

УДК 581.522.5: 581.824 (470.661)

ЭКОЛОГО-КСИЛОТОМИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ ТЕРСКО-КУМСКОЙ НИЗМЕННОСТИ

М.У. Умаров¹, Е. С. Чавчавадзе², О.Ю. Сизоненко², С.Б. Волкова²

¹Комплексный научно-исследовательский институт РАН, Грозный

²Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург

В статье обсуждаются результаты эколого-ксилотомического исследования вторичной ксилемы 13 представителей древесных покрытосеменных растений из степей и сухих степей Терско-Кумской низменности (северо-восточные районы Северного Кавказа). Показано, что структурные особенности водопрводящей ткани играют важную роль в заселении аридных территорий древесными растениями, особенно в местообитаниях с острым дефицитом влаги, а также высоких температур и сильных ветров.

***Ключевые слова:** вторичная ксилема, древесина, водопрводящая ткань, структурные признаки, древесные растения, адаптация, песчаный массив, Терско-Кумская низменность, Северный Кавказ.*

DOI: 10.26456/vtbio4

Введение. Терско-Кумская низменность представляет собой довольно обширную территорию, расположенную к северо-востоку от Большого Кавказа между рекой Терек на юге и рекой Кума на севере, и является юго-западной частью Прикаспийской низменности. Большая ее часть лежит ниже уровня моря, повышаясь к западу до 100-130 м н.у.м. Среди окружающих равнинных пространств своим всхолмленным рельефом отчетливо выделяется Терский песчаный массив. Грядовые пески – одна из распространенных здесь форм – с мягкими очертаниями и высотами от 5-8 до 20-25 метров и шириной от нескольких десятков до нескольких сотен метров – тянутся параллельными рядами в широтном направлении. Не менее своеобразной формой рельефа представляются барханные пески, наиболее выраженные на севере, северо-востоке этой территории. Барханные пески располагаются цепями, вытянутыми перпендикулярно господствующим восточным и западным ветрам. Высота отдельных гребней достигает 30-35 метров. Барханные цепи разделяются сквозными долинами и котловинами выдувания. Встречаются здесь и другие формы рельефа, например, бугристые пески. Они представляют собой заросшие песчаные холмы мягких очертаний высотой 3-5 метров.

Климат этого региона континентальный, засушливый. Лето продолжительное и жаркое, средняя температура июля достигает 25,5°C. Зима малоснежная, мягкая, средняя температура января -3°–3,5°C, но бывают снежные бураны с морозами до -30°C. Осадков здесь выпадает от 300 до 450 мм в год. Высокие летние температуры и большая сухость воздуха приводят к тому, что испарение значительно превышает количество выпадающих осадков. Господствующими ветрами на равнине являются ветры восточных и западных направлений. Особенно сильно иссушают почву и губительно действуют на растительность суховеи – знойные ветры из степей Казахстана.

Почвы каштановые, малогумусные, бедны илистой фракцией, с низкой емкостью поглощения, неустойчивые, в различной степени задернованные и подвержены сильной ветровой эрозии.

Район богат пресными грунтовыми водами, глубина залегания которых 2-20 м, встречаются небольшие озера. Пески, обладая слабой капиллярностью, могут содержать значительные запасы влаги даже при высокой температуре. Благодаря этому растительный покров на песчаных почвах значительно богаче, как по составу, так и по количеству видов, и сохраняется в летнюю жару лучше, чем на всех других почвах.

Для Терско-Кумской низменности характерен сильно разреженный растительный покров с резким преобладанием сухолюбивой и засухоустойчивой растительности с четкой приуроченностью его к макро- и микрорельефу, что дало основание некоторым исследователям, например, А. Галушко (1975), относить опустыненные степи к полупустыням. Однако, многие геоботаники (Прозоровский, 1940; Левина, 1961; Лавренко, 1980 и др.) включают данную широтную полосу в степную зону и следуют этому пониманию зонального статуса рассматриваемой территории (Сафронова, 2010).

