

БОТАНИКА

УДК 581.522.5: 581.824.1: 582.61

С. Б. Волкова, Е. С. Чавчавадзе, М. У. Умаров

ЭКОЛОГО-АНАТОМИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ВТОРИЧНОЙ КСИЛЕМЫ ОРЕОКСЕРОФИТОВ ИТУМ-КАЛИНСКОЙ АРИДНОЙ КОТЛОВИНЫ (СЕВЕРНЫЙ КАВКАЗ)

Под «аридными котловинами» Северного Кавказа обычно понимаются расширенные участки Северо-Юрской внутриворонной депрессии в местах ее пересечения крупными реками северного макросклона Большого Кавказа, между Боковым и Передовым высокогорными хребтами на юге и Скалистым хребтом на севере. Хребты вытянуты в широтном направлении, северные склоны их относительно пологие, а южные образуют крутые, местами отвесные обрывы, поднимающиеся над днищами котловин на 1000–1500 м.

Исследуемая нами территория располагается в бассейне одной из крупнейших рек Северного Кавказа — Терека. Один из второстепенных его притоков р. Чанты Аргун пересекает Итум-Калинскую котловину с юго-запада на северо-восток. Питание этой бурной реки и ее притоков осуществляется в основном за счет таяния ледников и снежников на склонах прилегающих хребтов. Реальное влияние рек на растительность не распространяется далее днища долины, где складываются лучшие условия орошения. Склоны долин даже в нижней части испытывают острый недостаток влаги. Значительная площадь аридных котловин находится в специфических условиях «жидкой» или «барьерной» тени, их ландшафты формируются в сухом и сравнительно теплом климате и отчетливо представлены ксерофильными природными комплексами — шибляком, трагакантниками и горно-степными группировками [1, 2].

Ксерофильная растительность долины р. Чанты Аргун и ее притоков наиболее развита на левобережных склонах и в геоботаническом и систематическом отношениях довольно интенсивно изучалась. Однако ксилотомические особенности древесной флоры этого района исследованы недостаточно полно [3].

Представленная работа посвящена структурному анализу вторичной ксилемы ореоксерофитов («горных сухолюбив») — оригинальной группы растений, обитающих на склонах южной экспозиции, щебнистых осыпях и выходах скал Итум-Калинской аридной котловины в условиях острого дефицита влаги и почвенных ресурсов.

Материал и методы исследования

Изучена структура вторичной ксилемы 11 видов ореоксерофитов, относящихся к 11 родам и 8 семействам двудольных покрытосеменных растений: *Prunus divaricata*

Ledeb. (Rosaceae), *Cotinus coggygia* Scop. (Anacardiaceae), *Hippophae rhamnoides* L. (Elaeagnaceae), *Ulmus suberosa* Moench (Ulmaceae), *Paliurus spina-christi* Mill. (Rhamnaceae), *Celtis glabrata* Stev. ex Planch. (Celtidaceae), *Colutea orientalis* Mill. (Fabaceae), *Caragana grandiflora* (Dieb.) D. C. (Fabaceae), *Cerasus incana* (Pall.) Spach. (Rosaceae), *Rhamnus depressa* Grub. (Rhamnaceae), *Clematis integrifolia* L. (Ranunculaceae). Первые шесть видов имеют жизненную форму небольшого деревца или крупного кустарника, четыре следующих вида представлены кустарниками высотой от 0,5 м до 2 м, последний вид — полукустарниковая лиана от 0,3 до 0,5 м. Растения выбраны как из широко представленных семейств (например, Fabaceae, Rosaceae), так и имеющих в этом регионе один-два вида (Anacardiaceae, Celtidaceae). Образцы древесины каждого вида собраны в 2–3-кратной повторности. Срезы приготовлены на замораживающем микротоме Reichert (Австрия) в трех плоскостях — поперечной, тангентальной и радиальной. Ксилотомические описания выполнены по известным методикам [4, 5], при этом использована терминология Международной ассоциации анатомов древесины [6], а также словаря терминов, приведенного коллективом авторов в Атласе древесины и волокон для бумаги [7]. При проведении сравнительно-ксилотомического анализа ореоксерофитов была использована оригинальная методика кодирования признаков, включающая 20 типов и 157 их вариантов [8].

Результаты исследования

Вторичная ксилема ореоксерофитов состоит из члеников сосудов, различного типа волокон (трахеид, сосудистых и волокнистых трахеид, либриформа, трахеидоподобных сосудов), клеток аксиальной и лучевой паренхимы.

У пяти рассмотренных видов древесина кольцесосудистая (например, *Colutea orientalis*; рисунок а, 1), реже рассеяннососудистая и полукольцесосудистая (*Cerasus incana*; рисунок а, 2) или только рассеяннососудистая (*Hippophae rhamnoides*; рисунок а, 1, 3; *Paliurus spina-christi*); виды родов *Cotinus*, *Caragana* и *Rhamnus* обладают всеми названными типами древесины.

В составе трахеальных элементов вторичной ксилемы, помимо сосудов, обычны волокна либриформа в сочетании с сосудистыми трахеидами (8 видов) или с волокнистыми трахеидами (*Prunus divaricata*, *Paliurus spina-christi*), а также с сосудистыми и волокнистыми трахеидами (*Hippophae rhamnoides*). Членики сосудов с простыми перфорациями, длинными и/или короткими клювиками, иногда без них, со спиральными утолщениями и спиральной штриховатостью (рисунок а, 4), (исключение: *Paliurus spina-christi*), с округлыми, овальными, реже угловатыми просветами очень малого диаметра — до 60 мкм (виды родов *Cotinus*, *Caragana*, *Rhamnus*) или малого — до 120 мкм (виды родов *Hippophae*, *Paliurus*, *Colutea*, *Cerasus*, *Clematis*) и более крупного — до 200 мкм (виды родов *Celtis*, *Ulmus*). Просветы сосудов на поперечном срезе чаще сгруппированы в различные радиальные, косо-тангентальные и тангентальные цепочки и группы (рисунок а, 5). Лишь у *Hippophae rhamnoides* и *Clematis integrifolia* просветы нередко одиночные, а у видов родов *Rhamnus* и *Ulmus* образуют сложный рисунок — «рамноидный» и «ульмоидный» (рисунок а, 7). Межсосудистая поровость большинства видов (8 из 11) точечная очередная свободная или чаще сомкнутая (см. рисунок а, 4, 7), реже очередная супротивная или смешанная (виды родов *Paliurus*, *Rhamnus*) и только стенки сосудов лианы *Clematis integrifolia* снабжены лестничной и точечной супротивной, очередной и смешанной поровостью. Стенки сосудов несколько утолщены — от

3 до 5 мкм. Преобладает цилиндрическая форма члеников (длина их превышает диаметр в 2–7 раз; рисунок а, 4), часто в сочетании с бочонковидной (длина превышает диаметр в 0,3–2 раза; см. рисунок а, 7), что отмечено у 7 видов, значительно реже цилиндрические сосуды встречаются вместе с волокновидными (длина более диаметра в 7/11 раз) или удлинненно-волокновидными (более чем в 11 раз) (виды родов *Paliurus*, *Cerasus*, *Rhamnus*).

Аксиальная паренхима может быть скудной (виды родов *Hippophae*, *Rhamnus*, *Prunus*), в умеренном количестве (виды родов *Cerasus*, *Clematis*) или обильной (роды *Colutea*, *Caragana*, *Celtis*). У некоторых видов в разные годы ее количество колеблется от скудного до обильного (представители родов *Paliurus*, *Ulmus*, *Cotinus*; см. рисунок а, 5). По типу аксиальная паренхима разнообразна: исключительно апотрахеальная диффузная (*Prunus divaricata*, *Cerasus incana*) или диффузная, метатрахеальная и терминальная (*Hippophae rhamnoides*); либо паратрахеальная вазикентрическая в сочетании с апотрахеальной диффузной (*Clematis integrifolia*) или терминальной (*Hippophae rhamnoides*), иногда с той или другой (*Rhamnus depressa*). У некоторых ореоксерофитов встречается хорошо развитая паратрахеальная крыловидная (*Celtis glabrata*) и даже крыловидная и сливающаяся (*Colutea orientalis*) паренхима, а также вазикентрическая крыловидная в сочетании с апотрахеальной терминальной (виды родов *Cotinus*, *Ulmus*, *Caragana*).

