

СТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ И АДАПТИВНЫЕ ВОЗМОЖНОСТИ ДЕНДРОФЛОРЫ
ТЕРСКО-КУМСКОЙ НИЗМЕННОСТИ

A.D. Abubakarov, M.U. Umarov

STRUCTURAL FEATURES AND ADAPTIVE OPPORTUNITIES OF DENDROFLORA
OF TEREK-KUMA LOWLAND

Абубакаров А.Д. – асп. каф. биоорганической химии Чеченского государственного университета, г. Грозный. E-mail: apti_2011@bk.ru

Умаров М.У. – д-р биол. наук, акад., зав. отделом биологии и экологии Академии наук Чеченской Республики, г. Грозный. E-mail: umarovbiolog@mail.ru

Abubakarov A.D. – Post-Graduate Student, Chair of Bioorganic Chemistry, Chechen State University, Grozny. E-mail: apti_2011@bk.ru

Umarov M.U. – Dr. Biol. Sci., Academician, Head, Department of Biology and Ecology, Academy of Sciences of the Chechen Republic, Grozny. E-mail: umarovbiolog@mail.ru

Цель исследования – выявить структурные особенности водопроводящей ткани древесины и адаптивные возможности дендрофлоры, способствующие этим видам существовать в условиях полупустынь. Изучены образцы древесины 31 вида дендрофлоры, из Терско-Кумской низменности, относящихся к 27 родам и 19 семействам. Составлены на основании ксилотомических диагнозов цифровые коды по 20 группам признаков этой ткани. Выявлены их структурные особенности и преобладающий набор признаков. Так, в аридных условиях в составе древесины в различном сочетании присутствуют трахеиды, волокнистые трахеиды у подавляющего большинства (87,1 %) видов; существенно преобладают виды с рассеянно-сосудистой (67,74 %) древесиной, со спаренными и сгруппированными сосудами (67,74 %), имеющими округлые + овальные и угловатые + овальные + округлые очертания (77,41 %) и узкие просветы (61,29 %); членики сосудов цилиндрической (41,93 %) или в сочетании с бочонковидной (35,48 %) формы, с простой перфорацией (87,1 %), очередной (67,74 %) или в сочетании с супротивной (12,90 %) поровостью, лишенные клювиков (64,51 %), ЧС со спиральным утолщением или спиральной штриховатостью (61,29 %). Ксилотомический анализ исследованных видов в условиях полупустыни Затеречья выявил достаточно высокий уровень специализации их древесины. Исследование показало четкое

проявление гетеробатмии в структуре древесины представителей дендрофлоры Терско-Кумской низменности (рассеянно-сосудистость, кольцесосудистость, трахеиды, волокнистые трахеиды, волокна либриформа; одиночные сосуды, сосуды, сгруппированные в цепочки, гнезда, дендриты; лестничная поровость и супротивная поровость, а также очередная поровость и т. д.). Такая разновидность признаков повышает экологический диапазон видов, адаптированных к аридным условиям полупустынь.

Ключевые слова: структура древесины, набор признаков, частота встречаемости, структурные особенности.

Research objective was to reveal structural features of the water carrying out fabric of wood and adaptive opportunities of the dendroflora promoting these types to exist in the conditions of semi-deserts. Samples of wood of 31 species of dendroflora, from Terek-Kuma Lowland, belonging to 27 types and 19 families were studied. Digital codes of 20 groups of signs of this fabric were made on the basis of xylotomic analysis. Their structural features and the prevailing feature set were revealed. So, at arid conditions as a part of wood in various combination there were tracheids, fiber tracheids at vast majority (87.1 %) of types; significantly types with diffuse-porous xylos (67.74 %) wood, biconjugated and acervate tracheas (67.74 %) having roundish + oval and angular + oval + roundish out-

lines (77.41 %) and narrow airspaces (61.29 %); tracheas segments of cylinder form (41.93 %) or in combination with barrel-shaped form (35.48 %), with simple perforation (87.1 %), alternate pitting (67.74 %) or in combination with opposite pitting (12.90 %), devoid of rostrulums (64.51 %), samples of with spiral thickening or spiral streak (61.29 %). Xylotomic analysis of the studied species in semi-desert areas of Zateruchia showed rather high level of their wood specialization. Research showed accurate manifestation of heterobattmia in the structure of wood of dendroflora representatives of Terek-Kuma Lowland (diffuse-porosity circled vessels, tracheids, fibrous tracheids, fibers of a libroform; single vessels, vessels grouped in chains, nests, dendrites; ladder porosity and opposite porosity, and also next porosity etc.). Such kind of signs increases ecological range of the types adapted to arid conditions of semi-deserts.

