

Владимир Борисович Скупченко,
доктор биологических наук, профессор
vlask@VS16579.spb.edu

Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет

Анвар Батразович Базаев,
кандидат биологических наук, доцент
larix2@yandex.ru

Хетаг Медратович Хетагуров,
кандидат биологических наук, доцент
zaz81@inbox.ru

Горский государственный аграрный университет

СТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ХВОИ ТИСА ЯГОДНОГО В УСЛОВИЯХ СЕВЕРНОГО КАВКАЗА

Тис ягодный на Северном Кавказе, структура хвои и побегов в связи с высотным температурным градиентом и освещенностью.

Yew baccata in the North Caucasus, structure of needles and shoots in connection with a high-rise thermal gradient and light exposure.

Горный рельеф обуславливает мозаичность лесорастительных условий, которая связана с изменчивостью мест произрастания растений – угла их наклона к горизонту, ориентации к странам света, а также высотой над уровнем моря. В этих условиях тис проявляет определенную адаптационную изменчивость. Установлено, что в условиях Крыма и Кавказа хвоя садовых форм тиса ягодного имеет элементы мезоморфности и ксероморфности. Считается, что резкие климатические изменения, происходившие на европейском материке во время ледникового периода и сопровождавшиеся похолоданием, а в некоторых местах (Средиземноморье) и аридизацией климата, способствовали появлению некоторых ксероморфных признаков в строении хвои тиса ягодного. К ним относятся образование толстой многослойной верхней кутикулы, «валикообразной» кутикулы на нижней бугорчатой эпидерме, своеобразное расположение устьиц и их погруженность в листовую ткань. С ухудшением условий

произрастания на Кавказе наблюдается увеличение толщины хвои, палисадности мезофилла, уменьшение высоты клеток верхней и нижней эпидермы [8, 9]. Изменение лесорастительных условий и режима освещенности вызывает глубокие изменения в строении хвои, что обуславливает образование двух основных и резко различных экологических типов: мезоморфного и ксероморфного [6]. В результате изучения физиологической роли воска эпидермы листа хвойных Дальнего Востока было установлено, что наиболее толстый слой воска откладывается при недостатке воды в почве и при сильной инсоляции [14]. В хвое некоторых форм тиса ягодного, произрастающего в Индии, в случае образования склерейд, трансфузионная ткань развивается очень слабо, в то время как мощное развитие трансфузионной ткани связано с практически полным отсутствием склерейд; считается, что эти анатомические структуры выполняют сходные функции [16].

До настоящего времени остается малоизученным вопрос об изменчивости процессов заложения и формирования листонесущих побегов в кроне тиса ягодного в различных условиях Северного Кавказа, размеров побегов их охвоенности, а также объемов тканей хвои, размеров и числа их клеток, что является важной функциональной характеристикой роста дерева и возможностей его адаптации при произрастании в горах.

Материал и методика. Объектами исследования служили модельные деревья тиса ягодного, произрастающие в естественных условиях на территории лесного фонда Республики Северная Осетия – Алания, на северном макросклоне Большого Кавказского хребта. Модельные деревья в возрасте от 100 до 220 лет подобраны в буково-тисовых лесах на высотах 700 м, 1000 м и 1100 м над уровнем моря в древостоях полнотой 0,5–0,8. Подбор моделей осуществляли с учетом их произрастания на склонах одинаковой крутизны и ориентировки по странам света. На опытных участках тис представлен деревьями высотой 5–8 м. Для анатомо-морфологического исследования взяты побеги третьего порядка ветвления из верхней, средней и нижней частей кроны, с трех модельных деревьев на каждой пробной площади.

При подготовке к световой микроскопии образцы побегов в полевых условиях фиксировали 4 %-м раствором формалина. Затем в лаборатории структуры побегов – хвоя, почки, стебли без заливки в твердые среды разрезались в водной среде на вибрационном микротоме на срезы толщиной 15–20 мкм [10]. Срезы помещали для хранения в спиртовой раствор.

В процессе изготовления светомикроскопических препаратов под стереоскопическим микроскопом МБС-9 отбирали осевые и несколько боковых срезов каждого образца, которые помещали в воду на 5 мин. Затем их окрашивали гистохимически метиловым зеленым – пиронином по Браше [7]. Данный реактив позволяет выявлять в ядрах и цитоплазме клеток структуры, содержащие нуклеиновые кислоты, при этом также окрашиваются оболочки и иные структуры клеток. Окраску проводили в течение двух минут, затем срезы промывали в чистой дистиллированной воде 1–2 мин. В дальнейшем срезы помещали на предметное стекло, обезвоживали спиртом и заключали в канадский бальзам под покровным стеклом.