Зона сухих степей занимает почти всю территорию Терско-Кумской низменности, за исключением ее южной части, прилегающей к долине Терека. Представители дендрофлоры занимают здесь склоны древней речной террасы и небольшие котловины в виде остатков тугайных лесов и зарослей кустарников – *Populus hybrida*, *P. nigra*, *P. tremula*, *Salix caspica*, *S. caprea*, *Ulmus foliaceae*, *U. suberosa*, *Pyrus caucasica*, *P. salicifolia*, *Crataegus curvisepala*, *C. monogyna*, *C. pallasii*, *Malus orientalis*, *Prunus divaricata*, *P. stepposa*, *Amygdalus nana*, *Armeniaca vulgaris*, *Frangula alnus*, *Morus alba*, *M. nigra*, *Rhamnus cathartica*, *Rh. Pallasii*, *Swida australis*, *Elaeagnus caspica*, *Tamarix ramosissima* и др. Переплетая деревья и кустарники, в изобилии встречаются лианы *Vitis silvestris*,

Clematis orientalis (данный вид нередко заходит на пески), *Solanum pseudopersicum* и *Periplectra graeca*. (Магомадова и др., 2016) Остались здесь и искусственные посадки советского времени, например, дуба черешчатого (*Quercus robur*), робинии псевдоакация (*Robinia pseudoacacia*), айланта высочайшего (*Ailanthus latissimus*), гледичии трехколючковой (*Gleditsia triacanthos*) и др.

Целью нашей работы стало проведение сравнительно-ксилотомического анализа представителей древесных цветковых и выявление комплекса признаков, способствующего их адаптации к своеобразным условиям Притерского песчаного массива.

Методика. Материал для исследования собран авторами, а также сотрудниками ЧГПУ и КНИИ РАН (г. Грозный) в южной части Терско-Кумской низменности в 2006-2015 годах.

Нами изучены представители 13 видов покрытосеменных растений, принадлежащих к 12 родам и 7 семействам: *Salix caspica* Pall. (*Salicaceae*), *Amygdalus nana* L., *Crataegus monogyna* Jacq., *Crataegus pallasii* Griseb., *Prunus spinosa* L., *Pyrus salicifolia* Pall., *Rosa canina* L. (*Rosaceae*), *Cotinus coggygria* Scop. (*Anacardiaceae*), *Paliurus spina-christi* Mill., *Rhamnus pallasii* Fisch. et C.A. Mey., (*Rhamnaceae*), *Tamarix ramosissima* Ledeb. (*Tamaricaceae*), *Periplectra graeca* L. (*Asclepiadaceae*), *Vitis sylvestris* C.C. Gmel. (*Vitaceae*). Боярышники, груша иволлистная, скумпия кожевенная и жостер Палласа имеют жизненную форму небольшого дерева или крупного кустарника. Два последних – кустарниковые лианы до 12-20 м длиной, остальные виды представлены кустарниками различной высоты. Образцы древесины каждого вида собраны в 2-3-кратной повторности. Срезы для микропрепаратов приготовлены на замораживающем микротоме Reichert (Австрия) по трем направлениям – поперечному, тангентальному и радиальному. Ксилотомические описания выполнены по традиционным методикам (Яценко-Хмелевский, 1954; Metcalfe, Chalk, 1983) с использованием терминологии, предложенной Международной Ассоциацией анатомов древесины (Wheeler et al., 1989), а также словаря терминов, приведенного коллективом авторов в Атласе древесины и волокон для бумаги (Атлас древесины и волокон для бумаги, 1992). Структурный анализ водопроводящей ткани исследуемых растений проведен с использованием методики цифрового кодирования признаков, включающей 20 типов и 160 их вариантов (Умаров и др., 2007)/

Результаты и обсуждение. Водопроводящая ткань (древесина) включает членики сосудов, волокнистые элементы различного типа (трахеиды, сосудистые и волокнистые трахеиды,

волокна с простыми порами – либриформ), а также клетки аксиальной и лучевой паренхимы.