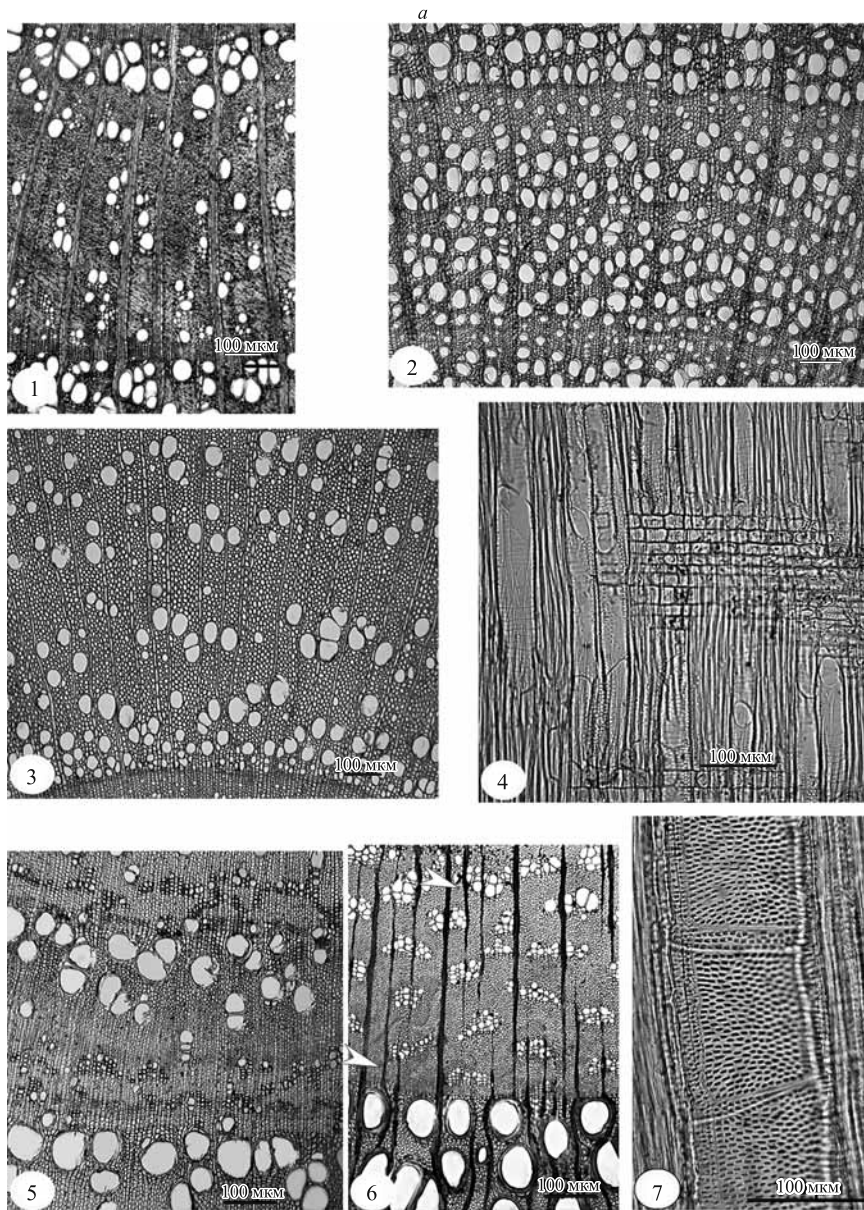
Радиальные лучи обнаруживают незначительное разнообразие. Наиболее распространена вторичная ксилема с типично гетерогенными лучами — 9 видов из 11 (рисунок б, 1), реже гетерогенными с некоторой тенденцией к гомогенности — виды родов *Colutea*, *Clematis*, *Prunus* (рисунок б, 2), только гомогенные лучи иногда характеризуют представителя р. *Ulmus*, оба типа лучей — гетерогенные и гомогенные и их переходные формы наблюдаются у *Rhamnus depressa*.

Для большинства ореоксерофитов характерны лучи различной ширины — от однорядных до многорядных (рисунок б, 3); чаще встречаются одно-трехрядные лучи (рисунок б, 4). Изредка у тех же видов можно отметить однорядные лучи в сочетании с многорядными (*Cerasus incana*) или двурядные в сочетании с многорядными (*Clematis integrifolia*). А у *Hippophae rhamnoides* наблюдаются однорядные лучи с одним-двумя короткими двурядными участками. Слойность (высота) лучей колеблется от низких — до 20 клеток (виды родов *Cotinus*, *Hippophae*; рисунок б, 5), до средних — 50 клеток (виды родов *Prunus*, *Paliurus*, *Caragana*, *Rhamnus*, *Celtis*, *Clematis*) или даже высоких — 80 клеток и более (*Colutea orientalis*; рисунок б, 6). Многорядные лучи имеют длинные и короткие однорядные окончания или лишены их.

