
корня	255 \pm 10	207 \pm 8	0.0013	0.0042
стелы	86 \pm 3	74 \pm 3	0.0041	0.1390
самого крупного сосуда метаксилемы	14.3 \pm 0.5	10.7 \pm 0.4	< 0.0001	0.0022
Длина лучей ксилемы, мкм	57 \pm 2	48 \pm 2	0.0016	0.0216
Число сосудов ксилемы, шт.	5.0 \pm 0.2	4.5 \pm 0.2	0.0565	0.1939
Толщина первичной коры, мкм	84 \pm 4	67 \pm 3	0.0056	0.0071
Число слоев первичной коры, шт.	5.2 \pm 0.2	5.0 \pm 0.1	0.3823	0.8509
Парциальный объем коры, %	85 \pm 1	85 \pm 1	0.7189	0.9788
Оценки главных компонент				
Компонента 1 – “кора”	0.06 \pm 0.11	–0.10 \pm 0.08	0.3071	0.3543
Компонента 2 – “стела и ксилема”	0.23 \pm 0.10	–0.41 \pm 0.1	< 0.0001	0.0147

принципиально не изменяют направления и выраженности видовых особенностей строения корней.

Судя по результатам факторного анализа (табл. 3), список характеристик внутреннего строения корней избыточен. Все признаки объединились в две главные компоненты, совокупно описывающие 73% дисперсии. В первую компоненту входят все характеристики размера коры и диаметр

корня, во вторую – размер стелы и длина лучей ксилемы. Также достаточно тесно коррелирует со второй главной компонентой диаметр самого крупного сосуда метаксилемы (0.68) и число сосудов ксилемы (0.635). Это позволяет интерпретировать первую компоненту как характеристику развития коры, а вторую – как характеристику развития проводящего аппарата в стеле. Анализ значений

Таблица 3. Структура корреляций между признаками анатомического строения поглощающих корней *Heracleum sosnowskyi* и *H. sibiricum* после varimax-вращения

Признак	Факторные нагрузки главных компонент	
	1 – “кора”	2 – “стела и ксилема”
Диаметр корня		
кормы	+0.843	+0.458
стелы	+0.116	+0.872
самого крупного сосуда метаксилемы	-0.163	+0.68
Длина лучей ксилемы	+0.438	+0.758
Число сосудов ксилемы	+0.356	+0.635
Толщина первичной коры	+0.935	+0.245
Число слоев первичной коры	+0.769	+0.162
Парциальный объем коры	+0.818	-0.377
Доля объясняемой дисперсии	0.4	0.33

этих новых переменных показывает (табл. 2), что различия между корнями последнего порядка *H. sosnowskyi* и *H. sibiricum* заключаются преимущественно в лучшем развитии стелы и ксилемы у инвазивного вида.

Одна из гипотез для объяснения особенностей внутреннего строения корней последнего порядка у двух видов борщевиков состоит в том, что они могут быть связаны со строением эфемерных корней, которых у *H. sosnowskyi* относительно много, а у *H. sibiricum* относительно мало.

Строение эфемерных корней. У обоих видов борщевиков эфемерные корни располагаются по 2–3 корня на месте рубцов от отмерших корней на корнях II и III порядков. Обычная длина эфемерных корней 1–3 см. Эфемерные корни не ветвятся и не переходят к вторичному строению. По этим признакам они – типичные поглощающие корни (рис. 2). По полному комплексу количественных признаков внутреннего строения эфемерные корни значительно отличаются от неэфемерных. В двухфакторном MANOVA с факторами “вид” и “тип корня” $\lambda = 0.89$, $F_{(7; 159)} = 2.87$, $P = 0.0076$. У эфемерных корней почти все размерные и количественные признаки больше, чем у неэфемерных. В результате при сравнении оценок главных

компонент видно, что эфемерные и неэфемерные корни значительно различаются размером коры и общим поперечным размером (табл. 4).