Keywords: *the structure of timber, set of attributes, occurrence frequency, structural features.*

Введение. Одним из ведущих факторов, определяющих способность растений поселяться и нормально функционировать в конкретных экологических условиях, является особенности структурной специализации древесины [1–8]. От эффективности функционирования этой комплексной ткани, выполняющей проводящую, запасающую механическую функции, во многом зависят жизненные процессы, протекающие в теле растения (продвижение воды и минеральных солей, фотосинтез, дыхание и др.) [1].

Цель исследований: выявить структурные особенности водопроводящей ткани древесины и адаптивные возможности дендрофлоры, способствующие этим видам существовать в условиях полупустынь.

Материал исследований. Изучены образцы древесины 31 вида дендрофлоры из Терско-Кумской низменности (в пределах Чеченской Республики). По анатомическим срезам и мацерированному материалу выполнены микроскопические описания древесины. Затем было выбрано 20 групп структурных признаков, и по разработанной методике [9] у каждого вида

древесины закодированы все варианты их проявления (каждому варианту присвоено определенное количество баллов цифровой код). Кодирование вариантов проявления в каждой группе признаков проводилось отдельно. Далее все эти виды (31) с соответствующими им кодами были сведены в единую таблицу (из-за большого объема мы ее не приводим), и по ней определяли частоту встречаемости каждого варианта во всех группах признаков.

Результаты подсчета приведены в таблице, в которой расшифрованы выявленные варианты только по 11 группам признаков структур, связанных с выполнением водопроводящей и механической функции. Указана их встречаемость, в том числе и в процентном выражении.

Результаты исследований. Как показывает анализ материалов таблицы, по составу древесины в условиях полупустынь из семи выявленных вариантов наиболее часто представлены два: древесины, в которых одновременно присутствуют сосуды, трахеиды, волокна либриформа – 11 видов (35,48 %) и древесины, имеющие вместе с сосудами и волокнистые трахеиды – 9 видов (29,03 %). Как видно, более половины видов – 20 (64,51 %) из 31 имеют один из этих двух вариантов проявления признака. Реже представлены другие варианты: сосуды + волокна либриформа – 4 вида (12,90 %), сосуды + трахеиды + волокнистые трахеиды + волокна либриформа – 3 вида (9,67 %) и сосуды + волокнистые трахеиды + волокна либриформа – 2 вида (6,45 %). Из 31 вида для 15 (48,39 %) характерно присутствие трахеид – менее организованных водопроводящих элементов, для 24 – высокоспециализированных механических элементов – волокон либриформа. Сосудистые трахеиды для этих условий нетипичны и представлены крайне редко – 2 видами (6,45 %).

Здесь важно отметить относительно высокий процент древесин (9 видов, 29,03 %), содержащих вместе с сосудами волокнистые трахеиды, частично участвующие в водопроводящей функции. Таким образом, по данной группе признаков в условиях полупустынь резко доминируют лишь два варианта ее проявления.