Состав трахеальных элементов изученных видов весьма разнообразен, помимо члеников сосудов он может включать: только волокнистые трахеиды (рр. *Crataegus*, *Pyrus*, *Prunus*); волокнистые трахеиды и волокна либриформа (рр. *Amygdalus*, *Rosa*, *Vitis*); более сложные сочетания сосудов с трахеидами, волокнистыми трахеидами и волокнами либриформа (р. *Periploca*), а также трахеиды, сосудистые трахеиды и волокна либриформа (р. *Rhamnus*); и только сосудистые трахеиды и волокна либриформа (р. *Cotinus*).

Большее половины исследованных видов имеют кольцесосудистый или полукольцесосудистый тип древесины (Рис. 1), реже рассеяннососудистый с тенденцией к кольцесосудистому (виды р. *Crataegus*), лишь один вид (р. *Salix*) обладает типичной рассеяннососудистой древесиной. Вторичная ксилема представителей родов *Rhamnus* и *Periploca* включает все варианты этого признака – рассеяннососудистый, полукольцесосудистый и кольцесосудистый. При этом просветы сосудов на поперечном срезе сгруппированы в цепочки и группы различной величины; некоторые годовичные кольца *Rhamnus pallasii* имеют сложный «рамноидный» рисунок (Рис. 2)

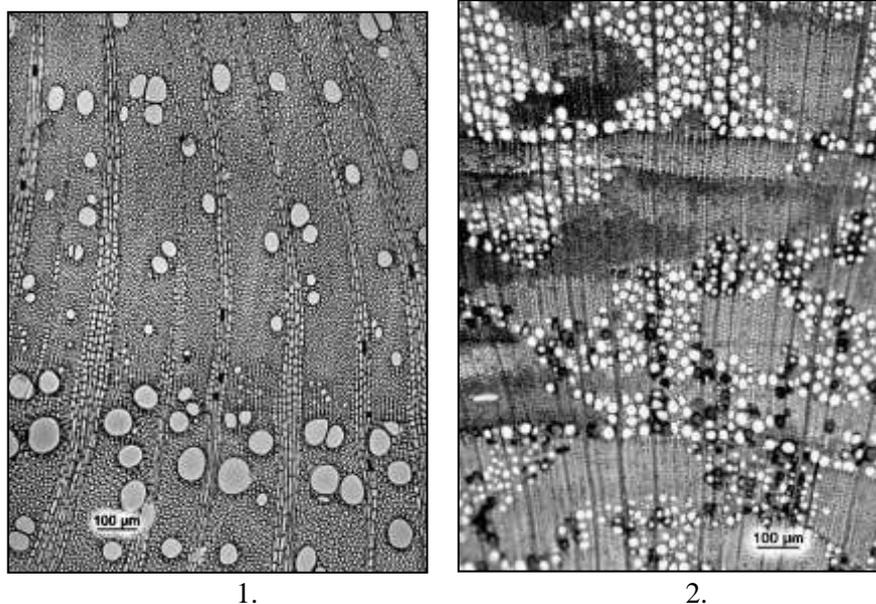
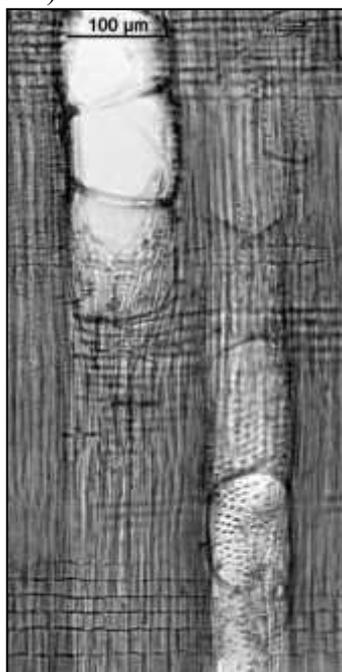


Рис. 1. *Tamarix ramosissima* – полукольцесосудистый тип древесины (поперечный срез).