Из других особенностей эфемерных корней можно отметить, что они реже, чем неэфемерные, содержат микоризу. Встречаемость микоризных структур в неэфемерных корнях – 57% ($n = 120$), а в эфемерных – 20% ($n = 49$). Эти различия значимы: $\chi^2 = 18.41$, $dF = 1$, $P < 0.0001$ (χ^2 – критерий хи-квадрат, dF – число степеней свободы). Также в эфемерных корнях чаще встречается аэренхима. Она отмечена в 53% эфемерных корней и в 19% неэфемерных: $\chi^2 = 19.42$; $dF = 1$; $P < 0.0001$.

Онтогенетические преобразования корней. Одна из причин изменчивости корней – онтогенетические преобразования, выражающиеся в накоплении в них с возрастом тканей с признаками деградации. Анализировавшиеся выше корни с круглыми на срезе стелой и корой и тургором клеток всех тканей – живые или функциональные (Bagniewska-Zadworna *et al.*, 2014) (рис. 3а и б). Начальная стадия деградации корней идентифицируется по изменениям в коре (кроме эндодермы), но не затрагивает центрального цилиндра. При этом клеточные стенки становятся извилистыми; клетки приобретают звездчатые очертания, anomalно увеличиваются или радиально сжимаются; в некоторых клетках темнеет протопласт (рис. 3в и г). На следующей стадии сминание тканей регистрируется в стеле, за исключением сосудов ксилемы (рис. 3д и е). Таким образом, основной вектор онтогенетических изменений корней представлен стадиями: нетрансформированная кора и стела (C+S+); трансформированная

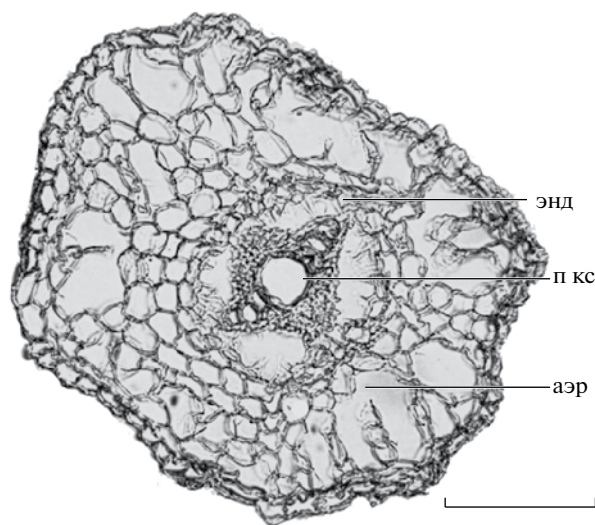


Рис. 2. Структура эфемерного корня *Heracleum sosnowskyi*. энд – эндодерма; п кс – первичная ксилема; аэр – аэренхима; масштаб – 100 мкм; для рис. 2 и 3.

Таблица 4. Признаки строения эфемерных и неэфемерных корней (среднее \pm SE)

Признак	Тип корня		Значимость различий (P) в ANOVA		
	эфемерный ($n = 49$)	неэфемерный ($n = 120$)	вид (1)	тип корня (2)	(1) \times (2)
Исходные признаки					
Диаметр корня, мкм	268 \pm 15	225 \pm 8	0.9039	0.0175	0.0818
стелы, мкм	87 \pm 4	80 \pm 2	0.7342	0.0415	0.0424
самого крупного сосуда метаксилемы, мкм	14.2 \pm 0.9	12.5 \pm 0.4	0.0021	0.6689	0.4577
Длина лучей ксилемы, мкм	66 \pm 3	49 \pm 2	0.9689	0.0006	0.4491
Число сосудов ксилемы, шт.	5.5 \pm 0.2	4.5 \pm 0.1	1	0.0284	0.7315
Толщина первичной коры, мкм	90 \pm 6	73 \pm 3	0.978	0.0399	0.1843
Число слоев первичной коры, шт.	5.6 \pm 0.2	4.9 \pm 0.1	0.2243	0.0107	0.1811
Парциальный объем коры, %	87 \pm 1	84 \pm 1	0.5317	0.2634	0.9730
Оценки главных компонент					
Компонента 1 – “кора”	0.31 \pm 0.15	–0.13 \pm 0.09	0.3365	0.0188	0.2511
Компонента 2 – “стела и ксилема”	0.23 \pm 0.10	–0.41 \pm 0.11	0.2908	0.0730	0.3861

кора, стела без признаков деградации (C–S+); трансформированная кора и стела (C–S–).

