

УДК 58.009

А.А. Жагловская*, С.С. Айдосова, Н.З. Ахтаева, А.Т. Мамурова

Казахский национальный университет имени аль-Фараби,

Республика Казахстан, г. Алматы

*E-mail: Alina.Zhaglovskaya@kaznu.kz

Сравнительная морфо-анатомическая характеристика *Haloxylon aphyllum* и *Haloxylon persicum* Иле-Балхашского региона

В статье приведены анатомо-морфологические характеристики представителей семейства *Chenopodiaceae*: *Haloxylon aphyllum* Minkw., *Haloxylon persicum* Bng. Выявлены сходства и различия в анатомическом строении побегов обоих видов. Основное отличие заключается в количестве слоев эпидермиса: *Haloxylon aphyllum* – 1 слой, *H. persicum* – 3 слоя. В связи с дифференцировкой эпидермиса саксаула белого увеличивается толщина эпидермального слоя. *Haloxylon persicum* имеет толщину эпидермиса 12,79–13,62 мкм, в то время как *H. aphyllum* – 7,67–10,53 мкм. Особенности анатомического строения вегетативных органов растений, в том числе и строение побега достаточно полно отражают их адаптацию к условиям произрастания. Сравнительная характеристика двух видов *Haloxylon* показывает определенные адаптационные признаки псаммофитов и галофитов. Исследуемые виды относятся к растениям- C_4 по типу фиксации O_2 , как механизм адаптации к условиям жаркого и сухого климата. *Haloxylon persicum* рассматривается как генетическое производное *H. aphyllum*.

Ключевые слова: *Haloxylon aphyllum* Minkw., *Haloxylon persicum* Bng., анатомическая структура, C_4 -растения, экологическая адаптация.

А.А. Zhaglovskaya, S.S. Aidosova, N. Z. Akhtayeva, A.T. Mamurova

Comparative morphological and anatomical features of *Haloxylon aphyllum* and *Haloxylon persicum* of Ile-Balkhash region

The article describes the anatomical and morphological characteristics of representatives of the family *Chenopodiaceae*: *Haloxylon aphyllum* Minkw., *Haloxylon persicum* Bng. Identified similarities and differences in the anatomy of the stem of both species. The main difference is the number of layers of the epidermis: *Haloxylon aphyllum* – 1 layer, *H. persicum* – 3 layers. Due to changes in the epidermis of *H. persicum* increases the thickness of the epidermal layer. *Haloxylon persicum* has a thickness of the epidermis – 12,79–13,62 microns, while *H. aphyllum* – 7,67–10,53 mm. Comparative characteristics of the two species of *Haloxylon* shows some features of adaptation of psammophytes and halophytes. Features of the anatomical structure of the vegetative organs of plants, adequately reflect their adaptation to growing conditions. Studied species are plants- C_4 , by type of fixation O_2 , as a mechanism of adaptation to hot and dry climate. *Haloxylon persicum* regarded as a genetic derivative *H. aphyllum*.

Key words: *Haloxylon aphyllum* Minkw., *Haloxylon persicum* Bng., anatomical structure, C_4 -plants, ecological adaptation.

А.А. Жагловская, С.С. Айдосова, Н.З. Ахтаева, А.Т. Мамурова

Iле-Балқаш өңіріндегі *Haloxylon aphyllum* және

***Haloxylon persicum* өсімдіктерінің морфо-анатомиялық сипаттамасы**

Мақалада *Chenopodiaceae* тұқымдасының *Haloxylon aphyllum* Minkw., *Haloxylon persicum* Bng түрлерінің морфо-анатомиялық сипаттамасы берілген. Екі түрдің өркенінің анатомиялық ұқсастықтарымен айырмашылықтары айқындалды. Басты ерекшеліктері эпидермис қабатының қатпарларында: *Haloxylon aphyllum* – 1 қатпар, *H. persicum* – 3 қатпар. Эпидермис қабатының өзгеруіне байланысты ақ сексеуілде эпидермис қалыңдығы үлғайған. *Haloxylon persicum* эпидермиса қалыңдығы – 12,79–13,62 мкм, ал *H. aphyllum* – 7,67–10,53 мкм. Вегетативтік мүшелерінің анатомиялық ерекшеліктері, атап айтқанда өркені өсу ортасына байланысты бейімдеушілік белгілері көрсетілген. *Haloxylon* еki

түрінің салыстырмалы сипаттамасы псаммафиттер мен галофиттердің ерекше бейімделу белгілерін көрсетеді. Зерттелген түрлер ыстық және құрғақ климатқа бейімделу механизмін көрсететін O₂-ні бекіту типі бойынша C₄ өсімдіктер типіне жатады. *Haloxylon persicum* өсімдігі *H. aphyllum* генетикалық туындысы болып табылады.

Тұйін сөздер: *Haloxylon aphyllum* Minkw., *Haloxylon persicum* Bng., анатомиялық құрылым, C₄, экологиялық адаптация.

