

В. А. ПАЛАНДЖЯН и Б. М. АБРАМЯН

О ЯРУСНОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ СТРУКТУРЫ ОСЕВЫХ
КУСТАРНИКОВЫХ РАСТЕНИЙ

Одним из важнейших приспособительных признаков в строении растений является ярусная изменчивость структуры древесины ствола. В онтогенезе растений эта изменчивость обусловлена постепенным взаимным удалением двух полярно расположенных систем, корней и листьев, и в связи с этим, усилением напряженности водного режима растений в целом.

Структурно-ярусная изменчивость наиболее четко выражена в проводящих элементах как в тканях листьев [1—13], так и в осевых органах [14—17]. Она характеризуется уменьшением размеров клеток, с одной стороны, и увеличением их числа, с другой.

Детальные исследования ярусной изменчивости проводящих тканей древесины проведены нами на деревьях [17]. Доказано, что у изученных лиственных и хвойных пород от нижних ярусов ствола к верхним изменяется диаметр годичного кольца и, соответственно, число и размер водопроводящих элементов. Такое изменение структуры является приспособительной реакцией растений для поднятия воды к более верхним листьям, отличающимся интенсивной транспирацией. Так, диаметр годичного кольца у березы Литвинова, клена полевого, граба кавказского, липы мелколистной в верхнем ярусе, по сравнению с нижним, уменьшается в 5—6 раз, у осины—до 12 раз. С сужением годичного кольца увеличивается число сосудов на единицу площади и, напротив, с нарастанием их числа уменьшается тангентальный диаметр просветов сосудов. У граба кавказского в нижнем ярусе насчитывается в среднем до 42 сосудов, в верхнем—272, а размеры их в нижнем достигают 56 μ в верхнем. всего—39 μ и т. д. Следовательно, камбиальная ткань в одном и том же году, в разных ярусах ствола, образует количественно неодинаковые элементы.

Следует отметить, что эта особенность строения древесины не исследована у кустарниковых форм. А между тем кустарники своим историческим происхождением и многими свойствами отличаются от деревьев.

Целью данной работы было именно выявление структурных изменений в различных ярусах осевых веток кустарниковых растений.

Материал для анализов взят в различных районах Армении, как в северной лесной зоне, в можжевельниковых редколесьях, так и в южной, у нижней границы Хосровского лесного массива, а также в бассейне оз. Севан. Во всех случаях образцы растений взяты с большой точностью, с осевых веток. Исследованию подвергались следующие растения: *Evonymus europaeus* L., *Berberis densiflora* Boiss et Buhse, *Rhamnus cathartica* L., *Rhamnus spathulifolia* F. et M., *Rhamnus Pallasii* F. et M., *Lonicera caucasica* Pall, *Lonicera iberica* M. B., *Rosa canina* L., *Rosa corymbifera* Borkh, *Rosa tomentosa* Sm., *Cerasus mahaleb* (L.) Mill., *Spi-*

raea hypericifolia L., Spiraea crenata L., Amygdalus urartu S. Tam., Cornus mas L., Corylus avellana L., Sambucus nigra L., Ribes orientale Dsf., Grossularia reclinata (L.) Mill. В ходе исследования учитывались следующие показатели древесины: ширина годичного кольца (в μ), количество сосудов на 1 кв. мм и тангентальный диаметр просветов сосудов (в μ). Результаты исследования приведены в таблицах.

Полученные данные показывают, что в структуре веток кустарниковых растений, так же как и деревьев, наблюдается выраженная ярусная изменчивость. Так как материал взят из различных районов Армении, то в связи с экологическими условиями обнаруживаются некоторые различия в степени изменчивости. Растения, произрастающие в северной Армении, в ее наиболее сухих можжевеловых редколесьях (табл. 1),

Таблица 1

Показатели анатомического строения элементов последнего годичного кольца у некоторых пород произрастающих в северной Армении