Ярусное расположение члеников сосудов и лучей изредка отмечалось у видов родов *Hippophae*, *Cerasus*; рисунок б, 5 и 7). В паренхимных клетках представителей родов *Paliurus*, *Ulmus* и *Celtis* отмечены кристаллы, а у *Prunus* — кристаллы и друзы оксалата кальция.

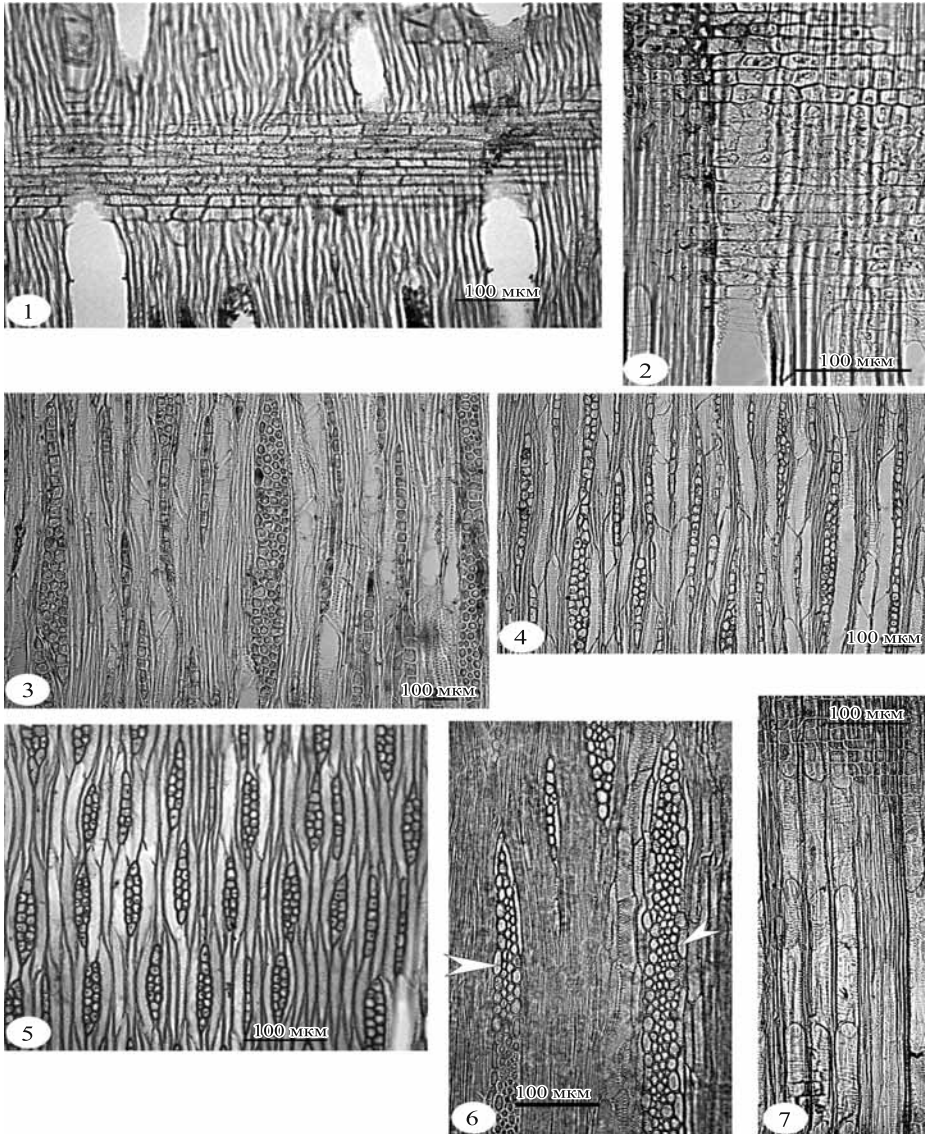
Обсуждение результатов исследования

Эколого-анатомический анализ вторичной ксилемы ореоксерофитов Итум-Калинской аридной котловины показал достаточно высокую ее специализацию, в первую очередь основных признаков, отвечающих за водопроведение: все рассмотренные виды имеют простые перфорационные пластинки на поперечных, реже боковых



Структурные признаки вторичной ксилемы исследованных видов:

a: 1 — *Colutea orientalis* Mill. ПС. Кольцесосудистый тип древесины; 2 — *Cerasus incana* (Pall.) Spach. ПС. Рассеяннососудистый и полукольцесосудистый тип древесины; 3 — *Hippophae rhamnoides* L. ПС. Рассеяннососудистый тип древесины; 4 — *Prunus divaricata* Ledeb. ПС. Цилиндрические членики сосудов с простыми перфорациями, спиральными утолщениями на стенках, короткими клювиками или без них, с очередной сомкнутой поровостью; 5 — *Cotinus coggygria* Scop. ПС. Просветы сосудов в поздней древесине, сгруппированные в радиальные, тангентальные и косотангентальные цепочки и группы, сопровождающиеся обильной аксиальной паренхимой; 6 — *Ulmus suberosa* Moench ПС. Просветы мелких сосудов, образующие сложный «ульмоидный» рисунок (стрелки); 7 — *Colutea orientalis* Mill. ПС. Бочонковидные членики сосудов без клювиков с очередной сомкнутой межсосудистой поровостью.



6: 1 — *Hippophae rhamnoides* L. PC. Гетерогенный луч; 2 — *Prunus divaricata* Ledeb. PC. Гетерогенно-палисадный луч, состоящий из квадратных и незначительно вытянутых по оси луча клеток; 3 — *Prunus divaricata* Ledeb. TC. Однорядные и многорядные (четырёхрядные) лучи; 4 — *Cerasus incana* (Pall.) Spach. TC. Одно-трехрядные лучи; 5 — *Hippophae rhamnoides* L. TC. Низкие одно-трехрядные лучи в ярусном расположении; 6 — *Colutea orientalis* Mill. TC. Высокие многорядные лучи с крошащимися клетками (стрелки); 7 — *Cerasus incana* (Pall.) Spach. PC. Членики сосудов в ярусном расположении, с простыми перфорациями и спиральными утолщениями на стенках. PC — поперечный срез; TC — тангентальный срез; PC — радиальный срез. Масштабный штрих — 100 мкм.

стенках члеников сосудов, а также точечную очередную межсосудистую поровость, очень редко в сочетании с супротивной и смешанной (*Paliurus spina-christi*, *Rhamnus depressa*). Только у полукустарниковой лианы (*Clematis integrifolia*), кроме перечисленных вариантов точечной поровости, представлены лестничные поры. Как показало исследование, в условиях аридной котловины количество комбинаций в составе трахеальных элементов невелико, однако число видов, содержащих в механической системе древесины наиболее специализированные структуры — волокна либриформа, очень высокое (8 видов). Присутствие во вторичной ксилеме, наряду с либриформом, менее специализированных элементов — трахеид, сосудистых и волокнистых трахеид, необходимо как для водопроведения, так и накопления дополнительного резерва влаги в стеблях растений. Обращает внимание значительная представительность (9 видов) более развитых типов древесины — кольцесосудистого и полукольцесосудистого, что, наряду с наличием волокон либриформа, четко делит трахеальные элементы гидросистемы на водопроводящие и механические. Более примитивный рассеяннососудистый тип отмечен у *Paliurus spina-christi*, *Hippophae rhamnoides*.

Расположение сосудов на поперечном срезе у ореоксерофитов весьма разнообразно, однако, одиночные просветы характеризуют только 2 вида. У всех остальных они сгруппированы или образуют более сложный рисунок.

Преобладание сосудов малого диаметра — до 120 мкм с утолщенными оболочками (8 видов), объединенных в различные группы, увеличивает силу сцепления водных нитей со стенками, снижая опасность эмболии. Расположение сосудов с очень небольшими просветами — до 20 мкм у внешней границы годичного кольца (рисунок а, 2 и 3) обеспечивает быструю подачу воды и минеральных веществ из одного слоя прироста в другой [9, 10]. Для многих ореоксерофитов, особенно с биоморфой кустарников, характерно присутствие просветов различной формы — округлых, овальных, угловатых. Полигональная форма увеличивает контакты между сосудами, создавая дополнительные пути водного транспорта. Форма члеников сосудов тоже связана с условиями обитания и шириной годичных колец растения: небольшим деревьям, кустарникам, лианам, произрастающим на южных склонах и выходах скал, требуется много «ребер жесткости», которые образуются в местах соединения члеников и усиливают механическую прочность сосудов при поддержании водного потока в вертикальном направлении. Это обеспечивается в древесине преобладанием довольно коротких и коротких члеников сосудов — цилиндрических и бочонковидных (8 видов), реже цилиндрических и волоковидных (3 вида). Последние формы встречаются обычно у ореоксерофитов с биоморфами деревце или крупный кустарник, а также в древесине небольших кустарников, обитающих на крутых склонах или перевалах, подверженных сильным ветрам, как, например, *Rhamnus depressa*.