Список исследованных видов деревьев и кустарников

<p>Сем. Aceraceae Juss. – Кленовые 1. <i>Acer campestre</i> L. 2. <i>A. tataricum</i> L.</p> <p>Asclepiadaceae R. Br. – Ластовневые 3. <i>Periploca graeca</i> L.</p> <p>Asteraceae Dumort. – Сложноцветные 4. <i>Artemisia tschernieviana</i> Bess.</p> <p>Berberidaceae Juss. – Барбарисовые 5. <i>Berberis vulgaris</i> L.</p> <p>Betulaceae C.F. Gray (Corylaceae Mirb.) – Березовые 6. <i>Corylus avellana</i> L.</p> <p>Celastraceae R. Br. – Бересклетовые 7. <i>Euonymus europaea</i> L.</p> <p>Cornaceae Dumort. – Кизилые 8. <i>Cornus mas</i> L. 9. <i>Swida australis</i> (C.A. Mey.) Pojark. ex Grossh. <i>Thelycrania australis</i> (C. A. Mey.) Sanadze.</p> <p>Elaeagnaceae Juss. – Лоховые 10. <i>Elaeagnus angustifolia</i> L.</p> <p>Ephedraceae Dumort. – Хвойниковые 11. <i>Ephedra distachya</i> L.</p> <p>Fagaceae Dumort. – Буковые 12. <i>Quercus robur</i> L.</p> <p>Moraceae Lindl. – Тутовые 13. <i>Morus alba</i> L.</p>	<p>Oleaceae Hoffm. et Link. – Маслиновые 14. <i>Fraxinus excelsior</i> L.</p> <p>Rhamnaceae R. Br.-Крушиновые 15. <i>Frangula alnus</i> Mill. 16. <i>Rhamnus cathartica</i> L. 17. <i>Rh. pallasii</i> Fisch. et Mey.</p> <p>Rosaceae Juss. – Розоцветные 18. <i>Cydonia oblonga</i> Mill. 19. <i>Crataegus monogyna</i> Jacq. 20. <i>Malus orientalis</i> Uglitzk. 21. <i>Mespilus germanica</i> L. 22. <i>Prunus divaricata</i> Ledeb. 23. <i>P. spinosa</i> L. 24. <i>Pyrus caucasica</i> Fed. 25. <i>P. salicifolia</i> Pall. 26. <i>Rosa corymbifera</i> Borkh.</p> <p>Sambucaceae Batsch ex Borkh. – Бузиновые 27. <i>Sambucus nigra</i> L.</p> <p>Salicaceae Lindl. – Ивовые 28. <i>Salix capraea</i> L.</p> <p>Simaroubaceae Lindl. – Симарубовые 29. <i>Ailanthus altissima</i> (Mill.) Swingle</p> <p>Solanaceae Pers. – Пасленовые 30. <i>Salanum pseudopersicum</i> Pojark.</p> <p>Tamaricaceae Lindl. – Гребенщиковые 31. <i>Tamarix ramosissima</i> Ledeb.</p>
--	--

По типу древесины выявлено три варианта, из которых наиболее часто встречается – типично рассеянно-сосудистая древесина – 21 вид (67,74 %). У 3 видов (9,68 %) просматривается тенденция к кольцесосудистости. Типично кольцесосудистая древесина отмечена у 7 (22,58 %) видов. Как видим, в условиях полупустынь существенно преобладают виды с рассеянно-сосудистой древесиной.

По расположению просветов сосудов на поперечном срезе выявлено 6 вариантов, причем более чем у половины (54,84 %) представителей дендрофлоры сосуды в годичном кольце либо рассеяны одиночно – 10 видов (32,26 %), либо, наряду с одиночными, присутствуют и сгруппированные просветы (в гнездах) – у того же числа видов с одиночными + парными +

сгруппированными сосудами – 10 видов (32,26 %). В общей сложности сгруппированные сосуды, включая и парные сосуды, присутствуют у 21 вида (67,74 %).

Очертания просветов сосудов на поперечном срезе в изученных древесинах представлены 6 вариантами, среди которых наибольшей встречаемостью выделяются два: округлые + овальные – 15 видов (48,38 %) и угловатые, овальные + округлые – 9 видов (29,03 %). В условиях Терско-Кумской низменности отмечены и другие варианты, которые встречаются редко, например угловатые просветы сосудов – у 3 видов (9,68 %) и округлые – у 2 видов (6,45 %). Остальные представленные варианты встречаются крайне редко – по 1 виду (3,22 %).