Название пород	Ярус	Ширина годичного кольца в μ	Количество сосудов на 1 кв. мм	Тангентальный диаметр сосудов в μ	Толщина стенок сосудов в μ
Смородина восточная	Нижний	—	341 $\pm$ 11,2	25,5 $\pm$ 1,3	2,0 $\pm$ 0,1
	Верхний	—	441 $\pm$ 16,2	20,0 $\pm$ 1,0	1,6 $\pm$ 0,1
Кизил	Нижний	760	61 $\pm$ 4,7	45,3 $\pm$ 2,6	2,7 $\pm$ 0,2
	Верхний	280	123 $\pm$ 9,6	31,2 $\pm$ 1,8	1,9 $\pm$ 0,2
Лещина	Нижний	2600	105 $\pm$ 13,1	40,8 $\pm$ 2,8	2,7 $\pm$ 0,2
	Верхний	1210	350 $\pm$ 39,2	28,2 $\pm$ 1,8	1,9 $\pm$ 0,2
Бузина черная	Нижний	620	175 $\pm$ 11,3	63,5 $\pm$ 3,0	2,3 $\pm$ 0,2
	Верхний	150	306 $\pm$ 18,5	47,6 $\pm$ 1,5	1,9 $\pm$ 0,2
Шиповник войлочный	Нижний	923	153 $\pm$ 7,8	50,4 $\pm$ 2,5	1,7 $\pm$ 0,2
	Верхний	340	380 $\pm$ 9,0	34,5 $\pm$ 2,4	1,7 $\pm$ 0,2
Жимолость грузинская	Нижний	190	350 $\pm$ 10,6	32,2 $\pm$ 1,8	1,7 $\pm$ 0,2
	Верхний	103	600 $\pm$ 17,7	30,2 $\pm$ 1,6	1,7 $\pm$ 0,2
Крыжовник	Нижний	80	402 $\pm$ 14,5	26,8 $\pm$ 1,7	1,7 $\pm$ 0,2
	Верхний	40	637 $\pm$ 18,3	20,4 $\pm$ 1,5	1,7 $\pm$ 0,2
Бересклет обыкновенный	Нижний	—	525 $\pm$ 19,0	22,5 $\pm$ 1,3	2,3 $\pm$ 0,2
	Верхний	—	900 $\pm$ 26,2	20,2 $\pm$ 0,9	2,3 $\pm$ 0,2

характеризуются наиболее резко выраженной изменчивостью структуры, по сравнению с таковыми, взятыми из наиболее влажных лесов южной Армении (табл. 2). Так, например, ширина годичного кольца у кизила, лещины, бузины черной, шиповника войлочного, крыжовника из северной Армении в верхнем ярусе по сравнению с нижним сокращается в 2—3 раза, в то время как у барбариса цельнокрайного, жостера лопатчатолистного, свидины, шиповника собачьего, таволги зверобоелистной, жимолости грузинской из южной Армении— всего лишь в 1 или 1,5 раза. При этом у жимолости грузинской, которая собрана как из северных, так и из южных районов, в первом случае ширина варьирует в пределах от 190 μ до 130 μ , во втором—от 205 μ до 190 μ . Таким образом, у представителей из наиболее сухих местностей амплитуда колебаний больше, чем из более влажных. Среди представителей, произрастающих на побережье оз. Севан, у некоторых диаметр колец сокращается в 1, у других—в 2 раза, в зависимости от места сбора материала (табл. 3). Аналогичные данные получены в отношении числа и размеров сосудов. При этом, как известно, число сосудов, прихо-

Показатели анатомического строения элементов последнего годовичного кольца у некоторых пород произрастающих в южной Армении

