

БИОЛОГИЯ И ФОРМИРОВАНИЕ СТЛАНИКОВОЙ СТРУКТУРЫ У *ALNUS VIRIDIS* DC В ВОСТОЧНЫХ КАРПАТАХ

Л. В. Кудряшев и Р. П. Барыкина

BIOLOGY AND FORMING OF CREEP-STRUCTURE BY *ALNUS VIRIDIS* DC IN THE EAST CARPATIANS

L. V. Kudrjaschov and R. P. Barykina

В субальпийском поясе Восточных Карпат широко распространены заросли стлаников из *Pinus mughus* Scop., *Alnus viridis* DC, *Juniperus sibirica* Burgsd. Они не представляют сплошного пояса, а встречаются отдельными, иногда значительными массивами, пятнами, располагаясь как на пологих, так и на очень крутых склонах.

Заросли стлаников обычно очень густые. Они имеют огромное народнохозяйственное значение, закрепляя подвижные почвы, каменистые осыпи, содействуя накоплению и удержанию влаги как в летнее, так и в зимнее время.

Подробное и всестороннее изучение стлаников и особенно биологии составляющих их растений на разных этапах развития весьма важно для разработки правильных и эффективных мероприятий по их охране и использованию. В предыдущей статье (Барыкина, Кудряшев, 1963) мы рассмотрели морфологию, анатомическое строение и его изменение с подъемом в горы, а также формирование стланиковой структуры у карпатских хвойных — *Pinus mughus* и *Juniperus sibirica*. Там же приведены данные о их значении в растительности Карпат и библиография.

В настоящей статье мы излагаем результаты наших исследований *Alnus viridis* и *A. incana*, материалы по которым были собраны в 1958 (район низких полонин), 1959 и 1960 гг. в Перечинском и Раховском районах Закарпатской области.

Наблюдения за ростом и развитием *Alnus viridis* велись на полонине Ровной (1250 м над ур. моря), на юго-западном склоне горы Апшинец хребта Свидовец, на высоте 1500 м над ур. моря, и на юго-западном склоне Стримческа хребта Близница на высоте 1800 м над ур. моря. *Alnus incana* исследовалась в районе полонины Апшинец на юго-восточном склоне террасы р. Черной Тиссы на высоте 900 м над ур. моря.

В сборе материала и его обработке принимала участие дипломантка кафедры высших растений биолого-почвенного факультета МГУ Трусова А. С. (1961). Ее материалы также частично вошли в данную статью.

Alnus viridis DC

В Восточных Карпатах заросли стлаников из *Alnus viridis* встречаются всюду как в районе низких полонин, так и в более высокогорных — Красна, Горган, Чорнагора и в Гуцульских Альпах (Фодор, 1956, 1957, 1960).

В районе низких полонин, в северо-западной части Закарпатья, где отсутствует *Pinus mughus*, стланиковые заросли образованы только *A. viridis*. Например, на полонине Ровной они занимают до 3% всей площади (по данным кафедры ботаники Ужгородского университета). В остальных районах в направлении к юго-востоку роль зеленоольховых зарослей продолжает оставаться очень большой, например на Чорнагора они занимают до 4,5% площади (Комендар, 1954, 1957). Но здесь все чаще начинают встречаться *Pinus mughus*, ее заросли наибольшего значения достигают в районах Горган, Чорнагора и в Гуцульских Альпах. В возвышенной юго-восточной части Советских Карпат зеленая ольха поднимается выше *Pinus mughus*.

Заросли стлаников из *A. viridis* в основном расположены на высоте 1500—1800 м над ур. моря, но могут спускаться и значительно ниже, иногда до 400—300 м, особенно по каменистым желобам и стокам. Зеленоольховые стланики встречаются обычно по влажным местам. Они часто произрастают у выхода грунтовых вод, по долинам ручьев и речек. В лесном поясе зеленоольшаники являются пионерами растительности на прогалинах, образовавшихся от падения лавин и при обвалах, часто выходят на лесосеки (Ильинский, 1945; Попов, 1949; Комендар, 1954, 1957). Там, где имеются стланиковые заросли из *Pinus mughus* можно встретить зеленую ольху, но никогда в ассоциациях зеленой ольхи не встречается *P. mughus*. Зеленая ольха является сильным конкурентом горной сосны, вытесняя ее на влажных местах и вдоль потоков. В. А. Комендар (1954) объясняет это большей приспособленностью *A. viridis* к неблагоприятным условиям. Кроме того, на ее корнях живут клубеньковые бактерии, обогащающие почву азотом, что обеспечивает и произрастание в зарослях зеленой ольхи очень богатой травянистой растительности. Здесь имеется много видов, свойственных лесному поясу и сырым лугам: *Luzula nemorosa*, *Briza media*, *Betonica officinalis*, *Polygonum bistorta*, *Anthoxanthum odoratum*, *Carex sempervirens*, *Campanula glomerata*, *Trifolium pratense*, *Carex pallescens*. Часто встречаются *Festuca heterophylla*, *Chrysanthemum rotundifolium*, а также типично горные растения, как *Gentiana asclepiadea*, *Viola declinata*, *Meum mutellinum*, *Scorzonera rosea*, *Homogyne alpina*, *Thymus alpestris*, *Arnica montana*, *Hypochaeris uniflora* и др. Вместе с *A. viridis* встречаются в виде примеси *Sorbus aucuparia* var. *glabrata* W. et Gr., *Padus racemosa* var. *petraea* Tausch., иногда *Acer pseudoplatanus*, *Fagus silvatica*, а ниже (до 900 м) — *Alnus incana*. Все эти деревья принимают здесь характерный кустообразный облик, но стланиковая форма их является экологически вынужденной, наследственно незакрепленной.

Для характеристики условий обитания *A. viridis* в местах сбора материала для подробного морфолого-анатомического исследования были заложены площадки 100 м².

Площадка 1. 11 июля 1960 г. Ассоциация Alnetum calamagrostidosum. Юго-западный склон полонины Апшинец. Высота 1500 м над ур. моря. Угол наклона 40—50°. Рельеф неровный, имеются кочки из *Vaccinium vitis idaea*, *V. myrtillus*. Почва горно-луговая, торфянистая. Травянистый покров густой, покрытие 80—90%. Средняя высота его 30—50 см. На площадке произрастает 25 кустов *A. viridis* высотой 1,5—2 м. Ольха в состоянии цветения. Сомкнутость крон — 0,3—0,5. В кусте от 10 до 20 побе-

гов со средним диаметром 6—8 см. Радиус расхождения побегов до 200 см. Боковые побеги сильно искривлены, имеют саблевидную форму. Они сначала стелются горизонтально, направляясь вниз по склону, затем приподнимаются и имеют высоту до 1,5—2 м. Стелющиеся побеги укореняются. Ольха хорошо плодоносит. На почве имеется много проростков и молодых растений разного возраста. Моховой покров выражен очень слабо. С подъемом в горы форма куста становится более распластанной, приземистой, растение уменьшается в росте, принимая хорошо выраженный стланиковый облик.