Встречаемость структурных признаков вторичной ксилемы

Группы и варианты проявления признаков	Цифровой код признака, баллы	Встречаемость признаков	
		Число видов	Процент встречаемости
1	2	3	4
1. Состав древесины			
Сосуды, волокнистые трахеиды, волокна либриформа	3	2	6,45
Сосуды, трахеиды, волокнистые трахеиды, волокна либриформа	4	3	9,68
Сосуды, волокнистые трахеиды	5	9	29,03
Сосуды, трахеиды, волокна либриформа	6	11	35,48
Сосуды, волокна либриформа	7	4	12,90
Сосуды, сосудистые трахеиды, волокнистые трахеиды, волокна либриформа	9	1	3,22
Сосуды, трахеиды, сосудистые трахеиды, волокна либриформа	12	1	3,22
2. Тип древесины			
Рассеянно-сосудистая	1	21	67,74
Рассеянно-сосудистая с тенденцией к кольцесосудистости	2	3	9,68
Кольцесосудистая	5	7	22,58
3. Расположение просветов сосудов на поперечном срезе			
Одиночное	1	10	32,26
Одиночное и парное	2	2	6,45
Одиночное, парное и в радиальных цепочках	3	4	12,90
Одиночное, парное, в группах (гнездах)	4	10	32,26
Одиночное, в тангентальных цепочках и группах (цепочечно-гнездовое)	5	1	3,22
Одиночное, в радиальных, косо-тангентальных и тангентальных цепочках и группах	6	4	12,90
4. Очертание просветов сосудов (поперечный срез)			
Угловатые	1	3	9,68
Овальные	2	1	3,22
Округлые	3	2	6,45
Угловатые, овальные, округлые	4	9	29,03
Округлые, овальные	5	15	48,39
Угловатые, округлые	2	1	3,22
5. Размер поперечного сечения сосудов (тангентальный диаметр)			
Чрезвычайно малый (20 мкм и менее)	1	1	3,22
Очень малый (от 20 до 60 мкм)	2	19	61,29
Малый (от 60 до 120 мкм)	3	6	19,35
Средний (до 200 мкм)	4	1	3,22
Большой (200 мкм и выше)	5	4	12,90
6. Тип члеников сосудов (или форма члеников сосудов)			
Волокновидный	2	3	9,68
Цилиндрический	3	13	41,93
Бочонковидный	4	6	19,35
Волокновидно-цилиндрический	6	4	12,90

1	2	3	4
Цилиндрическо-бочонковидный	7	5	16,12
7. Клювики члеников сосудов			
Без клювиков	3	6	19,35
Клювики длинные и без клювиков	4	3	9,68
Клювики длинные и короткие	5	1	3,22
Клювики длинные, короткие, без клювиков	6	11	35,48
Клювики короткие и без клювиков	7	10	32,26
8. Степень утолщения стенок члеников сосудов			
Тонкостенные сосуды (до 1,5 мкм)	1	26	83,87
Толстостенные сосуды (от 3 мкм и выше)	3	4	12,90
Стенки сосудов тонкие и средней толщины	4	1	3,22
9. Тип перфорационной пластинки			
Простая	1	27	87,1
Лестничная	2	3	9,68
Эфедроидная	1	1	3,22
10. Межсосудистая поровость			
Супротивная	2	1	3,22
Очередная	3	21	67,74
Супротивная, очередная	4	5	16,13
Лестничная, супротивная, очередная	5	3	9,68
Лестничная, переходная, супротивная	6	1	3,22
11. Вторичное утолщение стенок сосудов			
Спиральные утолщения	2	14	45,16
Без утолщений	5	12	38,71
Спиральные утолщения и без утолщений	6	2	6,45
Спиральные утолщения и спиральная штриховатость	7	2	6,45
Спиральная штриховатость	8	1	3,22

Размер поперечного сечения сосудов в изученных древесинах представлены пятью вариантами, среди которых наибольшей встречаемостью выделяются два:

Существенно преобладают виды с очень малым (от 20 до 60 мкм) размером поперечного сечения сосудов – 19 видов (61,29%). Если же учесть все виды с сосудами менее 120 мкм (с чрезвычайно малым, очень малым и малым поперечным сечением), то преобладание узкопросветных сосудов еще более очевидно. Лишь у 1 вида сосуды имеют средний диаметр – до 200 мкм и у 5 видов – широкий (200 и более мкм). Таким образом, среди изученных деревьев и кустарников существенно доминируют виды с очень узкими и малыми диаметрами сосудов.

Тип (форма) члеников сосудов определялся путем деления его длины (L) на диаметр (d). Всего выявлено шесть вариантов проявления признака. Для 13 видов (41,93 %) харак-

терны цилиндрические членики (когда $L:d$ от 2 до 7), для 6 видов (19,35 %) – бочонковидные ($L:d = 0,3-2$). У значительного числа видов присутствуют другие, довольно часто встречающиеся формы члеников сосудов: по 3 (9,68 %) вида волокновидные ($L:d = 7-9$), волокновидные-цилиндрические (12,90 %) и цилиндрические – у 13 видов (41,93 %) и реже бочонковидные – у 5 (16,13 %) видов. Как видно, в условиях полупустынь преобладают слабо или более специализированные по форме членики сосудов: цилиндрические – 13 (41,93 %) видов и (хотя вдвое реже) бочонковидные – у 6 (19,35 %) видов; суммарно эти варианты отмечены у 19 (т. е. более 61,29 %) видов.