Название пород	Ярус	Ширина годовичного кольца в μ	Количество сосудов на 1 кв. мм	Тангентальный диаметр сосудов в μ	Толщина стенок сосудов в μ
Барбарис цельно-крайный	Нижний	176	445 $\pm$ 22.5	34 $\pm$ 1.1	2.8 $\pm$ 0.21
	Верхний	169	791 $\pm$ 12.3	26 $\pm$ 3.8	2.4 $\pm$ 0.2
Миндаль урартский	Нижний	660	163 $\pm$ 19.1	45 $\pm$ 4.7	2.6 $\pm$ 0.2
	Верхний	440	388 $\pm$ 18.3	27 $\pm$ 2.8	2.5 $\pm$ 0.2
Жостер лопатчатый	Нижний	208	849 $\pm$ 30.2	17 $\pm$ 2.4	2.9 $\pm$ 0.2
	Верхний	180	1510 $\pm$ 52.5	15 $\pm$ 0.9	2.2 $\pm$ 0.1
Свидина	Нижний	350	135 $\pm$ 15.5	22 $\pm$ 1.4	2.2 $\pm$ 0.2
	Верхний	280	240 $\pm$ 24.5	20 $\pm$ 1.4	2.6 $\pm$ 0.2
Шиповник собачий	Нижний	706	206 $\pm$ 14.7	49 $\pm$ 1.5	2.7 $\pm$ 0.3
	Верхний	612	271 $\pm$ 28.6	43 $\pm$ 1.6	2.2 $\pm$ 0.1
Таволга зверобоелистная	Нижний	105	175 $\pm$ 10.7	24 $\pm$ 2.2	2.6 $\pm$ 0.2
	Верхний	85	190 $\pm$ 14.4	20 $\pm$ 2.5	2.5 $\pm$ 0.2
Жимолость грузинская	Нижний	205	375 $\pm$ 14.2	31 $\pm$ 2.4	2.5 $\pm$ 0.2
	Верхний	190	397 $\pm$ 13.1	28 $\pm$ 3.2	2.7 $\pm$ 0.2

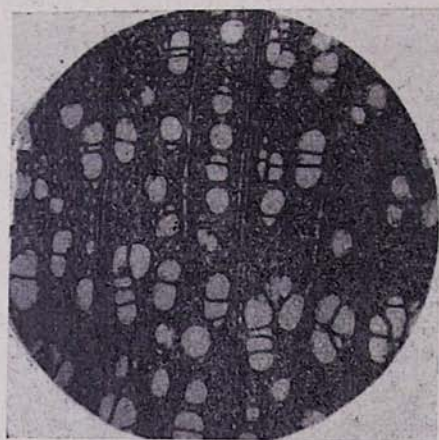


Рис. 1. Шиповник войлочный. Поперечный срез. Нижний ярус.

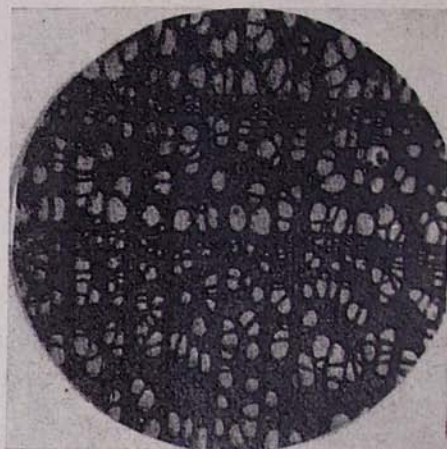


Рис. 2. Шиповник войлочный. Поперечный срез. Верхний ярус.

дящихся на единицу площади, постепенно увеличивается от нижних ярусов к верхним. Однако, как показывают полученные данные, у кустарников они варьируют слабее, чем у деревьев. Следует отметить, что число и размер сосудов обратно пропорциональны друг другу: увеличение количества сосудов в верхнем ярусе всегда приводит к уменьшению их просветов и, наоборот, большой размер сосудов в нижнем ярусе—соответствует наименьшему их числу. Например, у кизила число сосудов в нижнем ярусе составляет 61, в верхнем—123, в то время как тангентальный диаметр их просветов в нижнем—45 μ , в верхнем—31 μ .

Данные, приведенные в трех таблицах, вполне достаточны для подтверждения положения о том, что строение осей кустарниковых растений подвержено ярусной изменчивости, которая развивается в ходе онтогенеза, вследствие ослабления коррелятивных связей между корня-

ми и листьями. Однако если сравнить данные, полученные у кустарниковых и древесных [16], создается впечатление, что амплитуда варьирования признаков во много раз больше у деревьев. Так, например, у осины диаметр годичного кольца в нижнем ярусе в 12,5 раза больше, чем в верхнем, у клена—в 6 раз и др., а у кустарников—у шиповника войлочного—уменьшается в 2,7 раза, у барбариса цельнокрайного всего в 1 раз и т. д.