Введение

Семейство Chenopodiaceae включает в себя около 100 родов и более чем 1500 видов, которые широко распространены на аридных и субтропических территориях [1]. Род *Haloxylon* (*Chenopodiaceae*) включает в себя 10 видов, из них в СНГ и полупустынях Средней Азии произрастает 3 вида: черный саксаул (*Haloxylon aphyllum* Minkw.), белый саксаул (*Haloxylon persicum* Bng.) и саксаул зайсанский (*Haloxylon ammodendron* (C.A. Mey.) Bunge). Саксаул черный и саксаул белый имеют обширный ареал в пустынях Ирано-Турецкого региона и Аравийского полуострова. Саксаул зайсанский встречается только на востоке Казахстана и в Джунгарской провинции. Основной ареал этого вида – гобийские пустыни Центральной Азии [2].

Изучение роста саксаула, его развития, морфологии, прорастания семян, проводившиеся на протяжении многих лет, позволили выявить ряд характерных особенностей его биологии. В литературе много внимания уделено морфобиологическому изучению саксаула черного [3].

Объектом исследования являются представители рода *Haloxylon* – *Haloxylon aphyllum* и *Haloxylon persicum*, обитающие на территории Казахстана и занимающие большие территории в Иле-Балхашском регионе. Кустарники или небольшие деревья (высотой 1,5–12 м) с вильчатым ветвлением и членистыми ломкими молодыми побегами. Листья деревьев саксаула редуцированы и представлены в виде супротивных мелких бесцветных чешуек (саксаул белый) или бугорков (саксаул черный). Функцию фотосинтеза осуществляют зелёные побеги, содержащие хлорофилл [3].

Нами проведено исследование анатомического строения зеленых побегов двух видов рода *Chenopodiaceae*, *Haloxylon aphyllum*, *H. Persicum*, оценка сходства и различия морфометрических показателей и адаптивных возможностей исследуемых таксонов.

Материалы и методы исследований

Исследования проводились на территории Иле-Балхашского региона, расположенного в

пределах Алматинской области, занимающего Балхаш-Алакольский гидроэкологический район. Материал для исследований был собран во время опытно-экспедиционных работ на территории Алматинской области в Иле-Балхашском регионе, в долине р. Или в летний период.

Исследуемая территория по своим почвенно-геоморфологическим, климатическим и геоботаническим условиям относится к району прибрежной солончаковой равнине.

На территории дельты реки Иле были исследованы 4 участка. С 1, 2 участков был собран представитель семейства *Chenopodiaceae* – *Haloxylon persicum*, с 3, 4 участков собран опытный материал – *Haloxylon aphyllum* (таблица 1).

Исследуемая территория по своим почвенно-геоморфологическим, климатическим и геоботаническим условиям относится к прибрежной солончаковой равнине. Характерен бугристо-грядовый рельеф, постепенно переходящий в равнинно-всхолмленный. Среди бугристо-грядовых форм различают более высокие гряды (10-20 м) и более низкие песчаные образования до 10 м высотой. Наблюдается появление пятен такыров, среди которых бугры и гряды рассматриваются как единичные песчаные всхолмления, высота которых колеблется от 0,5 до 2,5 м. Баканасской равнине свойственны сухие русла и бессточные впадины. По почвенно-географическому районированию территория относится к зоне серо-бурых почв, которые, в свою очередь, относятся к современным пустынным почвам [4].

Климат резко-континентальный. Средняя температура самого холодного месяца (январь) за десятилетний период колеблется от минус 11 до минус 13 градусов по Цельсию. Самый жаркий месяц – июль, средняя температура составляет плюс 26 градусов. Продолжительность безморозного периода 153 дня. Годовая сумма атмосферных осадков не превышает 200 мм. Средняя относительная влажность воздуха составляет 61%. Ветры восточного направления, средняя скорость ветра составляет 2,5 м/сек [5].

Доминирующим видом среди растительности является черный саксаул (*Haloxylon aphyllum* (Minkw.)). Из других древесных и кустарниковых пород встречаются: чингил

(*Halimodendron halodendron*), туранга (*Populus deversifolia*), джузгун (*Calligonum aphyllum*), терецкен (*Eurotia ceratoides*), астрагал (*Astragalus ammodendron*) и др. Характерными видами травяной растительности являются: полынь белая (*Artemisia terra albae*), ковыль (*Stipa*

Hohenackeriana), пырей (*Agropurum sibiricum*) и некоторые другие. В состав травяного покрова входят: полынь зеленая (*Artemisia solgorica*), мордовник (*Echinopa albicalis*) и др. Значительная часть травяного покрова представлена однолетними растениями – эфемерами [6].

Таблица 1 – Описание региона исследования

№ образца	Название вида	Регион исследования	Координаты	Тип ландшафта	Оценка антропогенного влияния
I	<i>Haloxylon persicum</i>	Казахстан, Алматинская область, Иле-Балхашский регион, дельта реки Или	45°02 N 74°46 E	Бугристые гряды	Умеренное
II				Аллювиальные пески	Песчаный бархан антропогенного происхождения
III			45°02 N 74°43 E	Солончаковая равнина	Низкое
IV				Понижение	Редины саксаула, вырубка

Модельные деревья отбирались согласно возрасту и другим таксационным показателям, так, измерялась высота дерева, с которого отбирались образцы, диаметр кроны, диаметр корневой шейки, а также описывалась густота насаждений и уровень грунтовых вод (УГВ) (таблица 2). Для исследования морфо-анатомической структуры образцы отбирали как минимум с 3-х особей каждого вида.