Соотношение корней возрастных стадий у обоих видов борщевиков в разных местообитаниях широко варьирует. У *H. sosnowskyi* размахи встречаемости корней с разным сочетанием признаков следующие: 17–73% (C+S+), 14–68% (C–S+), 13–55% (C–S–). Аналогичные размахи у *H. sibiricum*: 15–71% (C+S+), 12–40% (C–S+), 17–50% (C–S–). У обоих видов в зависимости от местообитания могут преобладать корни любого состояния, при этом в некоторые моменты вегетационного периода доля корней C+S+ может быть <20%.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Особенности строения корневой системы *H. sosnowskyi* хорошо согласуются с его большими размерами (высота генеративных особей на Среднем Урале достигает 2.5 м). По сравнению с местным *H. sibiricum* у *H. sosnowskyi* толще главный и боковые корни, которые служат для закрепления в почве и выполняют запасные функции. Этим объясняется необходимость большего числа порядков для *H. sosnowskyi*. Диаметры толстых корней одного и того же порядка у видов различаются в 2–2.5 раза, а диаметры корней последнего порядка – не более, чем на 25%. Поэтому переход от толстых корней к тонким у *H. sosnowskyi* реализуется за 4–5 последовательных ветвления, сопровождающихся редукцией размеров и приводящих к формированию корней V–VI порядков,

а у *H. sibiricum* – за 3–4 ветвления. У других изученных нами видов сем. Apiaceae (*Aegopodium podagraria* L., *Anethum graveolens* L., *Angelica sylvestris* L., *Carum carvi* L., *Daucus carota* L., *Pimpinella saxifraga* L. (Бетехтина, Веселкин, 2014)) число порядков корней варьировало от III до IV. Таким образом, *H. sosnowskyi*, у которого число порядков достигает VI, значительно отличается от видов своего семейства повышенной разветвленностью корневой системы.

Живые поглощающие корни инвазивного *H. sosnowskyi* крупнее (средний диаметр 255 мкм), чем корни местного *H. sibiricum* (207 мкм) и других видов сем. Apiaceae (156–207 мкм). Повышенные общие размеры корня обусловлены пропорциональным увеличением и коры, и стелы. Поэтому по их соотношению, характеризуемому парциальным объемом коры, виды борщевиков не отличаются ни один от другого (по 85%), ни от других видов сем. Apiaceae (81–91%).

Важно различие по максимальному диаметру сосудов, которые больше у *H. sosnowskyi*. Зависимость между просветом элементов ксилемы и их проводящими свойствами универсальна (Гамалей, 2006; Кирдянов, Ваганов, 2006), так как транспортная емкость сосуда прямо пропорциональна его радиусу в четвертой степени. Показано, что крупные быстрорастущие злаки имеют более толстые корни с большими стелой, ксилемой и сосудами по сравнению с медленно растущими (Wahl, Ryser, 2000). Поэтому можно утверждать, что *H. sosnowskyi* быстрее и производительнее транспортирует воду, чем