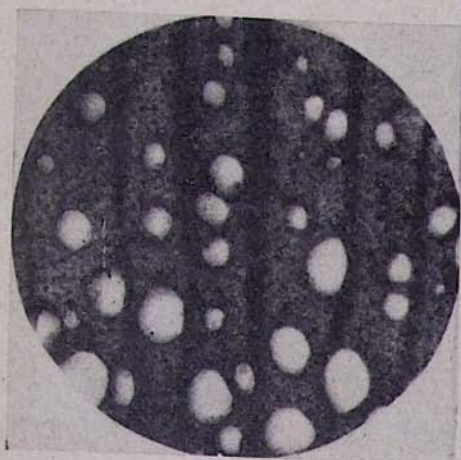


Рис. 3. Бузина черная. Поперечный срез. Нижний ярус.

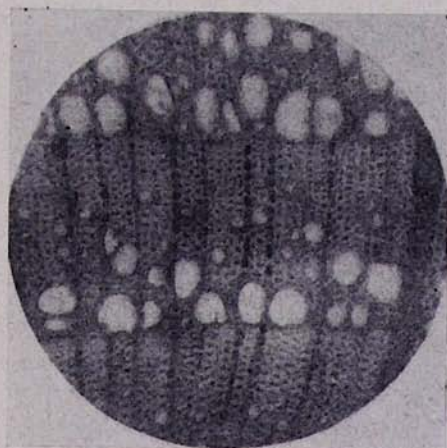


Рис. 4. Бузина черная. Поперечный срез. Верхний ярус.

Таблица 3

Показатели анатомического строения элементов последнего годичного кольца у некоторых пород, произрастающих на побережье оз. Севан

Название пород	Ярус	Ширина годичного кольца в μ	Количество сосудов на 1 кв. мм	Тангентальный диаметр сосудов в μ	Толщина стенок сосудов в μ
Жимолость кавказская	Нижний	570	$223 \pm 11,3$	$27 \pm 2,6$	$2,7 \pm 0,2$
	Верхний	550	$467 \pm 30,1$	$24 \pm 2,2$	$2,7 \pm 0,2$
Жостер	Нижний	220	$859 \pm 12,5$	$20 \pm 0,9$	$2,3 \pm 0,2$
Палласа	Верхний	200	$1692 \pm 18,5$	$18 \pm 0,4$	$1,9 \pm 0,1$
Шиповник щитконосный	Нижний	1330	$200 \pm 6,9$	$42 \pm 2,7$	$3,3 \pm 0,3$
	Верхний	600	$252 \pm 8,3$	$36 \pm 3,1$	$1,6 \pm 0,2$
Жостер слабительный	Нижний	2410	$384 \pm 17,9$	$22 \pm 1,2$	$2,6 \pm 0,1$
	Верхний	1220	912 ± 23	$20 \pm 0,8$	$1,7 \pm 0,1$
Таволга городчатая	Нижний	90	$225 \pm 12,60$	$30 \pm 2,2$	$2,6 \pm 0,2$
	Верхний	80	$387 \pm 14,7$	$17 \pm 2,5$	$2,6 \pm 0,1$

Однако выраженность ярусной изменчивости признаков оказывается совершенно иной при учете высоты растений. Исходя из этого считаем целесообразным выразить ярусную изменчивость отдельных признаков следующей формулой— $\frac{R_1}{R_2} : h = K$, где ширина годичного кольца ниж-

него яруса R_1 , верхнего— R_2 , а их соотношение $\frac{R_1}{R_2}$ покажет, во сколько раз диаметр колец в нижнем ярусе больше, чем в верхнем. Далее, так