Растения были собраны в гербарий и зафиксированы для проведения структурного анализа. Фик-

сацию проводили в 70% спирте по методике Страсбургер-Флемминга (спирт, глицерин, вода 1:1:1). Анатомические препараты готовились с помощью микротома с замораживающим устройством ТОС-2, срезы заключали в глицерин в соответствии с общепринятыми методиками [7, 8, 9]. Толщина анатомических срезов – 10-15 мкм. Для количественного анализа проведено измерение морфометрических показателей с помощью программного обеспечения микроснимков. Микрофотографии сделаны на микроскопе MC-300 (увеличение X 180).

Таблица 2 – Условия произрастания, таксационные показатели модельных деревьев

№	Таксационные показатели модельного дерева				УГВ	Густота насаждений, шт/га	Сопутствующие виды растений
	Возраст, лет	Высота, м	Диаметр корневой шейки, см	Диаметр кроны, м			
I	8±2,3	0,7±0,3	5-6±3,1	1,2±0,3	5-6 м	Редина биологическая	<i>Krascheninnikovia ceratoides</i> (L.) Gueldenst., <i>Salsola orientalis</i> S.G. Gmel., <i>Artemisia terra-albae</i> Krasch.
II	18±2,7	3,2±0,2	20±4,8	2±0,2	3,7	2500	
III	20±4,3	3,0±0,2	20±3,9	2±0,5	4	950	
IV	5-6±2,3	0,5±0,3	4±2,4	0,8±0,2	6-7	1300	

Для обработки статистических данных применялся метод математической статистики и табличный редактор Microsoft Excel.

Результаты исследований и обсуждение

С целью определения сходства и различий между видами саксаула была составлена таблица 3 на основе опубликованных данных и проведенных исследований различных авторов [2, 3, 4, 6].

При проведении анализа морфологической характеристики выявлены следующие закономерности: представители рода *Haloxylon* имеют достаточно большое сходство в строении побегов, листьев, плодов. Различаются виды по

жизненным формам и экологическим условиям местопроизрастания. Сравнительная характеристика двух видов *Haloxylon persicum* и *Haloxylon aphyllum* показывает определенные адаптационные признаки псаммофитов и галофитов. Все эти признаки обусловливают адаптацию растений к условиям засоленных и щелочных почв.

Являясь псаммофитом, галофитом, черный саксаул произрастает в древних долинах рек, в понижениях между бугристыми песками, на такыровидных почвах, закрепленных песках. В свою очередь, саксаул белый произрастет в более жестких условиях, в песчаных пустынях, на песчаных почвах, незакрепленных песках, по вершинам песчаных бугров (рисунок 1).

Таблица 3 – Сравнительная морфологическая характеристика представителей рода *Haloxylon*

№	Морфологические параметры	<i>Haloxylon aphyllum</i>		<i>Haloxylon persicum</i>	
		отдел	Magnoliophyta	отдел	Magnoliophyta
1	Систематика	класс	Magnoliopsida	класс	Magnoliopsida
		порядок	Caryophyllales	порядок	Caryophyllales
		семейство	Chenopodiaceae	семейство	Chenopodiaceae
		род	Haloxylon	род	Haloxylon
		вид	Aphyllum (Minkw.) Iljin	вид	Persicum Bunge ex Boiss. & Buhse
2	Жизненная форма	Невысокое дерево		Высокий кустарник	
3	Высота	2-5 до 8-10 м		4-5 (6) м	
4	Толщина корневой шейки	50-60 см		20-30 см	
5	Корневая система	На щелочных почвах достигает 4.1 м, на частично фиксированных бугристых песках, коричневой супесчаной почвы – 7,3 м, а с глубокими отложениями грунтовых вод до 10 м глубины.		Корневая система поверхностная или со стержневым корнем, развивается в глубину до 10-11 м.	
6	Ствол	Кора ствола темно-серая, древесина тяжелая, плотная, хрупкая, в центре более темная		Кора беловатая или светло-серая. Древесина твердая, хрупкая, трудно поддается обработке	
7	Побеги	Сочные, темно-зеленые, поникающие, на вкус кисловатые		Молодые веточки суховатые, бледно-зеленые, на вкус горькие	
8	Листья	Листья супротивные, редуцированные до бугорков. В пазухах листьев короткие курчавые беловатые волоски		Листья очень мелкие треугольно-чешуйчатые, шиловидно-заостренные с белой пленчатой каймой	
9	Цветки	Цветки мелкие, обоеполые, одиночные, расположены в пазухах мелких чешуевидных листьев, более коротких, чем цветок. Прицветники пленчатые по краю. Тычинок 5, завязь с 4-5 быстро опадающими рыльцами		Цветки обоеполые, невзрачные по одному или по нескольку, с двумя небольшими прицветниками. Околоцветник пленчатый с пятью округлыми долями, тычинок 5, пестик с 2-5 короткими лопастными рыльцами	
10	Плод	Тип – Сухой, Семянка Придатки-Крылья. Плод сверху вдавленный. Крылья с округлым или клиновидным основанием. Семена горизонтальные со спиральным зародышем		Тип – Сухой, Семянка Придатки – Крылья. Плод – сплюснуто-шаровидный крылатый немного мясистый орешек. В плоде помещается плоскоспиральный, зеленеющий уже в оболочке зародыш	