Площадка 2. Июль 1960 г. Ассоциация *Alnetum vaccinosum*. Юго-западный склон Стримчески хребта Близнаца. Высота 1800 м над ур. моря. Угол наклона 65°. Рельеф неровный. Кочки из *Vaccinium myrtillus* и *V. vitis idaea*. Почва горно-луговая, торфянистая. Местами каменные плиты и щебень. Травянистый покров с покрытием 60—75%. Средняя высота его 15—50 см. На площадке произрастает 30 кустов *Alnus viridis*. Кусты широкораспластанные, высотой 60—80 см. В кусте 5—15 побегов диаметром 5—8 см. Саблевидные побеги диаметром 5—10 мм стелются, спускаясь вниз по склону на 80—120 см. Затем они выпрямляются и приподнимаются над почвой на 60—80 см. Побеги погружены в толщу густого мохового покрова. Ольха цветет, но сеянцы встречаются крайне редко, вероятно, прорастанию семян препятствует густой моховой покров и только несколько ниже, на высоте 1700 м в зарослях *A. viridis* вдоль ручья были обнаружены проростки.

Стланиковая форма роста у *Alnus viridis* является наследственно закрепленной. Характер ее проявляется очень рано. Уже у однолетнего растения хорошо выражено дугообразное искривление главного побега (рис. 1). Однолетний главный побег *A. viridis* укороченный, с многочис-

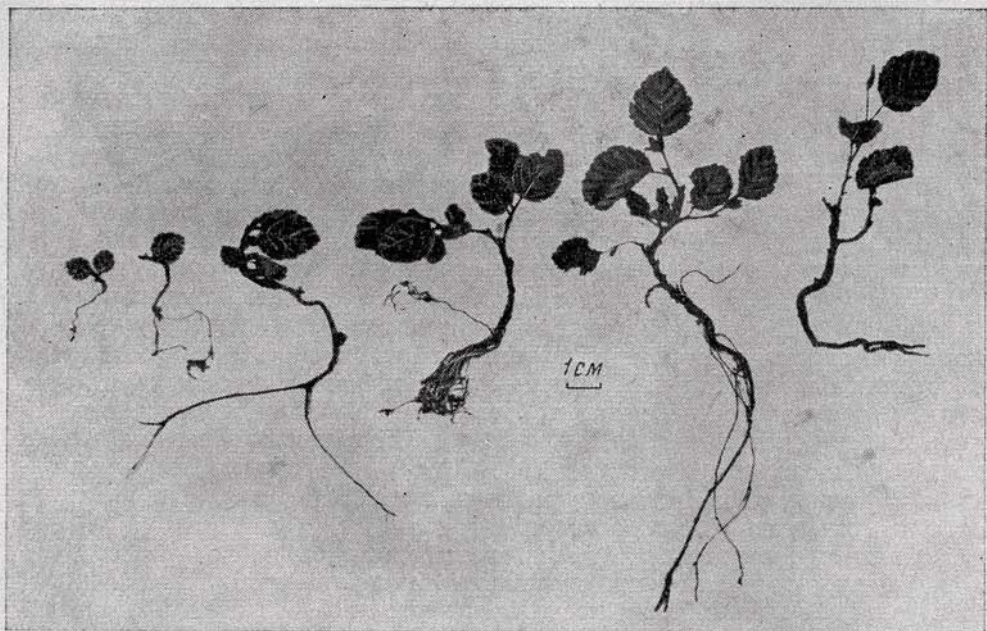


Рис. 1. *Alnus viridis*. Сеянцы разного возраста (1—3-летние)

ленными сближенными у основания боковыми почками. Средний ежегодный прирост главного побега у сеянцев зеленой ольхи на первых годах жизни равен 1,5—3 см. Примерно с четвертого года он снижается в виду затухания деятельности верхушечной меристемы. Ветвление главного побега начинается на 2—3-м году, причем не в строго акропетальной последовательности — часть боковых почек в основании побега становятся спящими. Боковые побеги нарастают быстрее главной оси и

вскоре обгоняют ее (рис. 2). Боковые побеги также ветвятся на 2—3-м году их жизни. Они отклоняются от главной оси горизонтально и рано обнаруживают тенденцию к полеганию. Наибольшей интенсивностью роста обладают самые нижние боковые побеги. На 10—12-м году, а иногда на 3—4-м году (см. рис. 1) жизни происходит отмирание главного побега или верхушечной почки. Моноподиальный рост сменяется симподиальным. Главная ось становится незаметной в общей массе боковых ветвей, развившихся за счет спящих почек в основании главного побега. Боковые побеги также со временем переходят от моноподиального роста к симподиальному. Они укореняются при соприкосновении с почвой, чему способствует их распластанность.

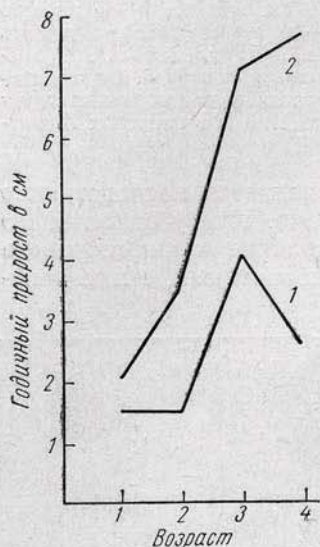


Рис. 2. *A. viridis*. Годичные приросты главного (1) и бокового (2) побегов

У 7—10-летнего растения обычно уже хорошо выражена чашевидная форма куста (рис. 3) с радиальным расположением горизонтально распростертых приподнимающихся боковых побегов.

В ветвлении и формировании стланника гипокотиль не принимает участия. Он очень короткий, достигая у 10-летних растений всего 2,5—10 мм длины. Почек на нем не образуется, но, как и на базальной части главного побега и боковых ветвей, здесь при засыпании почвой образуются гипокотильные придаточные корни.