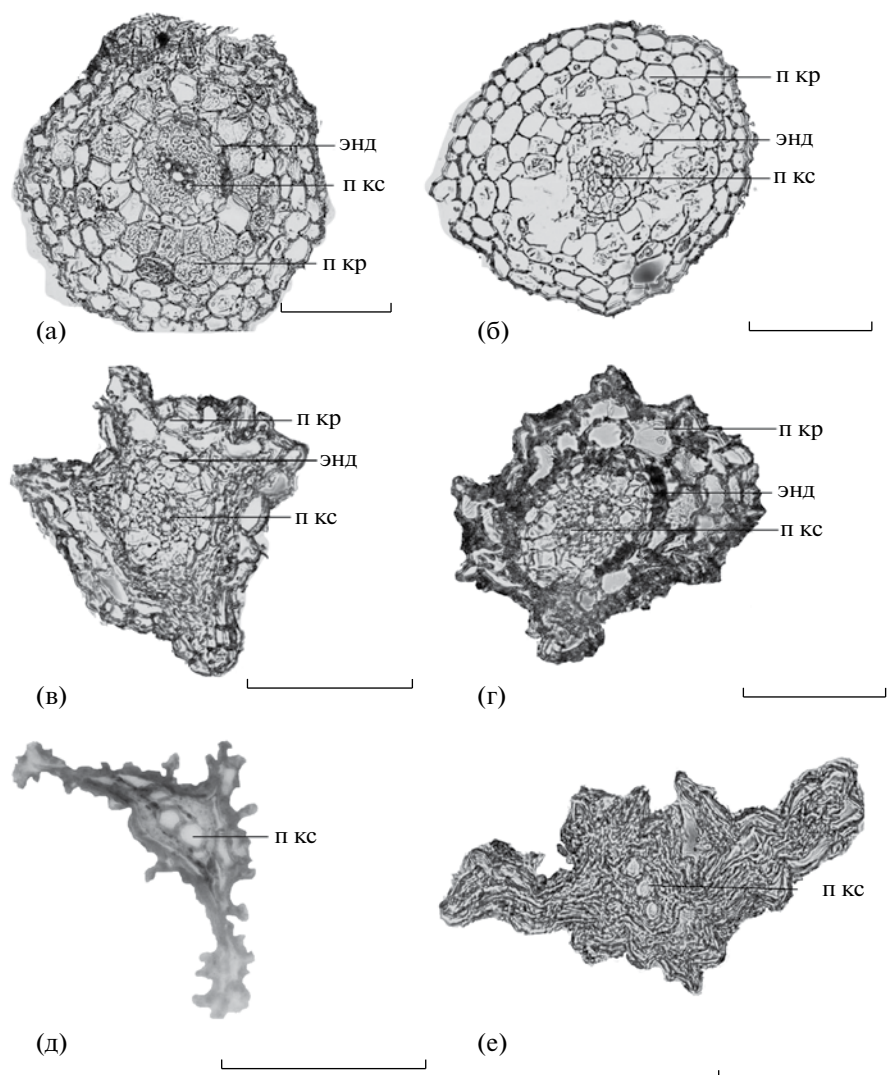


Рис. 3. Возрастные стадии поглощающих корней последнего порядка *Heracleum sosnowskyi* (а, в, д) и *Heracleum sibiricum* (б, г, е). Корни с отсутствием признаков старения С+S+ (а, б); корни с деградированной корой, но с не-трансформированной стелой С–S+ (в, г); корни с деградированными корой и стелой С–S– (д, е); п кр – первичная кора.

H. sibiricum. Однако на уровне анатомических признаков мы не нашли у *H. sosnowskyi* специальных приспособлений для активизации поглощения воды и других ресурсов. Поэтому, по-видимому, высокий потенциал проведения воды *H. sosnowskyi* реализует только при оптимальном водоснабжении.

О способности *H. sosnowskyi* быстро поглощать ресурсы при оптимальных почвенных условиях также свидетельствует активное формирование эфемерных корней. Эфемерные корни борщевиков похожи на эфемерные корни других Ариасеае, у которых они встречаются при колебаниях влагообеспеченности как недолговечные замещающие корни (Петрова, 2012). Судя по развитию ксилемы и коры, эфемерные корни активны

в отношении как поглощения веществ, так и их проведения. Различия между неэфемерными корнями *H. sosnowskyi* и *H. sibiricum* обнаруживаются по единственному, хотя и важному, признаку – диаметру самого крупного сосуда (табл. 4). Следовательно, именно высокая встречаемость эфемерных корней у инвазивного *H. sosnowskyi* служит удовлетворительным объяснением различий между видами по большинству признаков внутреннего строения тонких корней. Итак, большинство установленных анатомических особенностей тонких корней *H. sosnowskyi* – следствие активного формирования эфемерных корней.