Продолжение таблицы I

№	Морфологические параметры	<i>Haloxylon aphyllum</i>	<i>Haloxylon persicum</i>
11	Место произрастания	По современным и древним долинам и дельтам рек. В понижениях между песчаными грядами. Образует густые заросли	Растет в песчаных пустынях преимущественно по пескам, дну котловин, склонам и по вершинам песчаных бугров. Густых зарослей не образует
12	Экологическая группа	Ксерофит, светолюбив, галофит, псаммофит	Типичный псаммофит. Очень светолюбив, засухоустойчив, менее солевынослив, чем саксаул черный.
13	Использование	Кормовое, техническое	Мелиорирующая пескоукрепительная порода

Благодаря своему естественному доминированию, саксаул может рассматриваться как экологически ключевой вид.

Саксаульные леса выполняют следующие экосистемные функции:

1. Производство биомассы, является фиксатором углерода.
2. Закрепление песков, минимизирует дефляцию почв.

3. Смягчение микроклимата, что обеспечивает рост и развитие сопутствующих растений (например, *Carex Physodes*);

4. Создает условия для жизнедеятельности животных. Один из обитателей саксаульных лесов – илейская саксаульная сойка (*Podoces panderi ilensis*) является единственным эндемиком на подвидовом уровне в фауне птиц Казахстана.



Рисунок 1 – *Haloxylon aphyllum* (слева), *Haloxylon persicum* (справа). (А) Условия произрастания, (В) Морфологическое строение, (С) Анатомический срез побега (x180)

5. Является кормовой базой для животноводства.
6. Является энергоэффективным биотопливом [10].

При определении сходства и различия саксаула черного и саксаула белого на анатомическом уровне использовались поперечные срезы зеленых побегов (рисунок 2).

Как показывает анализ полученных данных, побег на поперечном срезе состоит из эпидермиса, палисадной хлоренхимы, клеток паренхимы, сосудистого цилиндра.

Снаружи побег покрыт кутикулой, защищающей от механических повреждений, а также для защиты от экстремальных температур. Эпидермис состоит из одного (*H. aphyllum*) или из 2-3 слоев (*H. persicum*), примыкающих друг к другу клеток. Эпидермис имеет строго определенные функции и характеризуется не только микроморфологической формой побега. Скорее, он имеет функцию защиты клеток палисадной хлоренхимы.

Однако различное количество эпидермальных слоев возможно связано с более жесткими усло-

виями произрастания саксаула белого (3 слоя эпидермальных клеток), следовательно уменьшается потеря воды и увеличивается жесткость побегов. Ниже слоя эпидермиса расположен слой гиподермы, выполняющий механическую функцию.

У саксаула черного слой гиподермы явно выделен и образует сплошной слой, у саксаула белого, благодаря наличию нескольких слоев эпидермиса, гиподерма не выделена отдельным слоем, а наблюдается отдельными включениями (рисунок 3).

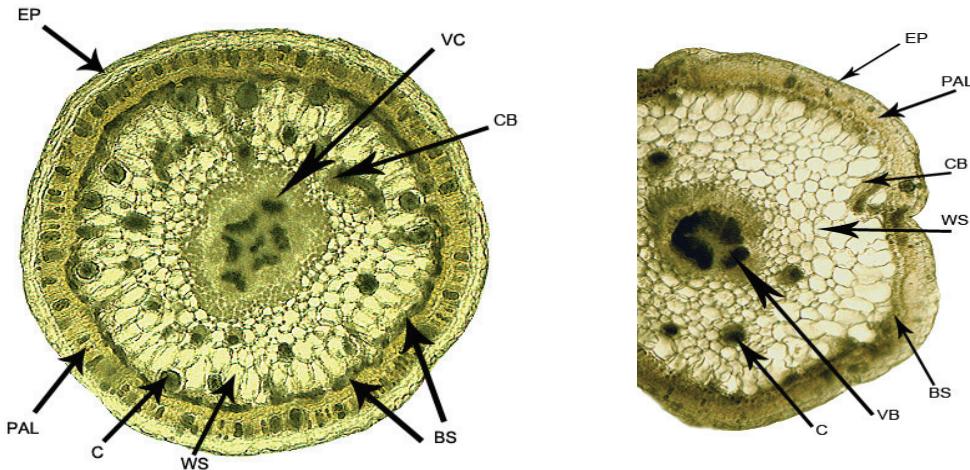


Рисунок 2 – Анатомическое строение побега *Haloxylon persicum* (1), *Haloxylon aphyllum* (2). EP- эпидермис, PAL – палисадная хлоренхима, С – кристаллы, BS – клетки обкладки сосудистого пучка, WS – клетки паренхимы, VC – сосудистый цилиндр, CB – пучки первичной коры

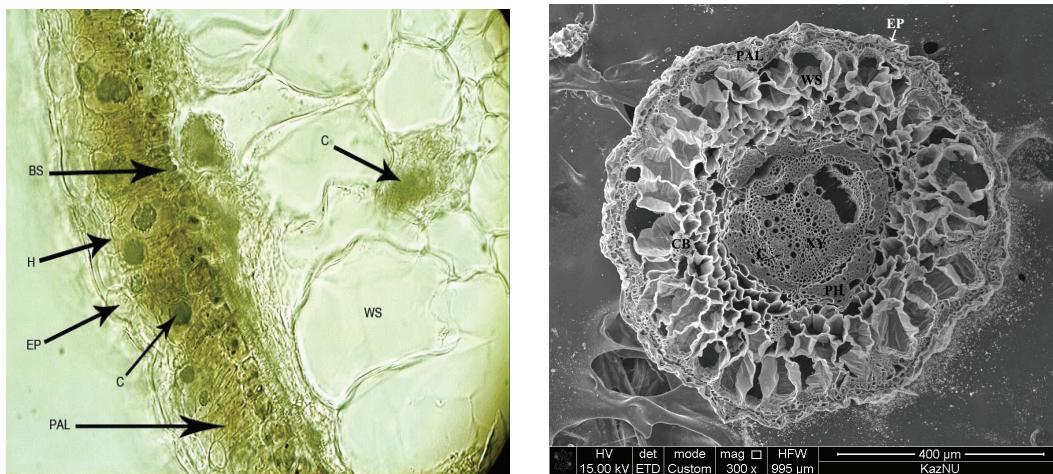


Рисунок 3 – Анатомическое строение побега *H. aphyllum* (слева – снимок оптического микроскопа, справа – микрофотография, полученная с помощью сканирующего электронного микроскопа)
EP – эпидермис, PAL – палисадная хлоренхима, С – кристаллы, BS – клетки обкладки сосудистого пучка, WS – клетки паренхимы, VC – сосудистый цилиндр, CB – пучки первичной коры

Под клетками эпидермиса расположен слой палисадной хлоренхимы. Как известно, существенным и наиболее общим признаком, возникающим в процессе эволюционного приспособления к засушливым условиям среды, является

редукция листовой пластинки. Слойность мезофилла при этом у растений увеличивается, особенно сильно развивается палисадная ткань, что позволяет растению противостоять, прежде всего, почвенной засухе [11]. Увеличение слоёв и

плотности столбчатой ткани до некоторой степени компенсирует малую площадь фотосинтезирующих органов. Но с другой стороны, при небольшой площади фотосинтезирующей поверхности растения должны обеспечить себя пластическими веществами. Это происходит за счёт развития палисадной паренхимы с обеих сторон побега. Ведь палисадная ткань является самым высокопроизводительным типом ткани и вносит основной вклад в фотосинтез [12].

Далее расположен слой клеток обкладки сосудистого пучка (Кранц-анатомия). У саксаула листья сильно редуцированы и основную C_4 фотосинтезирующую функцию выполняют молодые ежегодные побеги [13]. Эти побеги имеют то же происхождение, что и истинные редуцированные листья, из апикальной меристемы верхушки побега [14]. В хлоропластах мезофилла фиксация углекислоты происходит в результате присоединения O_2 к фосфофеонолпирвату, приводящему к образованию кислот с четырьмя атомами углерода – оксалоацетата и малата. Это – « C_4 – путь» фиксации O_2 . Растут растения C_4 – типа в южных зонах и приспособлены к условиям жаркого и сухого климата [13].

Проводящие пучки сливаются между собой, формируя сплошной тип строения центрального цилиндра. Сердцевина представлена крупными тонкостенными водозапасающими паренхимными клетками. В паренхимном слое клеток, а также в хлоренхиме расположены кристаллоносные клетки (друзы). Кристаллы солей считаются конечными продуктами обмена веществ в растительных организмах, особенно в ксерофитах. Вероятно, кристаллы способствуют увеличению осмотического давления клеточного сока (рисунок 4).

Сосудистый цилиндр представлен ксилемой и флюэмой. Представители саксаула белого имеет симметричную форму расположения ксилемных сосудов с камбиальной обкладкой. В то время, как ксилемные сосуды черного саксаула симметрии не имеют и камбиальная обкладка образует сплошной слой. Склеренхима имеется у обоих видов *Haloxylon* и представлена в сосудистом цилиндре.

Особенности анатомического строения вегетативных органов растений, в том числе и строение побега, достаточно полно отражают их адаптацию к условиям произрастания.

И хотя *Haloxylon persicum* и *Haloxylon aphyllum* встречаются в сходных сообществах и относятся к одной экологической группе псаммо-

фитов, в их анатомическом строении, наряду с признаками сходства, наблюдаются заметные отличия.

К общим признакам, характерным для большинства псаммофитов, относятся следующие:

- форма побега – округлая;
- кристаллы присутствуют в хлоренхиме и паренхиме;
- непрерывная хлоренхима, наличие кристаллов в хлоренхиме;
- наличие кристаллов в паренхиме, удлиненные лучи паренхимы вокруг сосудистого цилиндра;
- наличие первичной коры;
- сосудистый цилиндр, 4 различных расслоения, каждый сосудистый пучок окружен густой склеренхимной оболочкой;
- наличие кристаллов в сосудистом цилиндре;
- хорошо развитая палисадная паренхима;
- хорошо развитая склеренхима.