Параллельно с интенсивным ветвлением надземной части у *A. viridis* происходит формирование сильно разветвленной поверхностной корневой системы. У сеянцев на 1—2-м году жизни еще хорошо выражен главный корень, достигающий 10 см длины. Он имеет тенденцию к искривлению в горизонтальном направлении и образует много боковых корней, особенно при основании. В последующие годы

корневая система развивается главным образом за счет образования и ветвления боковых корней. Главный корень, хотя и продолжает нарастать и обильно ветвиться, но по размерам и облику его трудно отличить среди боковых корней 3—4—5—6-го порядков; основная масса корней расположена в верхнем (20—30 см) слое почвы. При произрастании на склоне вся система боковых корней направляется вверх по склону, прочно закрепляя растение.

Для изучения особенностей анатомического строения стланников зеленой ольхи, определяющих способность ее ветвей к полеганию в разных условиях жизни, были исследованы различные побеги: 1) прямостоящий и полегающий побеги одинакового возраста (5—7 лет) с растения, росшего на высоте 1800 м на склоне юго-западной экспозиции вершины Стримческа хребта Близница; 2) полегающие и укореняющиеся побеги с высот 1500 и 1800 м над ур. моря на склоне одной и той же экспозиции.

Прямостоящий побег *A. viridis* с высоты 1800 м имеет следующее строение. Снаружи он покрыт пробкой; за пробкой расположено узкое кольцо паренхимы, развившейся в результате деления и роста клеток феллодермы. В паренхимных клетках имеются крахмальные зерна, капли масла, друзы оксалата кальция. Паренхимная зона вторичной коры четко отграничена от деятельной флоэмы механической тканью.

Последняя не образует сплошного кольца и представлена группами пучков лубяных волокон (до 15—18 в каждом пучке), между которыми вклиниваются каменные клетки. Средняя длина лубяного волокна 640,7 мк, диаметр 10—12 мк, толщина стенок 4—5,2 мк¹. Просвет волокна узкий, щелевидный. Толстые стенки имеют немногочисленные простые поры.

Деятельная флоэма представлена ситовидными трубками, сопровождаемыми клетками и лубяной паренхимой. Ситовидные трубки состоят из длинных узких члеников. Длина члеников 295,6 мк, диаметр 23 мк. Ситовидные пластинки сложные, состоят из 10—12 ситечек на поперечных скошенных стенках. Имеются и боковые ситечки. Сопровождающие клетки узкопросветные, с густым содержимым.

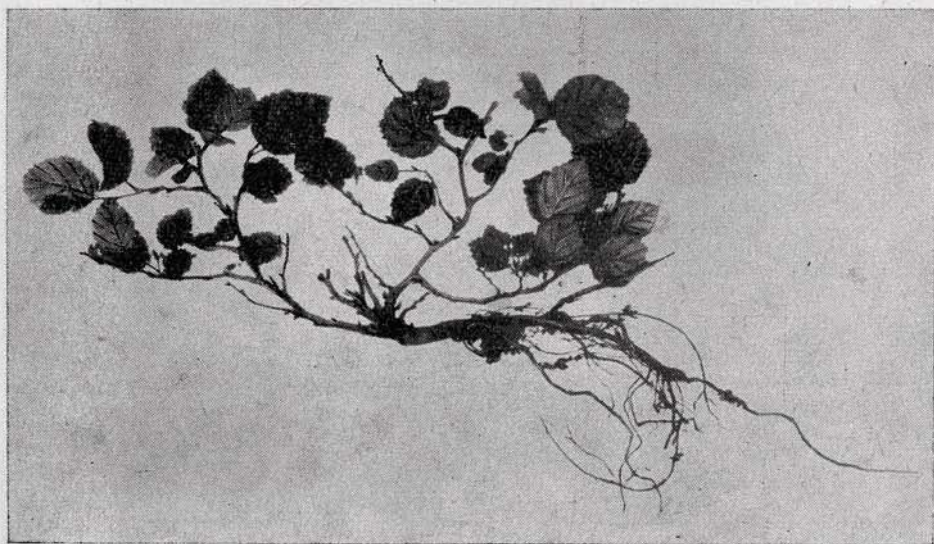


Рис. 3. *A. viridis*. Чашевидная форма у семилетнего растения

Камбиальная зона хорошо выражена. Древесина рассеяно-сосудистая. Переход от ранней древесины к поздней постепенный благодаря тому, что сосуды незначительно уменьшаются в числе и размерах в направлении к внешней границе годичного слоя. Древесина состоит из сосудов, трахеид, волокон либриформа, древесинной и лучевой паренхимы. Членики сосудов двух типов: без клювиков и с короткими клювиками. Длина членика сосуда 328,4 мк, диаметр 30,9 мк. Толщина одной стенки 0,8—1,2 мк. Перфорации лестничные, на обоих концах члеников число переключин 14—20. Иногда переключины разветвляющиеся. На радиальных и тангентальных стенках сосудов видны многочисленные окаймленные поры. Диаметр пор 1,995 мк, просвет поры 1,39 мк. Спиральных утолщений у сосудов нет. Сосуды расположены по годичному слою более или менее равномерно, радиальными группами. Встречаются также одиночные сосуды. Трахеиды заостренные на концах. Они имеют гладкие или волнистые очертания. На всех стенках трахеид видны окаймленные поры. Длина трахеид 315,8 мк, диаметр 17,5 мк, толщина одной стенки 1,6—2,0 мк. Волокна либриформа двух типов — про-

¹ Приводимые средние данные представляют среднеарифметические из 30—50 измерений.

стые, без перегородок и с перегородкой. Длина волокна простого либриформа 397,5 мк при диаметре 14,3 мк, толщина стенки 2—2,4 мк. Длина волокна перегородочного либриформа 428,0 мк, диаметр 16,0 мк, толщина стенки 1,6—2,2 мк. Древесинная паренхима диффузная, более или менее рассеянная по всему годичному слою. Клетки ее чаще одиночные или двоянные, строенные, прямоугольные. Средняя длина клетки на тангентальном срезе 333 мк, диаметр 12 мк. Сердцевинные лучи многочисленные, однорядные, реже двурядные, гомогенные. Высота лу-