Большая изменчивость долей поглощающих корней разных возрастных состояний – общая

закономерность для *H. sosnowskyi* и *H. sibiricum*. При этом анализировавшиеся нами случаи деградация коры не обусловлены переходом корней к вторичному строению, поскольку такие корни в анатомический анализ не включали. По-видимому, как и у древесных (Eissenstat, Yanai, 1997; Eissenstat, Volder, 2005), поглощающие корни борщевиков относительно недолговечны и их онтогенетические преобразования затрагивают в первую очередь кору. Обычно увеличение доли корней с деградированной корой — следствие неблагоприятных почвенных условий (Spraeth, Cortes, 1995; Visser *et al.*, 1996). После оптимизации почвенных условий *H. sosnowskyi* может, по-видимому, быстро наращивать мощность корневой системы, образуя эфемерные корни, которые растут быстро и специализированы к поглощению воды при оптимальной водообеспеченности. О формировании и функционировании эфемерных корней в условиях оптимального и, возможно, избыточного увлажнения свидетельствует активное формирование в них аэренхимы. Похожая адаптация к поглощению эфемерных ресурсов за счет пика формирования поглощающих корней в начале и в конце вегетационного сезона установлена у инвазивных древесных (Jo *et al.*, 2014; Smith *et al.*, 2014). Другой аналог эфемерных корней — специализированные “снежные корни” высокогорного *Corydalis conorhiza* Ledeb., адаптированные к извлечению элементов минерального питания из тающего снега (Onipchenko *et al.*, 2009).

Таким образом, особенности *H. sosnowskyi* в подземной сфере хорошо согласуются между собой и со свойствами его надземных органов. Внутренняя согласованность заключается в том, что особенности корневых систем и корней *H. sosnowskyi* свидетельствуют о его способности быстро поглощать ресурсы при оптимальных почвенных условиях. Об этом свидетельствует лучшее развитие ксилемы в тонких корнях инвазивного вида и активное образование эфемерных корней.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (гранты 15-04-07770, 16-54-00105) и Программы повышения конкурентоспособности УрФУ (постановление Правительства РФ № 211, контракт № 02.A03.21.0006).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бетехтина А.А., Веселкин Д.В. Связь строения корней травянистых двудольных с их микоризным статусом // Докл. РАН. 2014. Т. 459. № 5. С. 648–650.
- Бетехтина А.А., Веселкин Д.В. По результатам непрямых сопоставлений инвазивные растения формируют микоризу с меньшей интенсивностью, чем аборигенные // Вестн. Оренбург. гос. ун-та. 2015. № 10 (185). С. 7–9.
- Веселкин Д.В., Прокина Н.Э. Микоризообразование у клена ясенелистного (*Acer negundo* L.) в градиенте урбанизации // Рос. журн. биологич. инвазий. 2016. Т. 9. № 1. С. 31–40.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Черная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М.: ГЕОС, 2010. 512 с.
- Гамалей Ю.В. Структурно-функциональный базис дешифрирования метеоинформации растений // Ботан. журн. 2006. Т. 91. № 3. С. 361–374.
- Кирдянов А.В., Ваганов Е.А. Разделение климатического сигнала, содержащегося в изменчивости ширины и плотности годичных колец древесины // Лесоведение. 2006. № 6. С. 71–75.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Адвентизация растительности в призме идей современной экологии // Журн. общ. биологии. 2002. Т. 63. № 6. С. 500–508.
- Определитель сосудистых растений Среднего Урала. М.: Наука, 1994. 525 с.
- Петрова С.Е. Морфологическое изучение подземных органов некоторых представителей семейства зонтичных (*Umbelliferae*) Средней России // Ботан. журн. 2007. Т. 92. № 7. С. 986–997.
- Петрова С.Е. Особенности структурной адаптации *Chamaecidium acaule* (Apiaceae) к условиям высокогорья // Ботан. журн. 2012. Т. 97. № 7. С. 884–901.
- Салпагарова Ф.С., Онипченко В.Г., Агафонов В.А., Аджиев Р.К. Удельная длина корней альпийских растений Северо-западного Кавказа // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2012. Т. 117. № 4. С. 69–76.
- Сацыперова И.Ф. Борщевики флоры СССР — новые кормовые растения. Л.: Наука, 1984. 223 с.
- Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов. наука. 1952. 392 с.
- Bagniewska-Zadworna A., Stelmasik A., Minicka J. From birth to death — *Populus trichocarpa* fibrous roots functional anatomy // Biol. Plantarum. 2014. V. 58. № 3. P. 551–560.
- Berntson G.M. Topological scaling and plant root system architecture: developmental and functional hierarchies // New Phytol. 1997. V. 135. № 4. P. 621–634.
- Cock M., Nentwig W., Ravn H.P., Wade M. Ecology and Management of Giant Hogweed (*Heracleum Mantegazzianum*). Wallingford: CAB International, 2007, 352 p.
- Cornelissen J.H.C., Lavorel S., Garnier E., Diaz S., Buchmann N., Gurvich D.E., Reich P.B., Steege H., Morgan H.D., van der Meulen J., Paolis J.G., Poorter H. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide // Aust. J. Botany. 2003. V. 51. № 4. P. 335–380.
- Craine J.M., Wolkovich E.M., Towne E.G., Kembel S.W. Flowering phenology as a functional trait in a tallgrass prairie // New Phytol. 2011. V. 193. № 3. P. 673–682.
- Dalke I.V., Chadin I.F., Zakhochiy I.G., Malyshev R.V., Maslova S.P., Tabalenkova G.N., Golovko T.K. Traits of