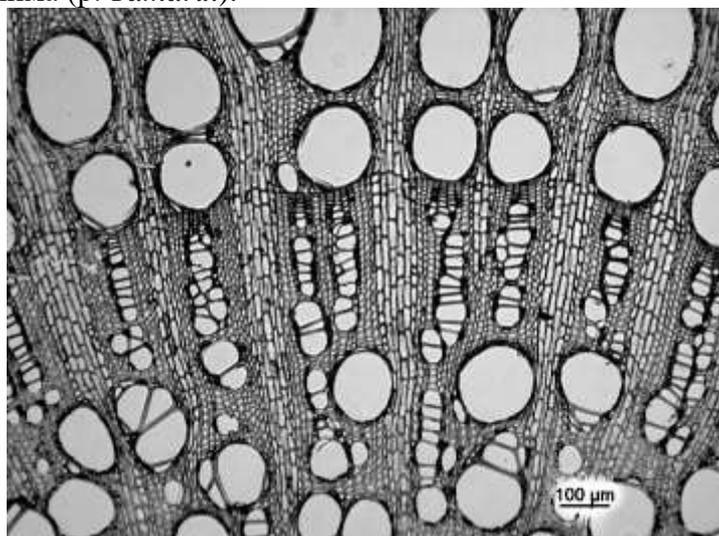
Рис. 2. *Rhamnus pallasii* – «рамноидное» расположение сосудов в годовичных слоях (поперечный срез).

Членики сосудов с простыми перфорациями, с длинными и/или короткими клювиками, часто без них; со спиральными утолщениями, обычно в более узких сосудах, широкие сосуды могут быть лишены их, сосуды в древесине рода *Tamarix* не имеют спиральных утолщений. Просветы члеников сосудов округлые, овальные, реже угловатые очень малого (до 60 мкм) и малого (до 120 мкм) диаметра (70% изученных видов), просветы даже среднего диаметра (до 200 мкм) встречаются редко (рр. *Cotinus*, *Periploca*); *Vitis sylvestris* обладает сосудами как наиболее крупного размера (до 200 мкм), так и очень малого (до 60 мкм). Межсосудистая поровость большинства видов очередная, иногда очередная в сочетании с супротивной (виды р. *Crataegus*); только 2 вида имеют лестничную поровость в сочетании с точечной очередной и переходной (р. *Vitis*) или всеми типами от лестничной до точечной супротивной и очередной (р. *Periploca*). Членики сосудов от тонкостенных до средней толщины (до 4 мкм), изредка встречаются более толстостенные сосуды (4-5,5 мкм) (рр. *Tamarix*, *Amygdalus*). Преобладает цилиндрическая форма сосудов в сочетании с волокновидной (7 видов из 13), или бочонковидной (рр. *Cotinus*, *Tamarix*, *Vitis*) (рис. 3).



Р и с . 3 . *Cotinus coggygria* – бочонковидные и коротко-цилиндрические членики сосудов с короткими клювиками или без них, с простыми перфорациями и очередной сомкнутой и сближенной межсосудистой поровостью (радиальный срез).

Аксиальная паренхима представлена в основном паратрахеальной – вазицентрической в сочетании с различными типами апотрахеальной – диффузной (pp. *Amygdalus*, *Rosa*, *Vitis*) (Рис. 4), диффузной, метатрахеальной и терминальной (р. *Rhamnus*) и метатрахеальной (р. *Periploca*), иногда присутствует веретеновидная паренхима (р. *Tamarix*).