Морфометрический анализ анатомической структуры побегов выполняли в световом микроскопе при помощи модернизированного В.Б. Скупченко винтового окулярного микрометра МОВ-1-15^x. Данный окулярный микрометр позволяет определять под микроскопом площадь контуров любой конфигурации методом их линейного интегрирования. Высокая точность в таких измерениях достигается применением «формулы прямоугольников» [2, 12]. Данная методика измерений позволяет получать сведения о площадях сечений тканей в любом сочетании их встречаемости в поле зрения светового микроскопа. Объем хвоинки определяли по сумме объемов ее отрезков: объем каждого отрезка хвоинки, принимаемого по форме за усеченный конус, рассчитывали по известной высоте и величинам площади нижнего и верхнего основания.

Результаты исследования и их обсуждение. Крона деревьев тиса ягодного, как правило, простирается низко до поверхности почвы. Охвоение ветвей в верхней части кроны составляет 100 %. В средней и нижней частях кроны у основания ветвей вблизи ствола хвоя отсутствует, а ее максимальный возраст достигает 6–8 лет. На осях третьего-четвертого порядков ветвления новые побеги и хвоя закладываются в почках до уровня светового довольствия 190 люкс, что составляет около 2 % от максимальной солнечной радиации [5].

Фитомеры хвои – листовые бугорки и их стеблевая часть формируются апикальной меристемой годичного побега во второй половине вегетационного периода, после завершения процесса развития структур новой почки. В этот период закладывается полный набор листовых зачатков и их стеблевых элементов побегов новой генерации. Терминальные почки на побегах третьего порядка ветвления за вегетационный период формируют до четырех ярусов кроющих чешуй, прикрывающих листовые бугорки.

Апикальная меристема побега имеет гистологическую зональность, характерную для хвойных [15]. В период заложения листовых бугорков апекс имеет вытянутую полуэллипсоидальную форму высотой около 85 мкм и диаметром основания порядка 184 мкм. Укороченный стебель почки, несущий кроющие чешуи, зачаток побега и апекс имеет остроконическую форму, его сердцевина содержит много таниновых клеток. Высота почек составляет $1,47 \pm 0,07$ мм, диаметр основания $1,14 \pm 0,06$ мм. Листовые зачатки длиной $0,65 \text{ мм} \pm 0,05$, шириной $0,26 \text{ мм} \pm 0,02$.

При увеличении высоты местности от 700 м до 1100 м над уровнем моря затормаживается заложение апикальными меристемами новых побегов третьего порядка ветвления и формирование хвои новой генерации (табл. 1).

Это приводит к уменьшению на данных высотах числа осей третьего порядка от $24,67 \pm 0,86$ шт. до $18,67 \pm 0,84$ шт., которые формируются на 1 м осей второго порядка ветвления. При снижении освещенности от 2033 люкс на высоте 1100 м до 1055 люкс на высоте 1000 м число побегов на 1 м длины ветви снижается до 15,67 шт. При этом в целом наблюдается значительная положительная корреляция ($R = 0,862$) между уровнем освещенности и количеством побегов на 1 м длины ветви. Длина ветвей (побегов второго порядка ветвления) на высотах 700–1100 м над уровнем моря очень тесно коррелирует с уровнем светового довольствия ($R = 0,99$). Длина годовичных побегов третьего порядка ветвления по мере подъема местности в диапазоне 700–1100 м над уровнем моря также очень тесно коррелирует с уровнем светового довольствия ($R = 0,993$) [1].

Увеличение высоты места произрастания в диапазоне 700–1100 м над уровнем моря, при аналогичном уровне светового довольствия приводит к увеличению в 1,14 раза среднего числа листьев, на одном годовичном побеге третьего порядка ветвления. Однако при этом уменьшается продуцирование сухого вещества хвои побега в 1,27 раза. Снижение уровня освещенности растений от 2033 люкс на высоте 1100 м над уровнем моря до 1055 люкс на высоте 1000 м приводит к уменьшению среднего числа закладываемых листьев на однолетних побегах от 34 шт. в 1,28 раза. Также уменьшается сухая масса хвои побега. В этих условиях главным лимитирующим фактором, влияющим на процесс заложения апикальными меристемами листовых зачатков побегов новой генерации, является недостаток их уровня светового довольствия – корреляция между средним числом хвои на побеге и уровнем освещенности составляет $R = 0,726$.

**Характеристика модельных деревьев тиса ягодного на пробных площадях
в трех урочищах северного склона Главного Кавказского хребта**