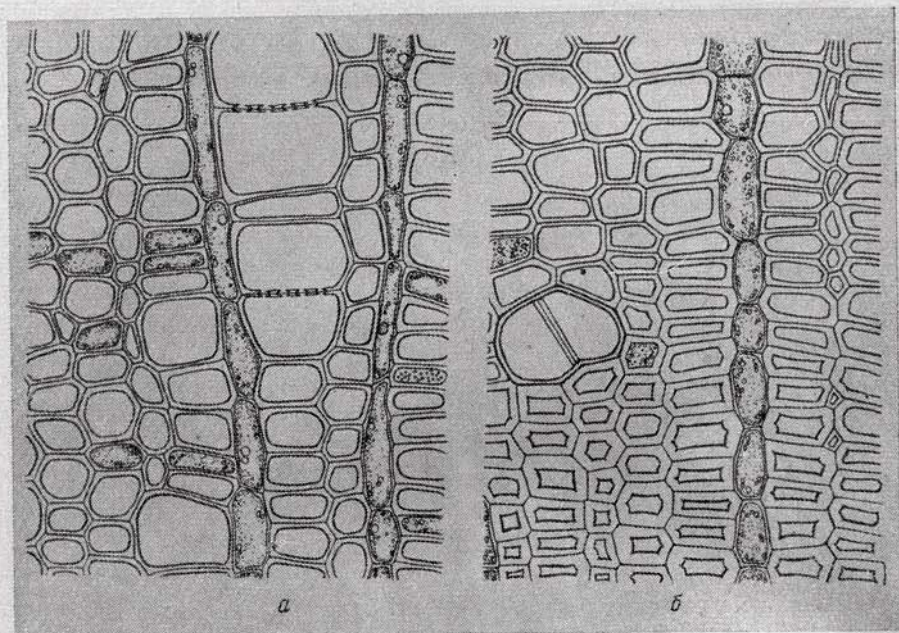


Рис. 4. *A. viridis*. Поперечный разрез древесины полежающего побега в начале годового кольца:
 а — кренеая древесина; б — тяговая древесина

чей 275 мк, ширина 16,2 мк. На поперечных срезах лучи уже диаметров сосудов. При встрече с последними лучи несколько изгибаются.

Сердцевина вместе с перимедуллярной зоной имеет утолщенную подковообразную или четырехугольную форму, что отличает *A. viridis* от других видов *Alnus*, имеющих сердцевину треугольной формы.

Четырехугольная по форме сердцевина характерна для рода *Betula*. На этом основании некоторые исследователи (Wolpert, 1909; Hegi, 1906) выделяют зеленую ольху в особый, промежуточный род *Alnobetula*.

Сравнительно-анатомические исследования прямостоящего и полежающего побегов одного и того же растения *A. viridis* показали, что структура и размеры их элементов почти не отличаются. Полежащая ветвь отличается от прямостоящей лишь несколько большей паренхиматизацией. Этим можно объяснить легкое полегание прямостоящих побегов зеленой ольхи, постоянно наблюдающееся в горных условиях. Однако полегание и связанное с этим изгибание побега сопровождается образованием камбиальным слоем в месте изгиба тяговой и креновой древесины (рис. 4).

Тяговая древесина в отличие от нормальной характеризуется меньшим числом сосудов и значительным процентом волокон либриформа уже в весенней части годичного кольца (см. рис. 4, б). Она более светлая, чем кренивая древесина. Внутренний слой клеточных стенок тяговой древесины не лигнифицирован, он преломляет свет и хорошо окрашивается хлорцинкиодом (ClZnJ). Встречаются волокна с зазубренными окончаниями, что делает их трудно разъединяемыми. Кренивая древесина (рис. 4, а), наоборот, более богата сосудами и более бедна либриформом, волокна которого имеют крупные просветы и относительно тонкие, но сильно одревесневшие оболочки.

Подобное образование тяговой и кренивой древесины наблюдается в ветвях большинства лиственных деревьев (Иванов, 1935; Jaccard, 1917; Hartmann, 1932; Никитин, 1962).

Сравнивая анатомическое строение двух укореняющихся побегов, взятых с разных высот (1500 и 1800 м), можно видеть, что все элементы их с подъемом в горы укорачиваются. Так, членики сосудов с высотой укорачиваются с 344,0 мк (1500 м) до 328,4 мк (1800 м); диаметр их также несколько уменьшается (с 33,4 мк до 30,6 мк). Трахеиды укорачиваются с 348,5 до 315,8 мк; простой либриформ — с 420,2 до 397,5 мк, перегородчатый либриформ с 520 до 428,6 мк, паренхимные клетки с 420,0 до 333,0 мк. Сердцевинные лучи укорачиваются с 297,0 до 275,0 мк, но при этом расширяются с 12 до 17 мк.

Таким образом, с поднятием в горы элементы коры и древесины укорачиваются и несколько уменьшаются в диаметре (за исключением диаметра сердцевинных лучей), т. е. вырабатывается более ксероморфная структура растения.

Вегетативное размножение *Alnus viridis*

Свойственная зеленой ольхе способность к легкому укоренению стелющихся побегов имеет огромное значение, так как обеспечивает ей вегетативное размножение. Легкость укоренения объясняется способностью лежащих побегов формировать придаточные корни (рис. 5). Однако придаточные корни образуются только в определенных условиях среды — при произрастании ольхи во влажных местах на почвах, покрытых мхами. Там, где моховой покров отсутствует (например, на юго-западных и юго-восточных склонах долины Ровной), укореняющиеся побеги обнаружены не были.

Наши исследования показали, что придаточные корни закладываются в месте пересечения сердцевинного луча камбием, обычно против чечевички. Начальные стадии развития придаточного корня связаны с усиленной деятельностью клеток камбия, в результате которой во флоэмной части луча образуется многоклеточная корневая меристема. На вершине ее дифференцируется точка роста и корневой чехлик (рис. 6). Параллельно с образованием корневого зачатка происходит деление радиальными и тангентальными перегородками прилегающих к нему клеток древесной части луча. Луч в основании зачатка несколько расширяется и клетки его принимают характер трахеидальной паренхимы. По краю луча формируются мелкие спиральные трахеиды, примыкающие к сосудам древесины стебля так, что связь корневого зачатка с проводящей системой стебля осуществляется до начала формирования проводящей системы самого корня. Позднее в меристематическом зачатке корня среди паренхимных клеток появляются прокамбиальные тяжи, из которых дифференцируются элементы протоксилемы.