Р и с . 4. *Vitis sylvestris* – скудная паратрахеальная вазицентрическая паренхима (поперечный срез).

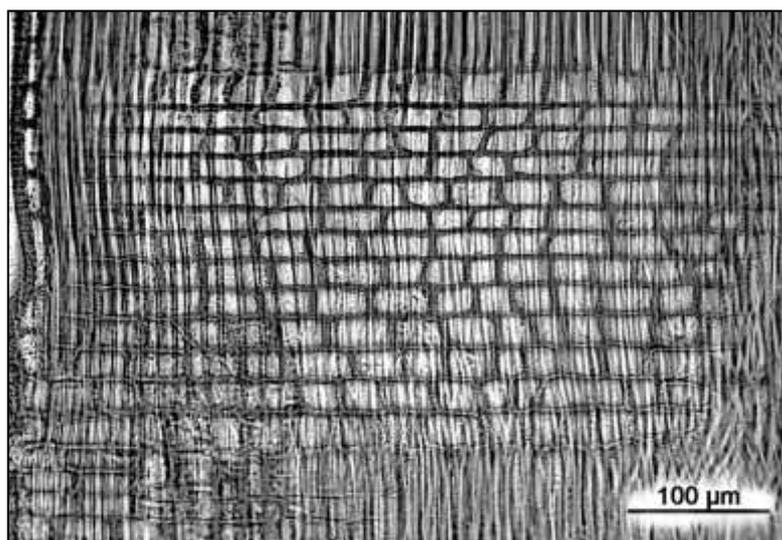
Пять видов обладают только апотрахеальной паренхимой (pp. *Salix*, *Crataegus*, *Prunus*, *Pyrus*). Изредка встречается хорошо развитая паратрахеальная крыловидная паренхима совместно с апотрахеальной – терминальной (р. *Cotinus*). Аксиальная паренхима может быть обильной, как в этом случае, но чаще скудная (8 видов из 13), лишь *Periploca graeca* может иметь паренхиму от скудной до обильной в различные годы.

Радиальные лучи проявляют значительную лабильность: например *Cotinus coggygria*, *Amygdalus nana*, *Rosa canina*, *Paliurus spina-christi* характеризуются, в основном, гетерогенными лучами (у *Rosa canina* однорядные лучи нередко гомогенно-палисадные), гетерогенные с тенденцией к гомогенности у *Crataegus pallasii*, гетерогенные в сочетании с гомогенными имеют виды pp. *Tamarix*, *Rhamnus*, *Periploca*, гетерогенные и гомогенные лучи с тенденцией к гетерогенности наблюдаются у *Vitis sylvestris* (рис. 5, 6.)

Изредка можно отметить двурядные лучи в сочетании с многорядными (р. *Vitis*). У некоторых видов встречаются многорядные лучи с кроющими клетками (pp. *Rosa*, *Vitis*). Лучи, как правило, невысокие – от очень низких, 10-слойных, до средних, до 50

клеток высотой (7 видов из 13), встречаются слившиеся лучи, создающие видимость очень высоких (Рис. 8). Многорядные лучи без однорядных окончаний или с короткими однорядными окончаниями (8 видов из 13).