как данное соотношение меняется с высотой растений, следует полученную величину разделить на высоту h . В результате, полученная величина «К» покажет степень изменчивости диаметра годовых колец на единицу высоты ствола. Ее можно назвать коэффициентом ярусной изменчивости данного признака. Таким же способом можно выявить и коэффициент ярусной изменчивости числа сосудов на единицу площади, лишь с той разницей, что показатели верхнего и нижнего ярусов меняются местами, так как с высотой растений число сосудов на единицу площади возрастает. Для того чтобы вычислить, во сколько раз число сосудов в верхнем ярусе больше, чем в нижнем, следует данные верхнего яруса— p_1 разделить на показатель нижнего яруса— p_2 . При этом для определения изменчивости числа сосудов на единицу высоты по стволу следует данное соотношение разделить на высоту ствола— h . Получим, таким образом, коэффициент ярусной изменчивости данного признака ($K = \frac{p_1}{p_2} : h$).

В таблицах 4 и 5 приводятся коэффициенты ярусной изменчивости диаметров годовых колец деревьев и кустарников.

Таблица 4

Ярусный показатель годичного кольца древесных растений

Место сбора растений	Название растений	Диаметр годичного кольца в μ		Высота ствола в м h	Коэффициент ярусной изменчивости К
		нижний ярус R_1	верхний ярус R_2		
Северная Армения	Береза Литвинова	1980	363	7	0,8
	Клен полевой	1188	198	10	0,6
	Дуб восточный	1320	412	13	0,2
	Грав кавказский	825	165	14	0,3
	Липа мелколистная	1320	247	17	0,3
	Осина	6270	495	20	0,6
	Сосна кавказская	841	540	15	0,1
Батумский ботанический сад	Сосна черная	2600	1800	30	0,04
	Пихта сильная	7425	2750	35	0,07
	Лжелиственница	3630	1180	40	0,07
	Криптомерия японская	820	820	25	0,04

Анализ этих таблиц показывает количественно структурные изменения древесины ствола в связи с экологическими условиями произрастания. Данные четвертой таблицы наиболее наглядно показывают, как изменяется коэффициент «К» у деревьев в связи с различными экологическими условиями. Как видим, деревья, произрастающие на территории Армении, имеют более высокие коэффициенты ярусной изменчивости по сравнению с растениями из Батумского ботанического сада.

Почвенно-климатические условия северной Армении и Батуми существенно различаются, что, несомненно, накладывает свой отпечаток на строение древесины. Коэффициент «К» в батумских образцах колеблется в пределах от 0,04 до 0,07, в то время как в Армении—от 0,1 до 0,8.

Кустарниковые растения (табл. 5), образцы древесины которых

Ярусный показатель диаметра годичного кольца осей кустарниковых растений

Таблица 5

Место сбора растений	Название растений	Диаметр годичного кольца в μ		Высота осей в м h	Коэффициент ярусной изменчивости К
		нижний ярус R_1	верхний ярус R_2		
Северная Армения	Кизил	760	280	2,5	1,0
	Лещина	2600	1210	3,5	0,6
	Бузина черная	620	190	2	1,5
	Шиповник войлочный	923	340	1	2,7
	Жимолость грузинская	190	110	1,5	1,1
	Крыжовник	80	40	1	2
Южная Армения	Барбарис цельнокрайний	176	169	1,5	0,6
	Миндаль урартский	660	440	2	0,7
	Жостер лопатчатолыственный	208	180	1,5	0,6
	Свидина	350	280	2,5	0,5
	Шиповник собачий	706	612	1	1,1
	Таволга зверобоелистная	105	85	1,5	0,8
	Жимолость грузинская	210	190	1,5	0,7
Басс. оз. Севан	Жимолость кавказская	570	550	2	0,5
	Жостер Палласа	220	200	1	1,1
	Шиповник щитконосный	1330	600	0,7	3,1
	Жостер слабительный	2410	1120	1,5	1,4
	Таволга городчатая	90	80	2	0,5

Ярусный показатель числа сосудов древесных растений

Таблица 6

Место сбора растений	Название растений	Число сосудов на 1 кв. мм		Высота ствола в м h	Коэффициент ярусной изменчивости К
		нижний ярус n_1	верхний ярус n_2		
Северная Армения	Береза Литвинова	57	212	7	0,5
	Клен полевой	146	212	10	0,1
	Дуб восточный	18	33	13	0,1
	Граб кавказский	42	272	14	0,4
	Липа мелколистная	286	549	17	0,1
	Осина	104	366	20	0,2