Примитивная волокнистая форма наблюдается редко (9,67 %) или в сочетании с цилиндрической. Важно отметить, что длина и диаметр члеников сосудов весьма изменчивы, и в своем варьировании они коррелируют друг с другом, сохраняя форму [10–12].

Наличие клювиков у члеников сосудов и их размеры отчасти характеризуют уровень структурной специализации этих водопроводящих элементов, хотя и не играют существенной функциональной роли: для примитивных члеников сосудов характерно присутствие длинных или коротких клювиков, для высокоспециализированных – очень короткие клювики либо полное их отсутствие. Из выявленных пяти вариантов признака в условиях полупустынь существенно доминируют два: одновременное присутствие члеников сосудов с длинными, короткими клювиками и без клювиков – 11 (35,48 %) либо короткие клювики + без клювиков – 10 (32,26 %) видов. Членики сосудов без клювиков встречается у 6 (19,35 %) видов + клювики длинные и без клювиков (9,68 %). У одного вида отмечен последующий вариант признака – клювики длинные и без клювиков 1 вид (3,22 %). В общей сложности длинные клювики отмечены (возможно, с другим вариантом) у 15 (48,38 %) видов, тогда как членики сосудов, лишенные их, – у большего числа – 20 (64,51 %) видов.

Стенки члеников сосудов в условиях полупустынь у подавляющего большинства представителей дендрофлоры – 26 видов (83,87 %) – тонкостенные (около 1,5 мкм). Но тонкостенные сосуды, наряду с сосудами со средней (1,5–3 мкм) толщиной стенок, присутствуют еще у одного вида (3,22 %). Следовательно, тонкостенные, сосуды суммарно встречаются в древесинах 27 видов (то есть у 87,1 %). Высокоспециализированные по этому признаку сосуды – толстостенные отмечены лишь у 4 (12,90 %) видов. Всего по данной группе признака выявлено три варианта проявления, из которых резко доминирует один – древесины с тонкостенными сосудами.

Важным структурным признаком древесины является тип перфорационной пластинки члеников сосудов, определяющий во многом скорость продвижения водных растворов в стволе и кроне. В засушливых условиях полупустынных степей простая перфорация, способствующая быстрому продвижению восходящего тока, – наиболее распространенный тип перфорации, присутствующий в древесине 27 (87,1 %) видов из 31. Лишь у 3 (9,67 %) видов – *Corylus avellana*, *Cornus mas*, *Thelycrania australis*, приуроченных к более увлажненным или менее освещенным участкам, сосуды имеют лестничную

перфорацию. Для единственного представителя (3,22 %) из голосеменных – *Ephedra distachya* характерна эфедроидная перфорация.

Межсосудистая поровость представлена окаймленными порами, способствует передаче воды в соседние клетки в горизонтальном направлении, обеспечивая тем самым целостность водного тока. Специализация ее процесса эволюции шла сопряженно со специализацией члеников сосудов. Известные четыре типа поровости – лестничная, переходная, супротивная, очередная – могут встречаться в отдельности, но чаще – в различных сочетаниях. Среди исследованных видов межсосудистая поровость проявляется в пяти вариантах, из которых самый распространенный – наиболее специализированная очередная поровость – у 21 (67,74 %) вида и супротивная + очередная – (12,90 %) 4 вида. Самый примитивный тип поровости – лестничная в чистом виде здесь отсутствует, но у 4 (12,90 %) видов она представлена в сочетании с другими типами поровости: лестничная + супротивная + очередная – 3 (9,68 %) вида и лестничная + переходная + супротивная – по 1 (2,6 %) виду. Общее число имеющих примитивную – лестничную (в сочетании с другими типами) поровость не превышает 4 (12,90 %) видов. Только у одного вида (3,22 %) обнаружена супротивная (более специализированная, чем лестничная) поровость. Видов, имеющих супротивную поровость, в том числе в сочетаниях с другой поровостью, насчитывается 9 (29,03 %).