Проводящая система придаточного корня присоединяется к сосуди-

стым элементом последнего кольца укоренившейся ветки. Сформировавшийся корень пробивает рыхлую выполняющую ткань чечевички и выходит наружу. Придаточные корни возникают на боковых побегах 2—3-летнего возраста и на более взрослых. Раннее заложение корне-

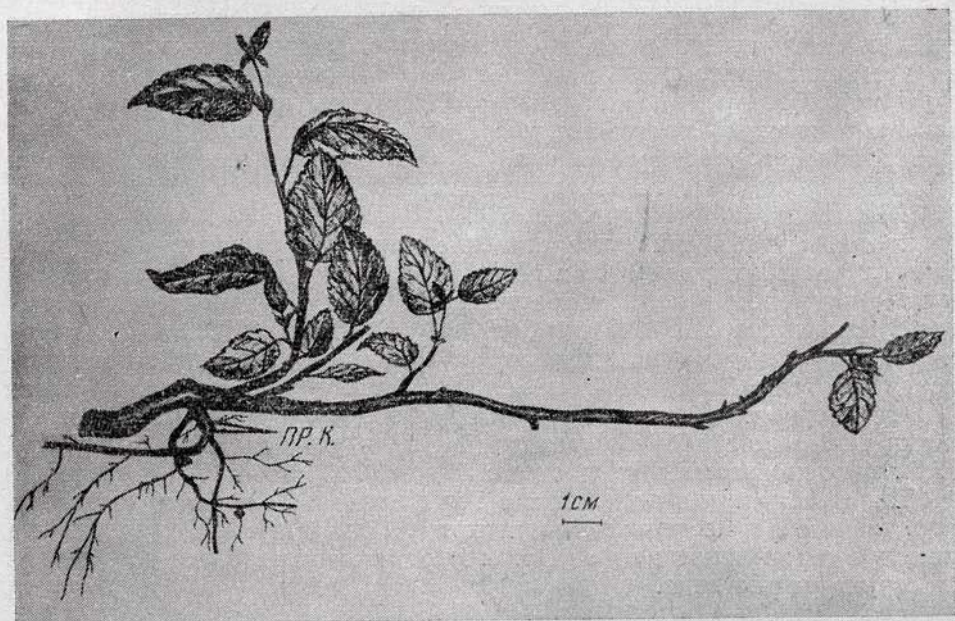


Рис. 5. *A. viridis*. Укоренившаяся полегающая ветвь с придаточными корнями (пр. к.)

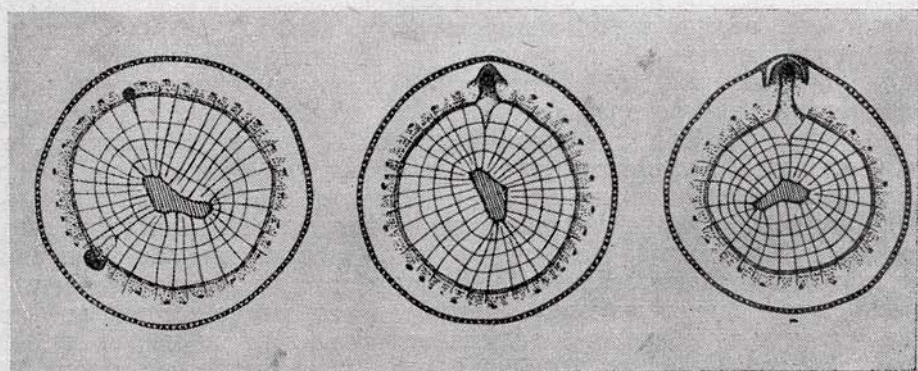


Рис. 6. *A. viridis*. Заложение придаточных корней (поперечный разрез 4—5-летних укореняющихся ветвей)

вых меристем на однолетних побегах, которое отмечалось некоторыми исследователями для многих растений (Правдин, 1938; Ван дер Лек, см. Баранова, 1951), нами для *A. viridis* не обнаружено. Укоренившиеся полегающие ветви зеленой ольхи при лавинах, обвалах, сильных ветрах обламываются и сносятся вниз по склонам. При достаточном увлажнении они быстро укореняются и дают начало новым особям.

Так осуществляется вегетативное размножение *Alnus viridis* и бы-

строе заселение ею новых территорий. Разрастаясь по склону, зеленая ольха образует распластанные по поверхности почвы кусты. Они хорошо затеняют почву, защищают ее от эрозии, а лес, расположенный ниже, от снежных лавин и обвалов.

Alnus incana (L.) Moench.

Alnus incana, имеющая вид дерева, произрастает на небольших высотах по берегам ручьев, рек, в заболоченных местах. С подъемом в горы она уменьшается в размерах и постепенно приобретает форму куста.

Alnus incana изучалась нами в долине р. Черная Тисса, на высоте 900 м над ур. моря (выше мы ее не встречали).

На юго-восточном склоне наклоном в 45° была заложена площадка 100 м², в ассоциации *Alnetum graminoso-herbosum*. Травяной покров пышный, высотой 50—100 см. Покрытие его 100%. В первом травянистом ярусе обычные злаки — *Festuca rubra*, *Festuca picta*, *Anthoxanthum odoratum*, *Briza media* и разнотравье — *Ranunculus acer*, *Rumex acetosa*, *Urtica dioica*. Во втором ярусе — *Calamagrostis epigeios*, бобовые и разнотравье — *Trifolium pratense*, *T. repens*, *Achillea millefolium*. В непосредственной близости к ольхе травянистый покров более густой, высокий, зеленый, сочный.

На площадке 12 экземпляров *A. incana* высотой 6—10 м; сомкнутость крон 0,4—0,6. Главный ствол 20 см диаметром, от него отходят многочисленные боковые побеги, наиболее мощные — самые нижние из них, отходящие на высоте 10—15 см от поверхности почвы. Развивается от 8 до 12 боковых стволов диаметром 16—18 см. Они обильно ветвятся и отклоняются от основного под острым углом на небольшое расстояние, но главный ствол среди них четко выражен.

A. incana в горных условиях Карпат — форма переходная от дерева к кустарнику. Серая ольха здесь хорошо размножается семенами. На почве много проростков и растений разного возраста. Проростки в июле имели две овальные семядоли и 2—3 сероволосистых листочка с вытянутой верхушкой.

Мы проследили становление этой жизненной формы от проростков до 7-летних растений. Материалы, характеризующие динамику развития растения, представлены на рис. 7 и в таблице.

В течение первых двух лет растение имеет хорошо выраженный неразветвленный главный побег высотой 2—9 см. Ветвление начинается на третьем году жизни, акропетальная последовательность развития

Годовой прирост главной и боковых осей *Alnus incana* (L.) Moench.

№ растения	Побег	Возраст, годы	Годовой прирост в см по годам жизни						
			1	2	3	4	5	6	7
1	главный	6	2,5	6,5	23	24,0	24	25	—
		4	10,0	15,0	16	16,5	—	—	—
	боковой	3	8,0	14,0	17	—	—	—	
		2	9,0	17,0	—	—	—	—	
		1	6,0	—	—	—	—	—	
2	главный	7	3,8	5,2	20	22,0	22	23	24
		5	8,0	15,0	16	18,0	18	—	—
	боковой	4	6,0	15,0	13	14,0	—	—	—
		3	9,0	14,0	14	—	—	—	—
		2	7,0	13,0	—	—	—	—	—
		1	6,0	—	—	—	—	—	—

иногда нарушается. Боковые побеги развиваются из пазушных почек на высоте 10—15 см от корневой шейки. В один год трогаются в рост 1—5 пазушных почек. У 6-летних растений уже имеется 13—20 хорошо развитых боковых побегов (см. рис. 7). Нижние боковые ветви на 2-м году их жизни начинают интенсивно ветвиться.

У 7-летних растений наблюдается ветвление до 4-го порядка

Характер роста главной оси у *A. incana* совершенно иной, чем у *A. viridis* (таблица). Главная ось все время интенсивно нарастает своей верхушкой, четко выделяясь у взрослого растения. Боковые же побеги, особенно нижние у *A. incana* обладают интенсивным ростом, но

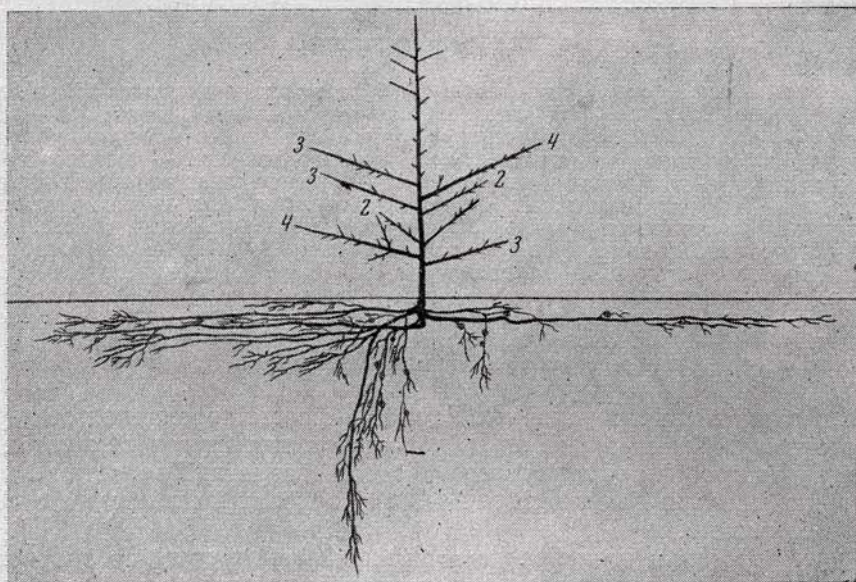


Рис. 7. *A. incana*. Шестилетнее растение. Цифрами обозначен возраст боковых ветвей (в годах)

не догоняют по высоте главную ось. В результате образуется дерево, обильно ветвящееся, особенно в нижней части и напоминающее по внешнему виду кустарник. Здесь хотя и имеется главный ствол, но он не достигает, как у настоящих деревьев большой высоты. У деревьев ветвление никогда не начинается так низко. У кустарников главная ось рано стареет и отмирает, а нижние боковые ветви быстро обгоняют ее, чего у *A. incana* не бывает (Серебряков, 1962). *A. incana* в горах — переходная форма от дерева к кустарнику.

В развитии подземной части *A. incana* также имеются некоторые отличия от *A. viridis*. Гипокотиль здесь несколько длиннее, чем у *A. viridis*. У 10-летнего растения он достигает 20 мм длины. Придаточных почек на нем не образуется. Главный корень, хорошо выраженный у молодых растений, при основании несколько изгибается, а затем принимает вертикальное направление и уходит в почву на значительную глубину. При основании он обильно ветвится, образуя много поверхностных, горизонтально распростертых боковых корней. Они быстро растут и обильно ветвятся. У десятилетних растений ветвление корней идет до 10-го порядка. В 7-летнем возрасте растения боковые корни имеют радиус расхождения 150—165 см. Тонкие окончания их несут

многочисленные клубеньки. Основная масса горизонтальных корней расположена на глубине до 40—45 см. Таким образом, у *A. incana* в горах наряду с хорошо развитым главным корнем имеется хорошо выраженная система разветвленных поверхностных боковых корней.

Анатомическое строение и вегетативное размножение *Alnus incana*

Анатомическое строение побега *A. incana* близко к *A. viridis*. Некоторые различия имеются в строении коры и древесины, а также сердцевины. У *A. incana* более широкие годовичные кольца. Механическое кольцо в коре сплошное (у *A. viridis* оно разделено на отдельные участки). Сердцевина на поперечном разрезе треугольная (у *A. viridis* подковообразная или четырехугольная).

Изменения размеров анатомических элементов с подъемом растения в горы, в общем, следуют тем же закономерностям, что и у *A. viridis*.

A. incana чрезвычайно интенсивно размножается вегетативно, образуя огромное количество корневых отпрысков. Многочисленные поверхностные (на глубине 4—12 см) и уходящие далеко за пределы кроны корни, обильно снабжаемые кислородом, являются местом заложения придаточных почек. Как правило, их образование начинается со второго года жизни корня и приурочено к ранней весне; иногда почки образуются уже на первом году жизни корня. К этому времени корень имеет вторичное строение. Центр корня занимает тетраархная первичная силема (рис. 8). Она окружена вторичной древесиной, пронизанной, многочисленными вторичными лучами. На периферии корня, под слоем пробки находится паренхимная кора феллодермального происхождения, подстилаемая изнутри группами склеренхимных волокон и каменистых клеток, которые образуют, как и в стебле, почти сплошное кольцо механической ткани.

Почки закладываются в первичном сердцевинном луче. Весной, в результате деления группы клеток, отложенных камбием, но еще не дифференцированных в лучевую паренхиму, образуется меристематический очаг. В дальнейшем в развитие этого очага включают и лежащие рядом клетки лубяной и коровой паренхимы. Увеличиваясь в размерах, меристематическая ткань прорывает и раздвигает механическое кольцо и значительно разрастается вширь под пробкой.