Основное различие видов саксаула – количество эпидермальных слоев (таблица 4). В связи с дифференцировкой эпидермиса саксаула белого увеличивается толщина эпидермального слоя. *Haloxylon persicum* имеет толщину эпидермиса – 12,79-13,62 мкм, в то время как *H. aphyllum* – 7,67-10,53 мкм. Увеличение толщины эпидермиса определяет экологическую приспособляемость вида к экстремальным температурным условиям. Толщина хлоренхимы в обоих видах находится практически на одном уровне.

Хлоренхима – фотосинтезирующая ткань у представителей рода *Haloxylon*, по структуре и характеру химизма усвоения O_2 соответствует C_4 -типа фотосинтеза. Общая концепция C_4 -синдрома в том, что им обладают эволюционно более молодые таксоны, представители которых имеют высокий температурный оптимум фотосинтеза, высокое плато светового насыщения, более эффективно используют влагу [15]. По данным В.И. Пьянкова [16], число C_4 видов (в ряду: барханные пески-закрепленные пески-такыровидные почвы-солончаки) возрастает с 16,5% до 70%. В этом же ряду отмечается ухудшение почвенных условий – возрастает водный дефицит, ухудшаются агрофизические свойства почвы, возрастает содержание солей.

Толщина паренхимы различается в зависимости от принадлежности к определенному виду. Так, толщина паренхимного слоя у представителей саксаула черного выше и составляет 99,69-143,98 мкм, чем у саксаула белого – 79,56-80,52 мкм. Вероятно, это связано с произра-

стием *H. aphyllum* в более благоприятных условиях с близким залеганием уровня грунтовых вод, вследствие более доступной влаги водозапасающая ткань побегов имеет большее развитие. Также более высокая встречаемость кристаллов в анатомической структуре побе-

гов черного саксаула определяется его произрастанием в более засоленных условиях, чем белый саксаул. Выдерживает минерализацию грунтовых вод до 40 г/л и по типу аккумуляции зольных веществ относится к группе щелочных натриевых растений [17].

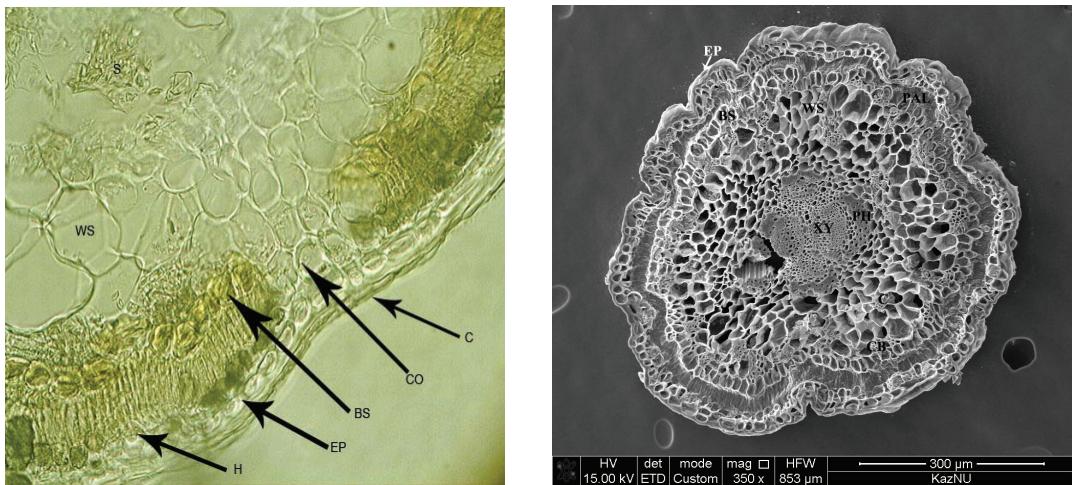


Рисунок 4 – Анатомическое строение побега *H. persicum* (слева – снимок оптического микроскопа, справа – микрофотография, полученная с помощью сканирующего электронного микроскопа) EP – эпидермис, PAL – палисадная хлоренхима, С – кристаллы, BS – клетки обкладки сосудистого пучка, WS – клетки паренхимы, VC – сосудистый цилиндр, СВ – пучки первичной коры, СО – колленхима

Таблица 4 – Особенности анатомического строения побегов представителей семейства *Chenopodiaceae*

Вид	Образец, участок	Толщина эпидермиса, мкм	Кол-во слоев эпидермиса	Толщина хлоренхимы, мкм	Кристаллы в хлоренхиме	Толщина обкладки, мкм	Толщина паренхимы, мкм
<i>Haloxylon persicum</i>	1	12,79±2,066	3	25,405±3,48	10,31±1,155	7,061±1,498	79,563±5,499
	2	13,627±3,05	3	28,038±5,02	12,735±1,74	8,97±1,218	80,527±6,043
<i>Haloxylon aphyllum</i>	3	7,675±1,697	1	23,628±2,596	15,309±1,288	8,61±1,288	99,698±1,354
	4	10,53±1,403	1	17,609±3,571	10,454±0,976	8,088±1,073	143,985±8,51

По мнению И.П. Петрова [18], экологические различия белого и черного саксаулов обусловлены эдафическими факторами. Поэтому особенность их размещения по территории – следствие эдафических различий условий местообитаний, а не проявление зонального географизма.

Соглашаясь с Петровым, Л.Я. Курочкина [19] рассматривает формации бело- и черно-саксаульников как «эколого-фитоценотические варианты» (псаммофитный, галомезоксерофитный и петрофитный), замещающие друг друга

в разных экологических условиях, и поэтому объединяет их в один тип растительности.