Вторичное утолщение стенок сосудов, по мнению ряда исследователей [13–15], способствует укреплению стенок члеников сосудов и препятствует разрыву водных нитей в них. Но есть точка зрения, согласно которой спирали на стенках сосудов увеличивают гидратацию их стенок [16–18]. В засушливых условиях полупустынь по данной группе признаков выявлено пять вариантов, из которых резко выделяются два: членики сосудов со спиральными утолщениями на стенках – 14 (45,16 %) видов и членики сосудов без спиральных утолщений – 12 (38,71 %); второй вариант, как мы видим, встречается более чем у трети видов. Если просуммировать все виды, имеющие хотя бы у части сосудов спиральные утолщения или спиральную штриховатость, то число их составит 20 (64,51 %).

Эколого-анатомический анализ гидросистемы исследованных видов показал достаточно высокий уровень ее специализации, особенно элементов, в первую очередь отвечающих за водопроведение. В составе фитоценозов Терско-Кумской низменности чаще, чем в гумидных местообитаниях, встречаются специализированные признаки – перфорационные пластинки на прямых или слабо скошенных поперечных стенках члеников сосудов, точечная и очередная межсосудистая поровость, довольно короткие цилиндрические и короткие бочонковидные формы члеников сосудов, лишенных клювиков или с маленькими клювиками, нередко со спиральными утолщениями на внутренних стенках; сосуды очень малого и малого диаметра с округлыми овальными, реже угловатыми просветами, образующие небольшие группы и более сложные группировки. Следует учитывать, однако, что на территории Терско-Кумской низменности имеются места, где близко к поверхности подходят грунтовые воды, насыщающие песок влагой и частично сглаживающие там аридность микроклимата. В таких местах полупустыни способны существовать не только ксеромезофиты, но и мезофиты (*Rhamnus cathartica*, *Fraxinus excelsior*, *Quercus robur*, *Corylus avellana*, *Frangula alnus*, *Sambucus nigra*, *Periploca graeca* и др.). Вероятно, поэтому в дендрофлоре этой полупустыни отмечена высокая представленность видов с примитивной рассеянно-сосудистой древесиной (21 вид, 67,74 %) и только 7 видов (22,58 %) – с кольцесосудистой. Скорее всего, растения с более специализированной вторичной ксилемой не отбирались при заселении этих местообитаний, поскольку при достаточном водоснабжении повышенная способность гидросистемы к проведению влаги не требовалась.

В составе трахеальных элементов рассматриваемых видов нередко наблюдается наличие наряду с сосудами трахеид и волокнистых трахеид, способствующих как водопроведению, так и накоплению запаса влаги в стеблях растений.

Преобладание сосудов очень малого и малого диаметров (от 20–26 мкм), одиночных или собранных в цепочки групп увеличивает силу сцепления водных нитей со стенками, уменьшая опасность эмболии. Присутствие, помимо округлых и овальных, примитивных угловатых

просветов умножает контакты между сосудами и волокнистыми трахеидами.

Форма члеников сосудов – цилиндрическая и бочонковидная – адаптивно связана с условиями обитания, так как небольшим деревьям и кустарникам полупустыни для поддержания тока воды в вертикальном направлении требуются сосуды с повышенной механической прочностью и «ребрами жесткости», образующимися в местах контакта перфорационных пластинок члеников. Это очень важно для растений Терско-Кумской низменности с ее сильными ветрами, часто изменяющими свое направление.

Заключение. Таким образом, наше исследование показало четкое проявление гетеробатмии в структуре древесины представителей дендрофлоры Терско-Кумской низменности (рассеянно-сосудистость, кольцесосудистость, трахеиды, волокнистые трахеиды, волокна либриформа; одиночные сосуды, сосуды, сгруппированные в цепочки, гнезда, дендриты; лестничная поровость и супротивная поровость, а также очередная поровость и т. д.). Такая разновидность признаков повышает экологический диапазон видов, адаптированных к аридным условиям полупустынь.

Литература

1. Умаров М.У., Чавчавадзе Е.С., Абубакаров А.Д. Паренхимные ткани вторичной ксилемы древесных видов полупустынь Восточного Кавказа (Чеченская Республика) // Научные ведомости БелГУ. Сер. «Естественные науки». – 2010. – № 21 (92), вып. 13. – С. 13–19.
2. Дадашева Ш.Г. Анатомический анализ водопроводящего комплекса вегетативных органов древесно-кустарниковых пород пустынь и полупустынь Азербайджана: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Л., 1963. – 18 с.
3. Колосова М.И. Фитоценотическое значение строения водопроводящей системы древесных растений // Лесоведение. – 1967. – № 4. – С. 26–35.
4. Колосова М.И. Организация древесины и водный фактор // Сообщ. по анатом. и физиол. древесных растений: мат-лы к науч.-техн. конф. – Л., 1967. – С. 9–13.