В нескольких (2—3-х) местах меристематической ткани вследствие интенсивного деления периферических клеток образуются мелкоклеточные группы, в которых формируются точки роста придаточных почек, а затем и зачатки первых листьев (рис. 8). Несколько ниже точки роста почки появляются прокамбиальные тяжи, соединяющиеся с камбием корня. Прокамбий образует трахеиды, затем спиральные сосуды почки, которые примыкают непосредственно к сосудам корня.

Зачатки придаточных почек у *A. incana* вначале ориентированы перпендикулярно к продольной оси корня. Затем происходит изменение направления роста и почка растет некоторое время (до осени) наподобие «коровых» или «внутренних» корней вдоль оси и выходит наружу на некотором отдалении от места своего возникновения.

На протяжении одного луча образуется 2—5 меристематических зачатков. Развитие почек на них идет неодновременно. В каждой группе наряду со сформировавшимися почками нередко можно видеть еще недифференцированные зачатки других. В дальнейшем число почек в группе может увеличиваться за счет заложения все новых зачатков.

На поверхности корня почки образуют продольные ряды, что обусловлено анатомическим строением корня. Число рядов почек равно или кратно числу лучей первичной ксилемы корня, против которых они появляются. Таких рядов может быть 4—6. Закладываются почки на очень близком расстоянии друг от друга, часто равном толщине бритвенного среза. На тонких корнях (диаметром 1,5—2 мм) придаточные почки едва заметны невооруженным глазом. На корнях диаметром 2,5—7 мм почки возвышаются в виде округлых бугорков высотой 1—

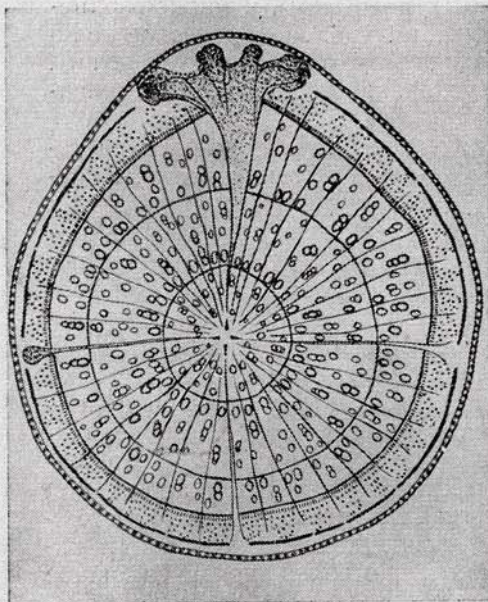


Рис. 8. *A. incana*. Образование придаточных почек в корне

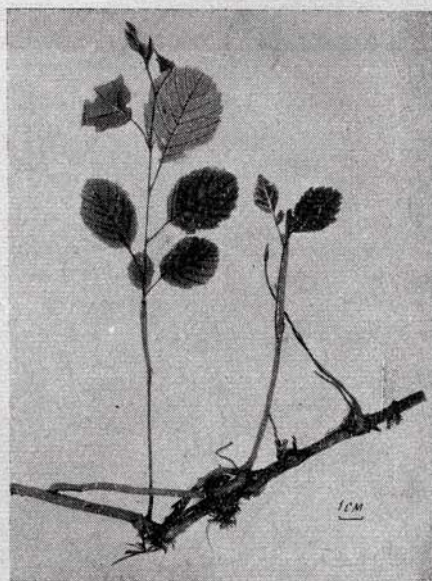


Рис. 9. *A. incana*. Корни с отпрысками побегов

3 мм. Образование отпрысков начинается очень рано, в 3—5-летнем возрасте растения. Корневые отпрыски имеют ежегодный прирост 10—12 см (рис. 9). В основании отпрысков появляются придаточные корни. На надземных побегах не наблюдается образования придаточных корней, так как ветвление стебля происходит на высоте 10—15 см от почвы и боковые ветви, таким образом, не укореняются.

Корневые клубеньки *A. viridis* и *A. incana*, их природа и значение

У обоих видов ольхи на тонких разветвлениях корней имеются многочисленные клубеньки различной величины — от мелких, размером в булавочную головку, до крупных — 5—6 см в поперечнике. Клубеньки округлой формы. На всех собранных нами образцах в клубеньках при микроскопическом исследовании обнаруживаются гифы гриба и бактерии. Подробно они нами не изучались.

Природа возбудителя клубеньков — симбионта ольхи — давно интересует исследователей.

Еще в 1886 г. Воронин отнес микроорганизм клубеньков серой ольхи к грибам и назвал его *Schinzia alni*. Другие считали его миксомицетом *Plasmodiophora alni*. Оба взгляда оказались неверными. *Рецло* вы-

делил из клубеньков актиномицет *Actinomyces alni* (см. Ганц, 1940). Это же поддерживают Т. А. Работнов (1936) и В. Ганц (1940). Бактерии, выделенные из клубеньков ольхи, оказались идентичными с *Bacterium radicolica* (по современному наименованию *Rhizobium leguminosarum*), вызывающей образование клубеньков у бобовых и фиксирующей атмосферный азот. Учитывая, что симбионтами ольхи являются актиномицет и бактерии, Т. А. Работнов (1936) говорит о двойственной природе клубеньков и предлагает назвать их «микоризообразными клубеньками».

Благодаря наличию клубеньков ольха может расти на бедных почвах — голых щебнях, известняках, продвигаясь в горы выше, чем *P. mughos*. Обогащение почвы под ольхой происходит за счет перехода органических азотистых соединений из клубеньков в почву, перегнивания опавших листьев, коры и других остатков растения, которые значительно богаче азотом, чем листья и кора других древесных пород. В. Ф. Кашлев (1960) указывает, что в листьях серой ольхи азота в 2,6 раза больше, чем в листьях березы. Травы, растущие под ольхой, обладают значительно более мощным ростом. На луговых участках из-под ольхи получают большие урожаи трав и высокопитательное сено.

Выводы

Авторами произведено подробное морфолого-анатомическое исследование *A. viridis*, образующей широкораспространенные в Восточных Карпатах заросли стлаников, имеющих большое водоохранное и противозерозионное значение, и *A. incana*, растущей в разных поясах гор.

1. Стланиковая форма *A. viridis* является наследственно закрепленной. Стланиковый характер ее проявляется на очень ранних этапах онтогенеза с однолетнего возраста. 7—10-летние растения имеют уже типичную для стлаников чашевидную форму. Она образуется в результате раннего обильного ветвления главной оси от самого основания и более интенсивного роста боковых побегов по сравнению с главной осью, которая в 10—12-летнем возрасте совсем отмирает. Моноподиальный рост сменяется симподиальным. Боковые побеги образуются из спящих почек, расположенных у основания главной оси.