Исключительная приуроченность белосаксаульников к песчаному незасоленному субстрату позволяет рассматривать *Haloxylon persicum* как генетическое производное *H. aphyllum*, его экологически узко специализированная слепая ветвь [20], отличительные черты которой закреплены в физиологических и анатомических признаках. Белый саксаул – обладатель 3-слойного эпидермиса, глубоко погруженных устьиц и повышенного осмотического давления,

поэтому этот вид более засухоустойчив, чем *H. arphyllum*. Этим определяется более широкое распространение белого саксаула в песчаных массивах [21].

Последовательная идентификация функциональных и структурных признаков растений позволяет прогнозировать климатический ареал обитания и потенциальные экологические возможности. Данный подход может быть использован как при прогнозировании изменения рас-

тительности в меняющемся климате, так и для создания высокоэффективных агрофитоценозов в различных природно-климатических районах [16].

Таким образом, результаты исследований могут послужить основой и доказательством возможности создания культуры более устойчивой в фитомелиоративном плане и обладающей более широкой экологической вариабельностью.

Литература

- 1 Хэйвуд В.Х. Цветковые растения мира. – Лондон: Гром Гелм, 1978.
- 2 Лавренко Е. М. Основные черты ботанической географии пустынь Евразии и Северной Африки. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962 – (Комаровские чтения; вып. 15).
- 3 Ольшевский В.В. Распределение и развитие саксаула // Проблемы растениеводческого освоения пустынь. – Л., 1935. Вып.4. – С. 78-91.
- 4 Гвоздева Л.П. Растительность и кормовые ресурсы пустыни Сары-Ишикотрау / Л.П. Гвоздева. – Алма-Ата, 1960. – 206 с.
- 5 Бедарев С.А. Погода и пастбища (опыт прогнозирования в условиях Казахстана). – Алма-Ата: Кайнар, 1985. – 167 с.
- 6 Бедарева О.М. Экосистемы средних пустынь Казахстана и их инвентаризация методами дистанционного зондирования: дис. ... д-р. биол. наук: 03.00.16. – Калининград, 2009. – 372 с.
- 7 Пронзина М.Л. Ботаническая микротехника. – М., 1960. – 280 с.
- 8 Барыкина Р.П. и др. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. – М.: Изд-во МГУ, 2004. – 312 с.
- 9 Пермяков А.И. Микротехника: учеб.-метод. пособие для слушателей ФПК и студ. биол.фак. МГУ. – М.: Изд-во МГУ, 1988. – 204 с.
- 10 Бурас А., Вухерер В., Зербе С., Новиский З. и др. Аллометрическая вариабельность видов *Haloxyton* в Центральной Азии // Лесная экология и управление. – 2012. – №274. – С. 1-9.
- 11 Василевская В. К. Особенности строения афилльных ксерофитов // Изв. АН ТуркмССР. – 1955. – № 3. – С. 35–43.
- 12 Василевская В. К. Структурные приспособления растений жарких и холодных пустынь Средней Азии и Казахстана // Пробл. современной ботаники. 1965. – Т. 2. – С. 5–17.
- 13 Пьянков В.И., Блэк Дж., Артышева С.С., Вознесенская Е.В. и др. Особенности фотосинтеза видов *Haloxyton Chenopodiaceae* – растения доминанта пустынь Центральной Азии // Клеточная физиология растений. – 1999. – №40. – С. 125-134.
- 14 Фан А. и Арзи Т. Вакулярное скрепление *Chenopodiaceae* // Американский журнал ботаники. – 1959. – №46. – С. 330-338.
- 15 Шамсутдинов З.Ш., Убайдуллаев Ш.Р., Шамсутдинов Н.З. Средообразующая роль галофитов и ее роль в повышении продуктивности аридных пастбищных систем // Сборник научных трудов № 3(51). Многофункциональное адаптивное кормопроизводство: Средообразующие функции кормовых растений и экосистем. – М., 2014. – С. 85-98.
- 16 Шамсутдинов З.Ш., Пьянков В.И., Хамидов А.А., Шамсутдинова Э.З. Эколо-физиологический подход к идентификации внутривидовой экотипической организации аридных кормовых растений // Сборник научных трудов №3(51). Многофункциональное адаптивное кормопроизводство: Средообразующие функции кормовых растений и экосистем. – М., 2014. – С. 100-110.
- 17 Родин Л.Е. Растительность пустынь Западной Туркмении / Л.Е. Родин. – М.-Л., 1963. – С. 89 – 124.
- 18 Петров М.П. Об экологии солончакового и песчаного саксаулов / М.П. Петров // Вопросы экологии и биоценологии. – Л., 1936. Т. 3. – С. 101-158.
- 19 Курочкина Л.Я. Характеристики саксаульников в Кызыл-Кумах / Л.Я. Курочкина // Труды Института ботаники Каз-ССР. 1960. – Т. 8. – С. 27-54.
- 20 Быков Б.А. О происхождении песчаной растительности Средней Азии и Казахстана/ Б.А.Быков// Проблемы освоения пустынь. – 1968. – № 1. – С. 34-65.
- 21 Ботаническая география Казахстана и Средней Азии (в пределах пустынной области) / под ред. Е.И. Рачковской, Е.А. Волковой, В.Н. Храмцова. – СПб., 2003. – 424 с.

References

- 1 Hjejvud V.H. Cvetkovye rastenija mira. – London: Grom Gelm, 1978.
- 2 Lavrenko E. M. Osnovnye cherty botanicheskoy geografi pustyn' Evrazii i Severnoj Afriki. – M.; L.: Izd-vo AN SSSR, 1962. – (Komarovskie chtenia; vyp. 15).

- 3 Ol'shevskij V.V. Raspredelenie i razvitiye saksaula // Problemy rastenievodcheskogo osvoenija pustyn'. – L., 1935. Vyp.4. – S. 78-91.
- 4 Gvozdeva L.P. Rastitel'nost' i kormovye resursy pustyni Sary-Ishikotrau / L.P. Gvozdeva. Alma-Ata, 1960. – 206 s.
- 5 Bedarev S.A. Pogoda i pastbishha (opyt prognozirovaniya v usloviyah Kazahstana). – Alma-Ata: Kajnar, 1985. – 167 s.
- 6 Bedareva O.M. Jekosistemy srednih pustyn' Kazahstana i ih inventarizacija metodami distancionnogo zondirovaniya: dis. ... d-r. biol. nauk: 03.00.16. – Kaliningrad, 2009. – 372 s.
- 7 Pronzina M.L. Botanicheskaja mikrotehnika. – M., 1960. – 280 s.
- 8 Barykina R.P. i dr. Spravochnik po botanicheskoy mikrotehnike. Osnovy i metody. – M.: Izd-vo MGU, 2004. – 312 s.
- 9 Permjakov A.I. Mikrotehnika: Uchebn.-metod. Posobie dlja slushatelej FPK i stud. Biol.fak. MGU. – M.: Izd-vo MGU, 1988. – 204 s.
- 10 Buras A., Vuherer V., Zerbe S., Noviskij Z. i dr. Allometriceskaja variabel'nost' vidov *Haloxylon* v Central'noj Azii // Lesnaja jekologija i upravlenie. – 2012. – №274. – S. 1-9.
- 11 Vasilevskaja V. K. Osobennosti stroenija afill'nyh kserofitov // Izv. AN TurkmSSR. – 1955. – № 3. – S. 35–43.
- 12 Vasilevskaja V. K. Strukturnye prispособleniya rastenij zharkih i holodnyh pustyn' Srednej Azii i Kazahstana // Probl. sovremennoj botaniki. 1965. – T. 2. – S. 5-17.
- 13 P'jankov V.I., Bljek Dzh., Artysheva S.S., Voznesenskaja E.V. i dr. Osobennosti fotosinteza vidov *Haloxylon Chenopodiaceae* – rastenija dominanta pustyn' Central'noj Azii // Kletochnaja fiziologija rastenij. – 1999. – №40. – S. 125-134.
- 14 Fan A. i Arzi T. Vaskuljarnoe sceplenie Chenopodiaceae // Amerikanskij zhurnal botaniki. – 1959. – №46. – S. 330-338.
- 15 Shamsutdinov Z.Sh., Ubajdullaev Sh.R., Shamsutdinov N.Z. Sredoobrazujushhaja rol' galofitov i ee rol' v povyshenii produktivnosti aridnyh pastbishhnyh sistem // Sbornik nauchnyh trudov № 3(51). Mnogofunktional'noe adaptivnoe kormoproizvodstvo: Sredoobrazujushhie funkciij kormovyh rastenij i jekosistem. – M., 2014. – S. 85-98.
- 16 Shamsutdinov Z.Sh., P'jankov V.I., Hamidov A.A., Shamsutdinova Je.Z. Jekologo-fiziologicheskiy podhod k identifikaciji vnutrividovoj jekotipicheskoy organizacii aridnyh kormovyh rastenij // Sbornik nauchnyh trudov № 3(51). Mnogofunktional'noe adaptivnoe kormoproizvodstvo: Sredoobrazujushhie funkciij kormovyh rastenij i jekosistem. – M., 2014. – S. 100-110.
- 17 Rodin L.E. Rastitel'nost' pustyn' Zapadnoj Turkmenii / L.E. Rodin. – M. – L, 1963. – S. 89-124.
- 18 Petrov M.P. Ob jekologii solonchakovogo i peschanogo saksaulov / M.P. Petrov // Voprosy jekologii i biocenologii. – L., 1936. – T. 3. – S. 101-158.
- 19 Kurochkina L.Ja. Harakteristiki saksaul'nikov v Kyzyl-Kumah / L.Ja. Kurochkina // Trudy Instituta botaniki KazSSR. 1960. – T. 8. – S. 27-54.
- 20 Bykov B.A. O proishozhdenii peschanoj rastitel'nosti Srednej Azii i Kazahstana/ B.A.Bykov// Problemy osvoenija pustyn'. – 1968. – № 1. – S. 34-65.
- 21 Botanicheskaja geografija Kazahstana i Srednej Azii (v predelах pustynnoj oblasti) / Pod red. E.I. Rachkovskoj, E.A. Volkovoj, V.N. Hramcova. – SPb., 2003. – 424 s.