5. Яценко-Хмелевский А.А. Основы и методы анатомического исследования древесины. – М., 1954. – 337 с.
6. Яценко-Хмелевский А.А., Гзырян М.С. Анатомия древесины и экологическая эволюция двудольных // Вопр. ботаники. – Т. 2. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. – С. 827–839.
7. Умаров М.У. Влияние структуры древесины на распределение видов дендрофлоры в различных биотопах // Вестн. Академии наук Чеченской Республики. – Грозный, 1994. – Вып. 1. – С. 109–120.
8. Carlquist S. Ecological strategies of xylem evolution. – Berkley, 1975. – 260 p.
9. Умаров М.У., Чавчавадзе Е.С., Волкова С.В. К методике создания информационного банка данных структуры древесины // Горные экосистемы и их компоненты / Тр. междунар. конф. Ч. 3. – М.: КМК, 2007. – С. 143–147.
10. Яценко-Хмелевский А.А. Принципы систематики древесины // Тр. Ботан. ин-та АН Арм. ССР. Т. 5. – Ереван, 1948. – С. 5–155.
11. Нехлюдова М.В., Чавчавадзе Е.С. Опыт оценки древесины представителей порядка Магнолиевые как сырья для ЦБП // Мат-лы XXVI сессии Комиссии им. Л.А. Иванова по анатомии, физиологии и экологии лесных растений. ВБО. Петрозаводск, 1991.
12. Нехлюдова М.В. Сравнительно-анатомическое изучение древесин, используемых в целлюлозно-бумажной промышленности: дис. ... канд. биол. наук. – СПб., 1992. – 224 с.
13. Vaas P. The wood anatomical range in Ilex (Aquifoliaceae) and its ecological and phylogenetic significance // Blumea. – 1973. – Vol. 21. – P. 193–258.
14. Jeje A.A., Zimmermann M.H. Resistance to water flow in xylem vessels // J. Exp. Bot. – 1979. – Vol. 30. – № 6. – P. 817–827.
15. Чавчавадзе Е.С., Сизоненко О.Ю. Структурные особенности кустарников и кустарничков арктической флоры России / отв. ред. В.М. Еремин. – СПб.: Росток, 2002. – 272 с.
16. Carlquist S. Wood anatomy of Compositae: a summary, with comments on factors controlling wood evolution // Aliso. – 1966. – Vol. 6. – № 2. – P. 25–44.
17. Carlquist S. Further concepts in ecological wood anatomy, with comments on recent work in wood anatomy and evolution // Aliso. – 1980. – Vol. 9. – № 4. – P. 499–553.
18. Carlquist S. Wood anatomy of Onagraceae further species root anatomy significance of vestured pits and all. led structures in Dicotyledons // Ann. Missouri Bot. Gard. – 1982. – Vol. 69. – № 4. – P. 755–769.

Literatura

1. Umarov M.U., Chavchavadze E.S., Abubakarov A.D. Parenhimnye tkani vtorichnoj ksilemy drevesnyh vidov polupustyn' Vostochnogo Kavkaza (Chechenskaja Respublika) // Nauchnye vedomosti. Ser. «Estestvennye nauki». – 2010. – № 21 (92), vyp. 13. – S. 13–19.
2. Dadasheva Sh.G. Anatomicheskij analiz vodoprovodjashhego kompleksa vegetativnyh organov drevesno-kustarnikovyh porod pustyn' i polupustyn' Azerbajdzhana: avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. – L., 1963. – 18 s.
3. Kolosova M.I. Fitocenoticheskoe znachenie stroenija vodoprovodjashhej sistemy drevesnyh rastenij // Lesovedenie. – 1967. – № 4. – S. 26–35.
4. Kolosova M.I. Organizacija drevesiny i vodnyj faktor // Soobshh. po anatom. i fiziol. drevesnyh rastenij: mat-ly k nauch.-tehn. konf. – L., 1967. – S. 9–13.
5. Jacenko-Hmelevskij A.A. Osnovy i metody anatomicheskogo issledovanija drevesiny. – M., 1954. – 337 s.
6. Jacenko-Hmelevskij A.A., Gzyrjan M.C. Anatomija drevesiny i jekologicheskaja jevoljucija dvudol'nyh // Vopr. botaniki. – Т. 2. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. – С. 827–839.
7. Umarov M.U. Vlijanie struktury drevesiny na raspredelenie vidov dendroflory v razlichnyh biotopah // Vestn. Akademii nauk Chechenskoj Respubliki. – Groznyj, 1994. – Vyp. 1. – S. 109–120.
8. Carlquist S. Ecological strategies of xylem evolution. – Berkley, 1975. – 260 p.
9. Umarov M.U., Chavchavadze E.S., Volkova S.V. K metodike sozdaniya informacionnogo

- banka dannyh struktury drevesiny // Gornye jekosistemy i ih komponenty / Tr. mezhdunar. konf. Ch. 3. – M.: KMK, 2007. – S. 143–147.
10. Jacenko-Hmelevskij A.A. Principy sistematiki drevesiny // Tr. Botan. in-ta AN Arm. SSR. T. 5. – Erevan, 1948. – S. 5–155.
11. *Nehjudova M.V., Chavchavadze E.S.* Opyt ocenki drevesiny predstavitelej porjadka Magnolievye kak syr'ja dlja CBP // Mat-ly XXVI sessii Komissii im. L.A. Ivanova po anatomii, fiziologii i jekologii lesnyh rastenij. VBO. Petrozavodsk, 1991.
12. *Nehjudova M.V.* Sravnitel'no-anatomicheskoe izuchenie drevesin, ispol'zuemyh v celljulozno-bumazhnoj promyshlennosti: dis. ... kand. biol. nauk. – SPb., 1992. – 224 s.
13. *Baas P.* The wood anatomical range in *Ilex* (Aquifoliaceae) and its ecological and phylogenetic significance // *Blumea*. – 1973. – Vol. 21. – P. 193–258.
14. *Jeje A.A., Zimmermann M.H.* Resistance to water flow in xylem vessels // *J. Exp. Bot.* – 1979. – Vol. 30. – № 6. – P. 817–827.
15. *Chavchavadze E.S., Sizonenko O.Ju.* Strukturnye osobennosti kustarnikov i kustarnichkov arkticheskoy flory Rossii / Otv. red. *V.M. Eremin*. – SPb.: Rostok, 2002. – 272 s.
16. *Carlquist S.* Wood anatomy of Compositae: a summary, with comments on factors controlling wood evolution // *Aliso*. – 1966. – Vol. 6. – № 2. – P. 25–44.
17. *Carlquist S.* Further concepts in ecological wood anatomy, with comments on recent work in wood anatomy and evolution // *Aliso*. – 1980. – Vol. 9. – № 4. – P. 499–553.
18. *Carlquist S.* Wood anatomy of Onagraceae further species root anatomy significance of vestured pits and all. led structures in Dicotyledons // *Ann. Missouri Bot. Gard.* – 1982. – Vol. 69. – № 4. – P. 755–769.



УДК 556.168

Д.А. Прысов, А.В. Мусохранова

**ИЗМЕНЕНИЯ МЕЖЕННОГО СТОКА РЕК КРИОЛИТОЗОНЫ СРЕДНЕЙ СИБИРИ
ПОД ВЛИЯНИЕМ КЛИМАТА***

D.A. Prysov, A.V. Musokhranova

**THE CHANGES OF THE LOW-FLOW DISCHARGE OF THE RIVERS OF PERMAFROST ZONE
OF CENTRAL SIBERIA UNDER THE INFLUENCE OF THE CLIMATE**

Прысов Д.А. – асп. каф. лесных культур Сибирского государственного технологического университета, г. Красноярск. E-mail: dimka21223@mail.ru

Мусохранова А.В. – асп., мл. науч. сотр. лаб. лесоведения и почвоведения Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, г. Красноярск. E-mail: nastya.krasn@mail.ru

Prysov D.A. – Post-Graduate Student, Chair of Forest Cultures, Siberian State Technological University, Krasnoyarsk. E-mail: dimka21223@mail.ru

Musokhranova A.V. – Post-Graduate Student, Junior Staff Scientist, Lab. of Forest and Soil Sciences, Institute of Wood named after V.N. Sukachyov, SBRAS, Krasnoyarsk. E-mail: nastya.krasn@mail

*Работа выполнена при поддержке гранта правительства РФ №14.B25.31.0031.