собраны из различных районов Армении, также характеризуются различными коэффициентами. При этом у представителей наиболее сухих можжевельников редколесий северной Армении «К» диаметра годичных колец колеблется в пределах от 0,6 до 3,1 тогда как у видов, взятых из влажных лесов, он изменяется лишь в пределах от 0,5 до 1,1. Отсюда вытекает, что чем больше влажность местообитания, тем меньше «К» ярусной изменчивости данного признака и, наоборот, чем суше климат, тем он больше.

Сравнительный анализ полученных данных показывает, что структура кустарниковых форм подвергается изменениям сильнее, чем древесных.

В таблицах 6 и 7 приводятся данные о количестве сосудов на единицу площади по ярусам и соответственно коэффициенты ярусной изменчивости у обеих форм растений. Здесь, аналогично данным предыдущих таблиц, величина «К» больше у кустарников и сравнительно меньше у деревьев. Если у последних она колеблется в пределах от 0,1 до 0,5, то у кустарников—от 0,6 до 2,4, т. е. величина амплитуды у них намного больше.

Таблица 7

Ярусный показатель числа сосудов кустарниковых растений

Место сбора растений	Название пород	Число сосудов на 1 кв. мм		Высота осей в м h	Коэффициент ярусной изменчивости К
		нижний ярус p ₁	верхний ярус p ₂		
Северная Армения	Смородина восточная	341	441	1	1,3
	Кизил	61	123	3	0,7
	Лещина	105	350	5	0,7
	Бузина черная	175	306	2	0,9
	Шиповник войлочный	153	380	1	2,4
	Жимолость грузинская	350	600	1,5	1,1
	Крыжовник	402	637	1	1,5
	Бересклет обыкновенный	525	900	3	0,6
Южная Армения	Барбарис цельнокрайний	445	791	1,5	1,1
	Миндаль урартский	163	388	2	1,1
	Жостер лопатчатолистный	849	1510	1,5	1,1
	Свидина	135	240	2	0,9
	Шиповник собачий	206	271	1	1,3
	Таволга зверобоелистная	175	190	1,5	0,6
	Жимолость грузинская	375	397	1,5	0,6
Бассейн оз. Севан	Жимолость кавказская	223	467	3	0,6
	Жостер Палласа	853	1692	1	1,9
	Шиповник щитконосный	200	252	0,7	1,7
	Жостер слабительный	384	912	1,5	1,6
	Таволга горолчатая	225	387	2	0,8

Таким образом, на основании вышеизложенных данных мы вправе констатировать, что, во-первых, кустарниковые растения, аналогично древесным, подвергаются количественным изменениям структуры древесины и это является их важным приспособительным свойством. Во-вторых, они на единицу высоты развивают более ксероморфную структуру, способствующую ослаблению противоречий между ростом и водным режимом растений. Далее, коэффициент ярусной изменчивости, как правило, у кустарников более высокий, чем у древесных. Это, вероятно, связано с их филогенезом, так как кустарники возникли в менее благоприятных для существования деревьев условиях, при аридизации и похолодании климата [18]. В результате они не достигают крупных размеров, энергично кустятся, интенсивно переходят к генеративному развитию [15] и обладают сравнительно мелкоклеточной структурой древесины. Коэффициент ярусной изменчивости как диаметра годичных колец, так и количества сосудов колеблется в довольно больших пределах и в связи с почвенно-климатическими условиями подвергается

изменению. Как правило в более сухих условиях этот коэффициент выше, а во влажных—ниже.