Важным фактором существования ореоксерофитов в аридных котловинах является повышенная насыщенность их водопроводящей ткани живыми паренхимными клетками, увеличивающими жизнеспособность растений, улучшая их потенциальные возможности к вегетативному размножению при неблагоприятных условиях семенного возобновления. Клетки лучевой паренхимы, кроме того, обладают высокой раневой реакцией, образуя каллус, что важно при заживлении повреждений стебля [11].

Таким образом, проведенное эколого-анатомическое исследование вторичной ксилемы ореоксерофитов убеждает в наличии разнообразия способов структурно-функциональной специализации этой ткани и путей адаптационных процессов, направлен-

ных на экономное расходование влаги. В аридной котловине сложился определенный набор древесных видов с различными жизненными формами, водопроводящая система которых имеет довольно высокий эволюционный уровень, что, наряду с достаточно четко выраженной гетеробатмией и многовариантностью признаков, повышает экологическую пластичность растений, позволяя им подниматься в горы и существовать в условиях острого дефицита влаги и бедности почв. Проведенный ксилотомический анализ еще раз подтвердил мнение ряда ученых о том, что специализация водопроводящей ткани сопряжена, скорее всего, с освоением растениями сухих биотопов путем отбора форм, преадаптированных к этим условиям [10, 12, 13].

* * *

Авторы статьи искренне признательны докт. биол. наук М. А. Тайсумову за помощь в сборе материала для исследования и докт. биол. наук, профессору А. А. Паутову за ряд ценных замечаний, учтенных в работе.

Литература

1. Галушко А. И. Растительный покров Чечено-Ингушетии. Грозный: Чечено-Ингушское кн. изд-во, 1975. 117 с.
2. Тайсумов М. А. Систематика и география подсемейства Caryophylloideae Juss. Северного Кавказа: дис. ... д-ра биол. наук. Астрахань, 2009. 365 с.
3. Умаров М. У. Пути адаптации водопроводящей ткани древесно-кустарниковых растений к горным местообитаниям: дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1992. 317 с.
4. Яценко-Хмелевский А. А. Основы и методы анатомического исследования древесины. М.: Изд-во АН СССР, 1954. 337 с.
5. Metcalfe C. R., Chalk L. Anatomy of the Dicotyledons. Wood structure and conclusion of the general introduction. Oxford, 1983. Vol. 2. 297 p.
6. Wheeler E. A., Baas P., Gasson R. E. IAWA list of microscopic features for hardwood identification // IAWA Bull. 1989. n.s. 10. P. 219–332.
7. Атлас древесины и волокон для бумаги / под ред. Е. С. Чавчавадзе. М.: Ключ, 1992. 336 с.
8. Умаров М. У., Чавчавадзе Е. С., Волкова С. Б. 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, 2007. С. 143–147.
9. Braun H. J. The significance of the accessory tissues of the hydrosystem for osmotic water shifting as the second principle of water ascent, with some thoughts concerning the evolution of trees // IAWA Bull. 1984. n.s. 5. P. 275–294.
10. Чавчавадзе Е. С., Сизоненко О. Ю. Структурные особенности древесины кустарников и кустарничков арктической флоры России. СПб.: Росток, 2002. 272 с.
11. Коровин В. В., Новицкая Л. Л., Курносков Г. А. Структурные аномалии стебля древесных растений. М.: Изд-во МГУЛ. 2002. 258 с.
12. Яценко-Хмелевский А. А. Принципы систематики древесины: тр. Ботан. ин-та. АН Арм. ССР. 1948. Т. 5. С. 5–155.
13. Яценко-Хмелевский А. А., Гзырян М. С. Анатомия древесины и экологическая эволюция двудольных // Вопросы ботаники. М.; Л.: Наука, 1954. Т. 2. С. 827–839.

Статья поступила в редакцию 10 октября 2011 г.