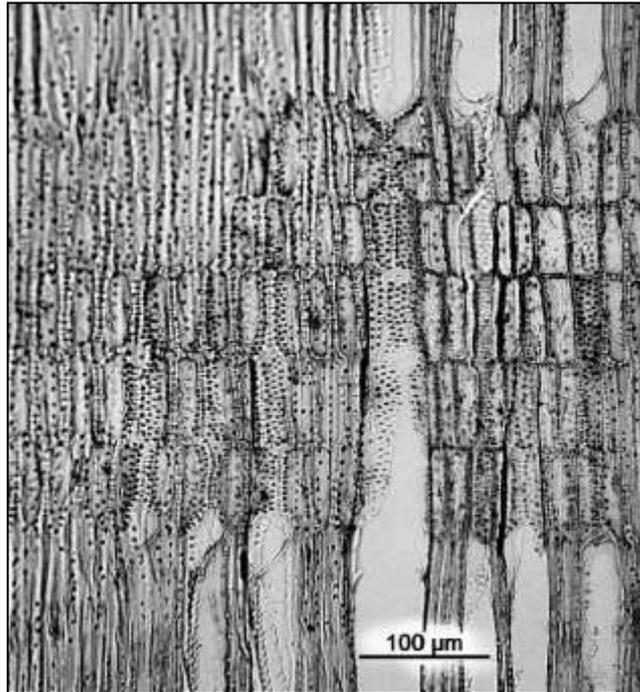
Лучи рассмотренных видов имеют различную ширину – от однорядных и частично двурядных с короткими 1-2-рядными участками (*Periploca graeca*, *Paliurus spina-christi*) до 1-3-х-рядных (виды р. *Crataegus*, *Rhamnus pallasii*, *Cotinus coggygria*) или 1-3-х-рядные и многорядные (рр. *Tamarix*, *Rosa*, *Amygdalus*) (рис. 7).



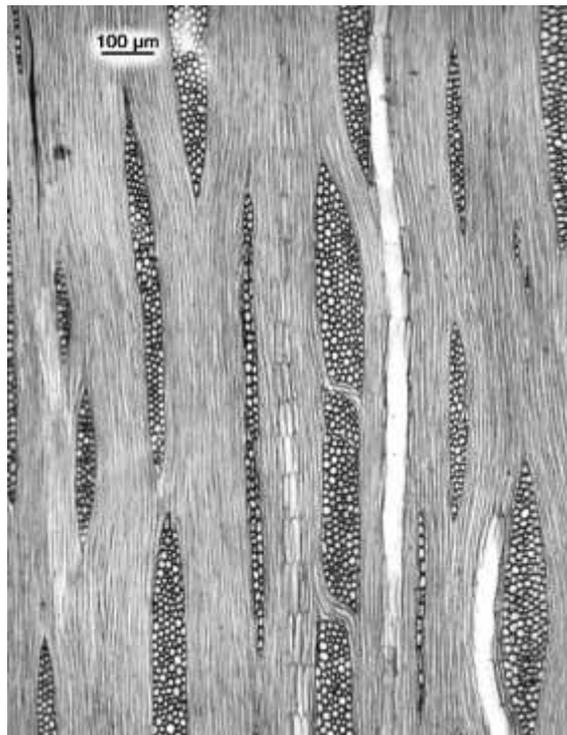
Р и с . 5 . *Paliurus spina-christi* – гетерогенный луч (радиальный срез).

Ярусное расположение члеников сосудов и волокнистых элементов изредка наблюдалось у представителей родов *Tamarix*, *Periploca*, *Rosa*, *Crataegus*.

Рассматривая древесину отобранных видов со структурно-функциональной точки зрения, отметим ее достаточно высокую степень специализации, прежде всего, за счет признаков, отвечающих за водопроведение – все виды обладают простыми перфорационными пластинками, расположенными на поперечных, реже сильно скошенных стенках члеников сосудов, а также точечную очередную межсосудистую поровость, изредка сочетающуюся с супротивной (виды р. *Crataegus*). Лианы *Vitis sylvestris* и *Periploca graeca* характеризуются всеми вариантами этого признака, сочетая лестничную и переходную межсосудистую поровость с точечной. Такая многовариантность способствует широкой экологической амплитуде обоих видов (они встречаются не только в степях, но также в предгорных и горных лесах Северного Кавказа).



Р и с . 6 . *Rosa canina* – гомогенно-палисадный луч (радиальный срез).



Р и с . 7 . *Tamarix ramosissima* – 1-3-х-рядные и многорядные лучи с короткими однорядными окончаниями или без них.



Рис. 8. *Rosa canina* – слившийся многорядный луч с кроющимися клетками (тангентальный срез).

Наличие высокоспециализированных простых перфораций и очередной сомкнутой и сближенной поровости оптимизирует водопроводящую функцию древесины и увеличивает контакты между сосудами и паренхимными клетками, способствуя поддержанию в них метаболических процессов. Вместе с тем, встречаются виды, у которых наряду с признаками высокой специализации наблюдаются достаточно примитивные особенности (проявление гетеробатмии). Например, простые перфорации в сочетании с лестничной поровостью у *Vitis sylvestris*; простые и лестничные перфорации, лестничная, переходная и точечная очередная поровость (*Paliurus spina-christi*); бочонковидные, цилиндрические, реже волокновидные членики сосудов в различных сочетаниях друг с другом.

Почти полное исключение рассеянососудистого типа древесины (только р. *Salix*) говорит о достаточно четком разделении ее функций на водопроводящую и механическую.

Присутствие гетерогенных лучей при слабо развитой аксиальной паренхиме указывает на повышенный уровень структурно-функциональной сопряженности трахеальных и паренхимных элементов, особенно это относится к многорядным лучам с кроющимися клетками (Мигахит, 1978; Хумбо-Салазар, 1985).

Увеличение объема лучевой паренхимы за счет многорядных и высоких лучей (в том числе, слившихся) способствует более эффективному запасанию пластических веществ, необходимых для построения структурных элементов и для покрытия энергетических затрат на физиологические процессы. Насыщенность древесины живыми паренхимными клетками повышает успех вегетативного размножения в условиях менее благоприятных для семенного возобновления. Кроме того, многорядные лучи, имея высокую раневую реакцию, способствуют быстрому заживлению повреждений стебля и повышают жизнеспособность в экстремальных условиях обитания (Коровин и др., 2002)

Заключение. Эколого-ксилотомический анализ вторичной ксилемы ксерофитов Терско-Кумской низменности показал разнообразие способов ее структурно-функциональной специализации. Отмечено, что в местах, где грунтовые воды подходят близко к поверхности, под кронами деревьев, в зарослях кустарников встречаются растения с достаточно примитивной водопроводящей системой, сочетающей в себе высокоспециализированные и архаичные признаки. В более экстремальных условиях с минимальным увлажнением гидросистема древесных растений имеет высокий эволюционный уровень. Структурно-функциональные особенности древесины таких растений повышают экологические возможности вида, позволяя растениям экономно расходовать и резервировать воду и расселяться в условиях острого дефицита влаги, высоких температур, сильных иссушающих ветров и бедности почв.

Авторы выражают искреннюю благодарность сотрудникам лаборатории экологии КНИИ РАН (г. Грозный) и д.б.н. М.А. Тайсумову (АН Чеченской Республики) за помощь в сборе материала в природе.

Список литературы

- Атлас древесины и волокон для бумаги.* 1992 / под ред. Е. С. Чавчавадзе. М.: Ключ. 336 с.
- Галушко А.И.* 1975. Растительный покров Чечено-Ингушетии. Грозный: Чечено-Ингушское кн. изд-во. 117 с.
- Коровин В.В., Новицкая Л.Л., Курносоев Г.А.* 2002. Структурные аномалии стебля древесных растений. М.: Изд-во МГУЛ. 258 с.
- Лавренко Е.М.* 1980. Степи // Растительность Европейской части СССР. Л.: Наука. С. 203-272.
- Левина Ф.Я.* 1961. Еще раз о зональности полупустыни // Ботан. журн. Т. 46.

№ 5. С. 728-731.

- Магомадова Р.С., Тайсумов М.А., Абдурзакова А.С., Умаров М.У., Астамирова М.А., Исраилова С.А., Хасуева Б.А.* 2016. Анализ растительного покрова окрестности урочища Киссык Шелковского района Чеченской Республики // Известия Дагестанского государственного педагогического университета. Естественные и точные науки. № 10(1). С. 34-41.
- Мигахид М.М.* 1978. Эволюция связи лучевой паренхимы с водопрводящей системой в древесине покрытосеменных двудольных: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л. 21 с.
- Прозоровский А.В.* 1940. Полупустыни и пустыни СССР // Растительность СССР. М.; Л.: Изд. АН СССР. Т. 2. С. 207-480.
- Сафронова И.Н.* 2010. О подзональной структуре растительного покрова степной зоны в Европейской части России // Бот. журн. Т. 95. № 8. С. 1126-1133.
- Умаров М.У., Чавчавадзе Е.С., Волкова С.Б.* 2007. К методике создания информационного банка данных структуры древесины покрытосеменных растений // Матер. Междунар. конф. «Горные экосистемы и их компоненты», посвященной 75-летию основателя Института экологии горных территорий Кабардино-Балкарского научного центра РАН чл.-корр. РАН Асланби Темботова. Нальчик. С. 143-147.
- Хумбо-Салазар К.А.* 1985. Взаимосвязь признаков строения сердцевинных лучей, водопрводящей системы и осевой паренхимы в древесине покрытосеменных растений: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: 21 с.
- Яценко-Хмелевский А.А.* 1954. Основы и методы анатомического исследования древесины. М.: Изд-во АН СССР. 337 с.
- Metcalf C.R., Chalk L.* 1983. Anatomy of the Dicotyledons. Wood structure and conclusion of the general introduction. Oxford. V. 2. 297 p.
- Wheeler E.A., Baas P., Gasson R.E.* 1989. IAWA list of microscopic features for hardwood identification // IAWA Bull. n.s. 10. P. 219-332.

ECOLOGICAL-XYLOTOMIC ANALYSIS OF THE TEREK-KUMA LOWLAND WOODY PLANTS

M.U. Umarov¹, E.S. Chavchavadze², O. Yu. Sizonenko², S.V. Volkova²

¹Ibragimov Complex Institute RAS, Grozny

²Komarov Botanical Intitute RAS, Saint-Petersburg

The results of ecological-xylotomic study of secondary xylem of 13 representatives of wood angiosperms from the Terek-Kuma lowland dry steppes (North-Eastern regions of the North Caucasus) are discussed. It is shown that the structural features of the water supply tissue play an important role in the process of arid areas colonization by woody plants,

especially in habitats with sharp moisture deficiency, high temperatures and strong winds.

Keywords: *secondary xylem, wood, water-conducting tissue, structural characteristics, woody plant, adaptations, desert steppes, sandy massif, the Terek-Kuma lowland, North Caucasus.*

Об авторах:

УМАРОВ Мухади Умарович – доцент, доктор биологических наук, заведующий лабораторией экологии, ФГБУН Комплексный научно-исследовательский институт им. Х.И. Ибрагимова РАН, 364051, Чеченская Республика, Грозный, Старопромысловское шоссе, 21 а; e-mail: umarovbiolog@mail.ru

ЧАВЧАВАДЗЕ Евгения Савельевна – доктор биологических наук, главный научный сотрудник отдела Ботанический музей, ФГБУН Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, 197376, Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, д. 2; e-mail: echavcha@yandex.ru

СИЗОНЕНКО Ольга Юрьевна – кандидат биологических наук, ученый секретарь института, ФГБУН Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, 197376, Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, д. 2; e-mail: binadmin@binran.ru

ВОЛКОВА Светлана Борисовна – научный сотрудник, отдела Ботанический музей, ФГБУН Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, 197376, Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, д. 2; e-mail: vsb105@yandex.ru

Умаров М.У. Эколого-ксилохимический анализ древесных растений Терско-кумской низменности / М.У. Умаров, Е.С. Чавчавадзе, О.Ю. Сизоненко, С.Б. Волкова // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2018. № 3. С. 53-64.