ЛИТЕРАТУРА

1. Заленский В. Р. Изв. Киевск. политехн. ин-та, 1, 1, 1904.
2. Заленский В. Г. Изв. Саратовск. с.-х. ин-та, 1, 1, 1923.
3. Александров В. Г. Вестник Тифл. бот. сада, 2, 1, 1922.
4. Александров В. Г., Александрова О. Г. и Тимофеева А. С. Записки научно-прикладн. отд. Тифл. бот. сада, 2, 1, 1921.
5. Александров В. Г. Записки научно-прикл. отд. Тифл. бот. сада, 3, 45, 1923.
6. Баранов П. А. Яровизация, № 5—6, (26—27), 1939.
7. Василевская В. К. Проблемы ботаники, 1, 1950.
8. Келлер Б. А. Тр. бот. опытно. ст. им. Б. А. Келлера, 1, 1926.
9. Келлер-Лейсле Э. Ф. Советская ботаника, 1, 1934.
10. Липаева Л. И. Тр. ин-та физиол. раст. им. К. А. Тимирязева, 8, 2, 1954.
11. Львов С. Д. и Виноградов В. С. Уч. записки Ленингр. ун-та, серия естеств. наук, 2, 1945.
12. Максимов Н. А. Приложение 26, Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции, 1926.
13. Туманов И. И. Тр. прикл. ботаники, генетики и селекции, 16, 4, 1926.
14. Казарян В. О. и Тер-Абрамян Б. М. ДАН Арм. ССР, 22, 3, 1956.
15. Казарян В. О. Физиол. основы онтогенеза раст., 1959.
16. Паланджян В. А. и Тер-Абрамян Б. М. Изв. АН Арм. ССР, 14, 2, 1961.
17. Яценко-Хмелевский А. А. Тр. Бот. ин-та АН Арм. ССР, 5, 1948.
18. Серебряков И. Г. Бюлл. Моск. общ. испыт. природы, отд. биол., 60, 3, 1955.

Վ. Հ. ՓԱԼԱՆԶՅԱՆ և Բ. Մ. ԱՐՐԱՀԱՄԵԱՆ

ԹՓԱՅԻՆ ԲՈՒՅՍԵՐԻ ՅՈՂՈՒՆՆԵՐԻ ԿԱՌՈՒՑՎԱԾՔԻ ՀԱՐԿԱՅԻՆ
ՓՈՓՈԽԱԿԱՆՈՒԹՅԱՆ ՄԱՍԻՆ

Ա մ փ ո փ ու մ

Բույսերի կյանքում շափաղանց մեծ է կառուցվածքային հարմարողական հատկանիշների դերը: Նրանց թվում կարևոր նշանակություն ունի բնափայտի կազմության փոփոխականությունը: Այս հատկանիշը մանրադնին ուսումնասիրված է ծառային բույսերի բնի կառուցվածքում, իսկ թփերի վերաբերյալ նման ուսումնասիրությունները բացակայում են: Սա շափաղանց հետաքրքիր է, քանի որ թփերը իրենց ծագումով և շատ հատկություններով տարբերվում են ծառայիններից: Թե ինչպես արտահայտված կլինի հարկային քսերոմորֆությունը թփերի մոտ, ինչ ինտենսիվությամբ այն կտատանվի տարբեր հարկերում և ում մոտ ավելի ուժեղ արտահայտված կլինի՝ ծառերի, թե թփերի, ահա հարցեր են, որոնց պարզաբանումը հանդիսացել է աշխատանքի հիմնական նպատակը:

Հեղինակները կատարված ուսումնասիրությունների հիման վրա եկել են այն եզրակացության, որ թփային բույսերի ցողունի կառուցվածքը նույնպես ենթակա է հարկային քսերոմորֆության երևույթին: Հստ որում թփային բույ-

սերը մեկ միավոր բարձրության վրա ունեն ավելի ուժեղ արտահայտված քսերոմորֆ կառուցվածք, քան ծառայիները: Պետք է նշել, որ հարկային փոփոխականության գործակիցը իր բնույթով ձկուն է. նա էկոլոգիական պայմանների հետ կապված կարող է ենթարկվել նշանակալի փոփոխության: Համեմատաբար քսերոմորֆ պայմաններում աճած բույսերի ցողունների կառուցվածքում հարկային փոփոխականության գործակիցը շատ ավելի բարձր է, քան խոնավ պայմաններում աճած բույսերի կառուցվածքում, որտեղ ջրի մատակարարման հարցը ավելի լավ է լուծված: