



9. Zaicev G.N. Mathematical analysis of biological data. M., 1991. 183 p.
10. Zlobin U.A. Structure of phytosociation // Achievements of modern biology. 1996. V. 116. Pub. 2. Pp. 133-146.
11. Zlobin U.A. Theory and practice of assessment of vitality composition of plants // Botanical journal. 1989. V. 74. № 6. Pp. 769-781.
12. Nemirova E.S. Genus of *Jurinea* Cass. of the North Caucasus flora. Stavropol: Publishing house of SSU, 1999. 184 p.
13. Nazarenko A.S. Peculiarities of development of *Jurinea centauroides* Klokov in early stages of ontogenesis // Industrial botany journal. 2009. Publ. 9. Pp. 155-159.
14. Programme and methodology of observation for populations of plants species of the Red Book of USSR. M.: Printing office of VASCHNIL, 1986. 35 p.
15. Rabotnov T.A. Viable cycle of perennial grasses in meadow cenoses / Rabotnov T.A. // Affairs of BIN AN USSR. Ser. 3. Geobotany. 1950. Publ. 6. Pp. 5-197.
16. Sosnovsky D.I. Observation of Caucasus representatives of genus *Jurinea* Cass. // Journal of Russian botanical society. 1926. V. 11. № 1. 2. Pp. 191-203.
17. Uranov A.A. Age spectrum of phyto-population in function is time and energetic wave processes // Biological sciences. 1975. № 2. Pp. 7-33.

Работа выполнена при финансовой поддержке Министерства образования и науки Российской Федерации (Соглашение №14.B.37.21.0192).

УДК 582.866

ВЛИЯНИЕ ВЫСОТЫ НАД УРОВНЕМ МОРЯ НА ВОДОПРОВОДЯЩУЮ ТКАНЬ ОБЛЕПИХИ КРУШИНОВИДНОЙ (*HIPPOPHAE RHAMNOIDES* L.)

© 2013 Умаров М.У.¹, Чавчавадзе Е.С.², Кодзоева А.М.³

¹ КНИИ им. Х.И. Ибрагимова РАН, Россия

² Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Россия

³ Чеченский государственный педагогический институт, Россия

В статье приводится анатомическое описание древесины облепихи крушиновидной (*Hippophae rhamnoides* L.) с высот 1200 и 1600 м над уровнем моря в условиях Восточного Кавказа, анализируются количественные изменения ее признаков – радиального прироста, элементов водопроводящей ткани и степень их изменчивости.

The article gives the anatomical description of sea buckthorn, that grows 1200 and 1600 above the sea level in Eastern Caucasus. It analyses quantitative changes of its traits - radial growth, elements of water conducting tissue and the degree of its variability.

Ключевые слова: количественные признаки, высотная поясность, *Hippophae rhamnoides* L., адаптация, Восточный Кавказ.

Key words: quantitative traits, high-altitude zone, adaptation, Eastern Caucasus

Проблема существования древесных растений во всем многообразии горных условий издавна интересует исследователей. Она и до сих пор не утратила своей актуальности, поскольку многие виды дендрофлоры в экологическом аспекте остаются неисследованными. Изучение возможно большего числа таксонов позволяет глубже понять общие адаптивные тенденции и многообразие приспособительных реакций растений в условиях высотной поясности [1, 2].

Цель исследования – выявить адаптивные изменения в структуре древесины вида в связи с высотой местообитания.

Нами изучены: радиальный прирост, количественные характеристики водопроводящей ткани и изменчивость ее признаков.

В качестве объекта исследования выбрана облепиха крушиновидная – *Hippophae rhamnoides* L. (сем. Elaeagnaceae Juss.) – дерево до 10 м или кустарник 0,5-3,5 м высоты. Произрастает по берегам и долинам рек, озер, в тугаях, среди кустарников, на галечниках, горных склонах, скалах, обрывах от равнин до верхнегорного пояса – 2000 м над уровнем моря. В долинах рек часто образует непроходимые заросли. Встречается в Европейской части СНГ, на Кавказе, в Западной и Восточной Сибири, в предгорной и горной частях Средней Азии [3]. Растение обладает многими полезными свойствами – пищевыми, поливитаминными, лекарственными, декоративными, подробно описанными в литературе [3]. Может быть использовано в садах и парках, как в одиночных, так и групповых посадках, хорошо переносит засуху, быстро образует массу придаточных корней, что ценно для закрепления песков и склонов. Зимостойка. Хороший медонос [4].