2. Боковые побеги, сначала направленные горизонтально, затем приподнимаются верхушкой. При произрастании ольхи во влажных местах полегающие части побегов укореняются, благодаря образованию многочисленных придаточных корней. Способность ветвей к укоренению представляет важный фактор, обеспечивающий вегетативное размножение *A. viridis* в горах, где подавляется семенное возобновление.

3. Придаточные корни возникают на ветвях с 2—3-летнего возраста и закладываются в месте пересечения сердцевинного луча камбием, против чечевички.

4. Корневая система *A. viridis* — поверхностная. Главный корень рано задерживается в росте, обильно ветвится. Основная масса корней располагается в верхнем (20—30 см) слое почвы.

5. Анатомическое строение стебля *A. viridis* характеризуется большим количеством паренхимы, тонкостенных элементов и слабым развитием в коре механической ткани. Это способствует легкому укоренению полегающих ветвей.

6. Строение и размеры элементов коры и древесины прямостоящего и полегающего побегов *A. viridis*, в общем, сходны. Это объясняется тем, что те и другие формируются и находятся все время под угрозой полегания в результате осыпей, обвалов, снежных лавин. Однако для

полегающих побегов характерно образование камбием тяговой и крене-вой древесины, выраженных весьма типично.

7. С подъемом в горы размеры растения и его строение сильно изменяются. Размеры кустов снижаются. Кусты становятся более приземистыми, распластанными. Все анатомические элементы (трахеиды, сосуды, сердцевинные лучи, паренхимные клетки, либриформ и т. д.) укорачиваются и несколько уменьшаются в диаметре и у растения, таким образом, с высотой вырабатывается более ксероморфная структура.

8. *Alnus incana* в горных условиях Карпат приобретает кустообразную форму роста. В отличие от *A. viridis* такая форма роста является для *A. incana* экологически вынужденной. В нижнем поясе гор она растет в виде дерева.

9. Формирование куста здесь идет иначе, чем у *A. viridis*. Боковые побеги возникают из пазушных почек, на высоте 10—15 см от корневой шейки. Они направлены косо вверх, никогда не лежат, обладают интенсивным ростом, но не превосходят по высоте главный побег. Получается своеобразный куст с 10—12 толстыми боковыми побегами более или менее одинакового диаметра.

10. У *A. incana* в горах наряду с глубоко идущим главным корнем развивается большое число длинных горизонтальных боковых корней, расположенных поверхностно и обладающих способностью к образованию придаточных почек. Это обеспечивает виду интенсивное вегетативное размножение. Оно идет здесь также иным путем, чем у *A. viridis*, за счет образования корневых отпрысков. Придаточные почки закладываются на корнях в сердцевинном первичном луче, против лучей первичной ксилемы. Корневые отпрыски дают надземные побеги, нарастающие на 10—12 см в году. В их основании образуются придаточные корни.

11. Строение стлаников и изменение морфолого-анатомического строения *A. viridis* и *A. incana* с подъемом в горы показывает огромное влияние внешних условий на становление этой формы в онтогенезе и филогенезе (наследственно закрепленный у *A. viridis* и экологически вынужденный у *A. incana*).

12. Наличие корневых клубеньков у обоих видов ольхи способствует завоеванию больших территорий и освоению больших высот, где она получает преимущества перед другими видами. Симбионтами ольхи в клубеньках являются актиномицеты и бактерии того же типа, что и у бобовых.

ЛИТЕРАТУРА

- Баранова Е. А. 1951. Закономерности образования придаточных корней у растений. «Тр. Главн. бот. сада АН СССР», т. II.
- Барыкина Р. П., Кудряшев Л. В., Класова А. Н. 1963. Строение и формирование стлаников у *Pinus mughus* Scop. и *Juniperus sibirica* Burgsd. в Восточных Карпатах. «Бот. журн.», № 7.
- Ганц Р. В. 1940. Лесоводственное значение серой ольхи как азотособирателя. «Тр. Лесотехн. акад.», № 58.
- Иванов Л. А. 1935. Анатомия растений. Л., Гослестехиздат.
- Ильинский А. П. 1945. Растительность Советских Карпат. «Бюл. МОИП», отд. биол., т. L, вып. 3—4.
- Кашлев В. Ф. 1960. Превратить заросли серой ольхи в культурные сенокосы и пастбища. «Лесное хоз-во», № 1.
- Комендар В. И. 1954. Растительность горного хребта Чернагора в Восточных Карпатах и ее значение в народном хозяйстве. Автореф. канд. дис. Киев.
- Комендар В. И. 1957. Нарис рослинності Чернігоських полонин та їх господарське використання. «Научн. зап. Ужгородск. ун-та», т. XXIII.
- Никитин Н. И. 1962. Химия древесины и целлюлозы. М.—Л., Гослестехиздат.
- Попов М. Т. 1949. Очерк растительности и флора Карпат. М.

- Правдин Л. Ф. 1938. Вегетативное размножение растений.
- Работнов Т. А. 1936. Ольха как азотособираатель. «Природа», № 6.
- Серебряков И. Г. 1962. Экологическая морфология растений. М., «Советская наука».
- Фодор С. С. 1956. Растительный покров Закарпатской обл. «Научн. зап. Ужгородск. ун-та», т. XVII.
- Фодор С. С. 1957. Горные и высокогорные лучи СЗ части Закарпатья. «Научн. зап. Ужгородск. ун-та», т. XXIII.
- Фодор С. С. 1960. Высокогорья Средней и Южной Европы. Ботанико-географическое районирование высокогорной растительности Закарпатья. «Проблемы ботаники», т. V.
- Hartmann F. 1932. Untersuchungen über Ursachen und Gesetzmässigkeit excentrisches Dickenwachstums bei Nadel und Laubbaumen. «Forstwiss. Zentrbl.», Nr. 15.
- Jaccard 1917. Anatomische Structur der Zug- und Druckholzes bei wagerechten Aesten von Laubhölzen. «Festschr. Naturforsch. Ges.», Nr. 62.
- Hegi 1906—1931. Das Illustrierte Flora der Mitteleuropas.
- Wolpert. 1909. Vergleichende Anatomie und Entwicklungsgeschichte von *Alnus alnobetula* und *Betula*. «Flora», H. 1.
-