- Heracleum sosnowskyi* plants in monostand on invaded area // PLoS One. 2015. V. 10. № 11. P. 1–17.
- Davidson M., Jennions M., Nicotra A. Do invasive species show higher phenotypic plasticity than native species and, if so, is it adaptive? A meta-analysis // Ecol. Lett. 2011. V. 14. № 4. P. 419–431.
- Delivering Alien Invasive Species Inventories for Europe (DAISIE) // <http://www.europe-aliens.org/> (дата обращения: 01.09.2016).
- Eissenstat D.M., Volder A. The efficiency of nutrient acquisition over the life of a root // Ecological Studies. Nutrient Acquisition by Plants an Ecological Perspective / Ed. BassiriRad H. Heidelberg: Springer-Verlag Berlin, 2005. V. 181. P. 185–220.
- Eissenstat D.M., Yanai R.D. The ecology of root lifespan // Adv. Ecol. Res. 1997. V. 27. P. 1–60.
- Hodge A. The plastic plant: root responses to heterogeneous supplies of nutrients // New Phytol. 2004. V. 162. № 1. P. 9–24.
- Jo I., Fridley J.D., Frank D.A. Linking above- and belowground resource use strategies for native and invasive species of temperate deciduous forests // Biol. Invas. 2014. V. 17. № 5. P. 1545–1554.
- Keser L.H., Visser E.J.W., Dawson W., Song Y.B., Yu F.H., Fischer M., Dong M., van Kleunen M. Herbaceous plant species invading natural areas tend to have stronger adaptive root foraging than other naturalized species // Front. Plant Sci. 2015. V. 6. № 273. P. 1–9.
- Kumschick S., Gaertner M., Vilà M., Essl F., Jeschke J.M., Pyšek P., Ricciardi A., Bacher S., Blackburn T.M., Dick J.T.A., Evans T., Hulme P.E., Kühn I., Mrugała A., Pergl J., Rabitsch W., Richardson D.M., Sendek A., Winter M. Ecological impacts of alien species: quantification, scope, caveats and recommendations // BioScience. 2015. V. 65. № 1. P. 55–63.
- Majewska M.L., Błaszczowski J., Nobis M., Rola K., Nobis A., Łakomicz D., Czachura P., Zubek S. Root-inhabiting fungi in alien plant species in relation to invasion status and soil chemical properties // Symbiosis. 2015. V. 65. № 3. P. 101–115.
- Onipchenko V.G., Makarov M.I., Van Logtestijn R.S.P. Van Logtestijn R.S.P., Ivanov V.B., Akhmetzhanova A.A., Tekeev D.K., Ermak A.A., Salpagarova F.S., Kozhevnikova A.D., Cornelissen J.H.C. New nitrogen uptake strategy: specialized snow roots // Ecol. Lett. 2009. V. 12. № 8. P. 758–764.
- Smith M.S., Fridley J.D., Goebel M., Bauerle T. Links between belowground and aboveground resource-related traits reveal species growth strategies that promote invasive advantages // PLoS One. 2014. V. 9. № 8. P. 1–11.