На Северном Кавказе облепиха крушиновидная распространена во всех районах, образуя заросли в поймах рек [5]. В Чеченской Республике популяции вида в настоящее время резко сократились, а естественные заросли в небольших количествах сохранились лишь в долине р. Аргун (окрестности пос. Чири-Юрт), более значительные – в отдаленных районах – долине р. Чанты-Аргун (окрестности с. Итум-Кале). В Республике Ингушетия встречается по ущелью реки Армхи (Армхинская аридная котловина, склоны правого борта) и образует заросли в долине р. Асса (Таргимская аридная котловина).

Материал для исследования собран в ущелье р. Армхи на сухом южном склоне, с двух высот – 1200 и 1600 м над уровнем моря. В каждом местообитании с трех свободно растущих особей со стебля (на высоте 30 см от поверхности почвы) взяты образцы поперечные спилов, из которых на санном микротоме были изготовлены срезы древесины – (поперечный, радиальный, тангентальный), использованные при ее описании и для микроскопических исследований. Измерения и подсчеты проводились по общепринятой методике [6]. Измерены все сформировавшиеся годовые кольца, определен средний для каждой особи прирост. В каждом образце в 30-кратной повторности подсчитано количество сосудов на единицу площади – 1,5 мм² (всего, одиночных, сгруппированных), определены их диаметры (отдельно одиночных и сгруппированных) и удельные объемы (суммарный, одиночных и сгруппированных сосудов). Полученные данные обработаны статистически [7]. При анализе результатов использованы средние значения (М) и показатели изменчивости признаков (V%). Дополнительно вычислены некоторые относительные показатели.

Перед изложением результатов количественно-анатомического анализа приводим анатомическое описание древесины вида с учетом опубликованных сведений [8].

Древесина облепихи рассеяннососудистая, состоит из члеников сосудов, волокнистых трахеид, волокон либриформа, клеток аксиальной и лучевой паренхимы. Сосуды одиночные, в первом годовом слое равномерно разбросаны по всей его площади, в нескольких последующих – сосудов гораздо больше у внутренней границы колец, т.е. в ранней древесине. Далее они рассеяны более или менее равномерно. У самой границы слоя прироста, в маргинальной зоне, сосуды довольно узкие, затем их диаметр резко увеличивается до середины кольца, затем к внешней его границе вновь постепенно сужаются. Членики сосудов тонкостенные, в поперечном сечении округлые или овальные, короткие, бочонковидные и цилиндрические, с простыми слабо скошенными перфорационными пластинками, расположенными на поперечных или слегка наклоненных стенках. Межсосудистая поровость очередная. Очертания пор эллиптические или округлые, отверстия их ориентированы почти перпендикулярно продольной оси сосуда. Клювики у широких члеников сосудов отсутствуют, узкие членики имеют заостренные короткие клювики и сильно скошенные перфорационные пластинки.

Годичные кольца выражены достаточно четко, благодаря резкой разнице в диаметрах сосудов и волокнистых элементов, расположенных вдоль границы смежных колец. В очень узких слоях прироста границы нередко имеют волнистые очертания.

Аксиальная паренхима апотрахеальная – диффузная, метатрахеальная (2-3 клетки в цепочке) и терминальная, располагающаяся у внешней границы годового кольца в виде прерывистых однослойных, в редких случаях 3-4-слойных, полосок. Преобладает диффузная паренхима.

Основную массу древесины образует волокнистые элементы – волокнистые трахеиды и волокна либриформа. Волокнистые трахеиды тонкостенные, на концах слегка закругленные, с мелкими окаймленными щелевидными порами на стенках, расположенными вдоль или косо по отношению к продольной оси клетки. Волокна либриформа имеют более толстые стенки, очень узкие овальные, или угловатые просветы, небольшое количество простых щелевидных пор.

Древесинные лучи однорядные, двухрядные, очень редко трехрядные; преобладают двухрядные лучи. Тангентальные стенки лучевых клеток на поперечном срезе ориентированы перпендикулярно радиусу, реже слегка наклонно. При встрече с сосудами лучи не изгибаются или изгибаются очень редко. Лучи низкие (однорядные сложены по высоте 2-10, двух-трехрядные 4-9- слоями клеток). Гетерогенные, состоят из горизонтально вытянутых (лежащих), квадратных и вертикально вытянутых (стоячих) клеток, последние встречаются чаще по краям луча. Краевые клетки лучей часто отличаются от остальных лучевых клеток большей высотой. Двухрядные и трехрядные лучи обычно завершаются одной более крупной клеткой и лишь в некоторых случаях короткими (до 5 клеток) однорядными окончаниями. Двух- и трехрядные лучи в тангентальном сечении образованы клетками разного типа.

Ниже приводим результаты детального изучения водопроводящей ткани в древесине шести особей *Hippophaë rhamnoides* L. из ущелья р. Армхи (Восточный Кавказ).

Средняя ширина годичных колец у разных особей на высоте 1200 м над ур. м. колеблется между 1309-2790 мкм (общий средний прирост $X_0 = 2019$ мкм), на высоте 1600 м 3328-4048 мкм (X_0) – 3613 мкм, причем, в условиях одного и того же местообитания эти колебания могут быть выше, нежели между разными высотами. На большей высоте средний прирост древесины у данного вида достоверно возрастает. Аналогичное можно сказать и о кольцах, сформировавшихся в условиях одного (2010) года: различия в приростах этого года между особями нижнего пояса гор выше, чем на верхнем высотном уровне. С подъемом в горы просматривается четкая тенденция увеличения годового прироста 2010 года и достоверное увеличение среднего прироста (таб. 1).

В образцах у основания склона (1200 м над ур. м.) на единицу площади (1,5 кв. мм) поперечного среза приходится в среднем 58,8–77 сосудов, в том числе 42,7–65,2 – одиночных, 7–11,6 – сгруппированных. В каждом из них одиночные сосуды по количеству в несколько раз преобладают над сгруппированными. Диаметры первых и вторых практически не различаются, варьируя в среднем между 42,5-68,1 мкм. Суммарно сосуды занимают 17,3-26,13% удельного объема древесины,



на долю одиночных приходится 14,2-24,6 %, на сгруппированные – 0,87-3,1 %. (таб. 1). Таким образом, одиночные сосуды многократно преобладают над сгруппированными и по густоте и по объему.

В образцах из среднегорного пояса (1600 м над ур. м) на ту же единицу площади древесины приходится в среднем 52,3-58,4 сосудов, в том числе 46–53,2 – одиночных, 5,2–8,4 – сгруппированных; преобладание одиночных сосудов над сгруппированными здесь выражено еще более резко.

Различия между средними диаметрами одиночных и сгруппированных сосудов тоже сильнее выражены на высоте 1600 м, нежели на 1200 м.

Суммарный удельный объем сосудов составляет 15,7–21,4 %, объем одиночных – 14,7-20,7 %, сгруппированных – 0,53-1 %. По объему одиночные сосуды очень резко преобладают над сгруппированными, различия между ними по данному показателю сильнее выражены, чем между количеством одиночных и сгруппированных сосудов (таб. 1).

Дополнительную информацию о количественных характеристиках древесины дает анализ относительных показателей (табл. 2). В частности, отношения одиночных сосудов к сгруппированным по их густоте во всех изученных образцах намного ниже, чем соотношения их по объему, причем процентные содержания сосудов более наглядно иллюстрирует преобладание одиночных сосудов над сгруппированными как по количеству, так и по объему. Процентные показатели более наглядно, чем абсолютные значения, указывают на преобладание одиночных сосудов над сгруппированными в количественном и объемном соотношениях.

С подъемом в горы (на высоте 1600 м над у. м.) у облепихи крушиновидной наблюдается увеличение ежегодных и средних радиальных приростов древесины, сопровождающееся некоторым уменьшением густоты водопроводящих элементов – одиночных и, особенно, сгруппированных сосудов. Едва заметное увеличение диаметра одиночных сосудов, существенно доминирующих в количественном отношении, не способствует росту их удельного объема, поскольку уменьшение плотности сосудов на единицу площади более ощутимо, нежели увеличение их диаметра. Вследствие этого просматривается слабая тенденция уменьшения с высотой суммарного удельного объема сосудов за счет сгруппированных.

По данным таблицы 2, можно отметить тенденцию увеличения с высотой отношения одиночных сосудов к сгруппированным, сильнее выраженную при рассмотрении объемов сосудов. Процентное содержание одиночных сосудов по объему с высотой местности в виде четкой тенденции возрастает, сгруппированных сосудов, напротив, с такой же интенсивностью снижается.

Коэффициенты вариации, приведенные в таблицы 3, иллюстрируют изменчивость изученных признаков древесины вида. Ранжировав их по уровням варьирования (слабый – $V=1-20\%$, средний – $V=21-25\%$, сильный – $V=26-30\%$, очень сильный – $V>30\%$), можно отметить что суммарная густоты сосудов – от слабого до очень сильного уровня варьирования (16-32,5 %), густоты одиночных сосудов – от среднего до очень сильного уровня (22,8–34,8 %), их диаметры – от среднего до очень сильного (одиночных 22,5-37,6 %, сгруппированных – 24,8-37,5 %). У подножья склона изменчивость диаметров одиночных и сгруппированных сосудов примерно одинакова; в каждом образце из среднегорного пояса диаметры сгруппированных сосудов варьируют сильнее, нежели на более низких высотах.

Все остальные признаки – ширина годичного кольца, количество сгруппированных сосудов, удельные объемы сосудов (суммарный – 36,8-48,6 %, одиночных – 37,4-50,2 % и, особенно, сгруппированных – 114-195,4 %) характеризуются очень высокими уровнями варьирования.

Таким образом, средние показатели признаков облепихи крушиновидной в ущелье р. Армхи колеблются в следующих пределах: ширина годичного кольца 2010 года формирования – 1258-5225 мкм; средний прирост за все годы – 1309-4048 мкм; суммарная количество сосудов на единицу площади – 52,3-77, одиночных сосудов – 5,2-16,1, сгруппированных – 5,2-8,1; диаметр одиночных сосудов – 40,4-68 мкм, сгруппированных – 42,8-68,1 мкм; суммарный удельный объем сосудов – 15,7-26,1%, объем одиночных сосудов – 14,2-24,6%, сгруппированных 0,5-3,1%. Одиночные сосуды по количеству и удельному объему существенно преобладают над сгруппированными.

Показатели изменчивости изученных признаков варьируют в следующих пределах: ширина годичного кольца – 33-98,5 %; общее количество сосудов на единицу площади – 16-32,5 %, число одиночных сосудов – 22-35 %, сгруппированных сосудов – 40-59,2 %; диаметр одиночных сосудов – 22-37,7 %, сгруппированных сосудов – 24-37,5 %; суммарный удельный объем – 36,8-48,6 %, объем одиночных сосудов – 37,4-50,2 %, объем сгруппированных сосудов – 114-195,4 %.

Ширина годичного кольца, количество сгруппированных сосудов на единицу площади и показатели удельных объемов сосудов всегда проявляют очень высокий уровень варьирования ($V>30\%$); остальные признаки – плотность сосудов и их диаметры у разных особей варьируют слабо, на среднем уровне, сильно или очень сильно ($V<20\rightarrow 30\%$).

С подъемом в горы (до 1600 м) у облепихи формируются более широкие годичные кольца 2010 года, достоверно увеличивается средний прирост древесины, сопровождающийся слабым снижением плотности основных водопроводящих элементов, более заметным за счет сгруппированных сосудов; при относительной стабильности диаметров сгруппированных, слабо увеличиваются просветы одиночных сосудов; происходит незначительное снижение их общего удельного объема.

С увеличением высоты местообитания просматривается тенденция роста изменчивости большинства изученных признаков; исключение составляют объем сосудов суммарный и одиночных сосудов, варьирование которых с высотой, напротив, более или менее заметно возрастает.

Как показывают результаты исследований, в условиях аридных южных склонов увеличение высоты местообитания до 1600 м над уровнем моря не оказывает угнетающего действия на облепиху крушиновидную, что подтверждается увели-



чением радиального прироста древесины. Однако изменение с высотой условий среды, несомненно, влияет на режим функционирования камбия и дифференциацию его производных, о чем свидетельствуют количественные перестройки (количества, размеров, объемов и соотношений) структурных элементов древесины.

Библиографический список

1. Умаров М.У. Прирост древесины *Hippophae rhamnoides* L. как показатель соответствия вида экологическим условиям местообитаний // Редкие и исчезающие виды растений и животных, флористические и фаунистические комплексы Северного Кавказа, нуждающиеся в охране / Тез. докл. науч.-практич. конф. Грозный, 1989. С. 90-91
2. Умаров М.У., Чавчавадзе Е.С., Кодзоева А.М. Радиальный прирост древесины облепихи крушиновидной (*Hippophae rhamnoides* L.) из различных местообитаний Восточного Кавказа // Сб. трудов Академии наук Чеченской Республики, № 2. Грозный: АН ЧР. 2011. С. 370-378.
3. Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование; Семейство Rutaceae–Elaeagnaceae. – Л.: Наука, 1988. 357 с.
4. Бородина Н.А., Некрасов В.И., Некрасова Н.С., Петрова И.П., Плотникова Л.С., Смирнова Н.Г. Деревья и кустарники СССР. – М.: Изд-во «Мысль», 1966. 636 с.
5. Галушко А.И. Флора Северного Кавказа. Т. 2. Изд-во Ростовского ун-та, 1980. 352 с.
6. Яценко-Хмелевский А.А. Основы и методы анатомического исследования древесины
7. Митропольский А.К. Элементы математической статистики. Л., 1969. 274 с.
8. Greguss P. Holzanatomie der europaischen Laubholzer und Straucher. Akademiai Kiado, Budapest, 1959. 330 p.

Bibliography

1. Umarov M. U. The growth of wood *Hippophae rhamnoides* L. as the index of compliance with the environmental conditions of habitat species/ / Rare and endangered species of plants and animals, flora and fauna complexes of the North Caucasus, in need of protection / Proc. Reports. Scientific-Practical. Conf. Grozny 1989. pp. 90-91
2. Umarov M.U., Chavchavadze E.S., Kodzoeva A.M. The radial wood growth of sea buckthorn (*Hippophae rhamnoides* L.) from the different habitats of the Eastern Caucasus / / Proc. Proceedings of the Academy of Sciences of the Chechen Republic, № 2. Grozny: AN CR. 2011. Pp. 370-378.
3. Plant Resources of the USSR: Flowering plants, their chemical composition, the use, family Rutaceae-Elaeagnaceae. - Leningrad: Nauka, 1988. 357 c.
4. Borodina, NA Nekrasov, VI, Nekrasova, NS, IP Petrova, Plotnikova LS, N. Smirnova. Trees and shrubs of the USSR. - Moscow: Publishing House "Thought", 1966. 636 s.
5. Galushko A.I. Flora of the Northern Caucasus. T. 2. Publishing house of the Rostov State University, 1980. 352 p.
6. Yatsenko-Chmielewski A.A. The principles and methods for anatomical study of wood
7. Mitropolsky AK. The elements of mathematical statistics. L., 1969. 274 p.
8. Greguss P. Holzanatomie der europaischen Laubholzer und Straucher. Akademiai Kiado, Budapest, 1959. 330 p.