- Spaeth S.C., Cortes P.M. Root cortex death and subsequent initiation and growth of lateral roots from bare steles of chickpeas // Can. J. Bot. 1995. V. 73. № 2. P. 253–261.
- van Kleunen M., Weber E., Fischer M. A metaanalysis of trait differences between invasive and noninvasive plant species // Ecol. Lett. 2010. V. 13. № 2. P. 235–245.
- van Kleunen M., Dawson W., Essl F., Pergl J., Winter M., Weber E., Kreft H., Weigelt P., Kartesz J., Nishino J., Antonova L.A., Barcelona J.F., Cabezas F.J., Cárdenas D., Cárdenas-Toro J., Castaño N., Chacón E., Chatelain C., Ebel A.L., Figueiredo E., Fuentes N., Groom Q.J., Henderson L., Inderjit, Kupriyanov A., Masciadri S., Meerman J., Morozova O., Mose D., Nickrent D., Patzelt A., Pelsler P.B., Baptiste M.P., Poopath M., Schulze M., Seebens H., Shu W., Thomas J., Velayos M., Wieringa J.J., Pyšek P. Global exchange and accumulation of non-native plants // Nature. 2015. V. 525. № 7567. P. 100–103.
- Visser E.J.W., Blom C.W.P.M., Voeseek L.A.C.J. Flooding-induced adventitious rooting in *Rumex*: morphology and development in an ecological perspective // Acta Bot. Neerl. 1996. V. 45. № 1. P. 17–28.
- Wahl S., Ryser P. Root tissue structure is linked to ecological strategies of grasses // New Phytol. 2000. V. 148. № 3. P. 459–471.
- Xia M., Guo D., Pregizer K.S. Ephemeral root modules in *Fraxinus mandshurica* // New Phytol. 2010. V. 188. № 4. P. 1065–1074.

Root Structure Indicates the Ability of Quickly Resource Absorption of *Heracleum sosnowskyi* in Optimum Soil Conditions

A. A. Betechtina^{1*}, A. O. Sergienko¹, D. V. Veselkin^{1,2}

¹Ural Federal University named after the first president of Russia B.N. Yeltsin, 620002 Ekaterinburg, ul. Mira 19

²Institute of Plant and Animal Ecology of Ural Branch of Russian Academy of Science, 620144 Ekaterinburg, ul. Vosmogo Marta 202

*E-mail: betechtina@mail.ru

The structure of the root systems and roots of the invasive *Heracleum sosnowskyi* and the local species *Heracleum sibiricum* were compared in three habitats in the subzone of the southern taiga using the standard methods of plant morphology and anatomy. The differences in the structure of the root systems and roots of *H. sosnowskyi* and *H. sibiricum* providing the invasive ability to absorb resources under optimal soil conditions has been revealed. They are: the frequency of ephemeral root occurrence, the number of branching roots orders, the size of absorbing roots, and the development of xylem elements.