Показатель	Урочище Фасалугардан. ПП 1, 700 м над у. м.	Урочище Шуби. ПП 2, 1000 м над у. м.	Урочище Зи- лахар. ПП 3, 1100 м над у. м.
Диаметр ствола, см	14,03±1,21	16,05±1,23	17,33±1,40
Высота, м	8,67±0,58	5,33±0,40	6,01±0,50
Освещенность, люкс	2267±106	1055±52	2033±24
Длина побегов второго порядка ветвления, м	1,29±0,06	1,20±0,05	1,28±0,07
Количество живых побегов второго порядка ветвления на 1 м ствола дерева, шт.	13,03±0,69	10,07±0,51	12,67±0,66
Количество сухих побегов второго порядка ветвления на 1 м ствола дерева	5,33±0,30	5,67±0,28	3,33±0,18
Количество побегов третьего порядка ветвления на 1 м побега второго порядка	24,67±1,31	15,67±0,80	18,67±0,91
Средняя длина однолетних побегов третьего порядка ветвления, см	4,577±0,242	4,233±0,220	4,467±0,255
Количество хвоинок на однолетних побегах третьего порядка ветвления, шт.	29,67±1,63	26,33±1,36	33,67±1,65
Средняя длина хвои, см	2,42±0,12	2,33±0,11	2,66±0,14
Масса сухой хвои на однолетних побегах третьего порядка ветвления, г	0,123±0,007	0,087±0,004	0,097±0,005
Средняя длина междоузлий на побегах третьего порядка ветвления, см	0,154±0,008	0,161±0,009	0,133±0,007

Солнечная радиация является важным фактором, детерминирующим число закладываемых апикальными меристемами листовых фитомеров на побегах также и у других хвойных пород. Высокая положительная корреляция между уровнем освещенности и количеством листовых фитомеров на годичных побегах в кроне дерева установлена у ели сибирской в подзоне средней тайги европейского Северо-Востока [12], а также у псевдотсуги Мензиса в условиях Санкт-Петербурга [13].

По мере подъема в горы на Северном Кавказе от 700 до 1100 м над уровнем моря у тиса при одноименных уровнях освещенности обнаруживается уплотнение расположения хвои на побегах, что приводит к уменьшению средней длины междоузлий от 0,151 см в 1,15 раз. Однако снижение уровня светового довольствия тиса ягодного на высотах 1000–1100 м в 1,74 раза приводит к заметному более разреженному размещению хвои на побеге – среднее расстояние между хвоинками увеличивается в направлении вдоль оси стебля от 1,31 см в 1,41 раз. Это связано с активизацией в условиях затенения роста в осевом продольном направлении стеблевой части фитомеров побега. У ели сибирской, произрастающей в древостое, по мере уменьшения светового довольствия также обнаружено увеличение длины междоузлий [11],

Таблица 2

Морфолого-анатомические показатели хвои тиса ягодного из средней части кроны деревьев, произрастающих на разных высотах местности северного склона Главного Кавказского хребта

Наименование показателя	Урочище Фасалугардан. ПП.1, 700 м над у. м.	Урочище Шуби. ПП.2, 1000 м над у. м.	Урочище Зилахар. ПП.3, 1100 м над у. м.
Число слоев палисадной паренхимы хвои	3,0 ± 0,15	3,0 ± 0,16	2 ± 0,12
Средняя высота клеток палисадной паренхимы, мм	0,050 ± 0,0005	0,041 ± 0,0004	0,040 ± 0,0004
Толщина слоя губчатой паренхимы, мм	0,229 ± 0,0023	0,251 ± 0,0025	0,220 ± 0,0022
Толщина верхнего слоя кутикулы, мм	0,012 ± 0,0006	0,007 ± 0,0004	0,009 ± 0,0001
Толщина клеток верхней эпидермы, мм	0,015 ± 0,0045	0,017 ± 0,0002	0,021 ± 0,00084
Толщина клеток нижней эпидермы, мм	0,015 ± 0,0075	0,018 ± 0,0005	0,019 ± 0,0004
Толщина ксилемы, мм	0,027 ± 0,0035	0,024 ± 0,0050	0,022 ± 0,0029
Толщина флоэмы, мм	0,043 ± 0,0004	0,053 ± 0,0005	0,036 ± 0,0004
Толщина хвои в зоне проводящего цилиндра, мм	0,523 ± 0,037	0,517 ± 0,040	0,509 ± 0,041
Ширина хвои, мм	2,2 ± 0,044	2,4 ± 0,048	2,5 ± 0,050
Длина, мм	21,8 ± 0,06	20,7 ± 0,06	20,1 ± 0,3

Хвоя изучаемых модельных деревьев тиса ягодного имеет уплощенную форму, немного серповидно изогнутую, на конце коротко заострена, к основанию сужена. Края опущены вниз к дорсальной стороне. Сверху блестящая темно-зеленая с выступающей над поверхностью продольной жилкой. Снизу хвоя бледно-зеленая с двумя желтовато-зелеными или сероватыми полосками устьиц.

Степень развития тканей хвои также претерпевает изменения в зависимости от высоты места произрастания деревьев тиса ягодного. Площадь поперечного сечения хвои по мере увеличения высоты местности от 700 до 1100 м существенно уменьшается – в 2,04 раза (табл. 2). При этом парциальный объем эпидермы хвои увеличивается по мере возрастания высоты местности от 700 до 1100 м, в 1,48 раза (табл. 3).

В то же время площадь поперечного сечения кутикулы в хвое у деревьев на высотах от 700 до 1100 м над уровнем моря уменьшается в 1,48 раз. Парциальный объем мезофилла снижается в 1,19 раза по мере увеличения высоты места произрастания деревьев. Это происходит в основном за счет уменьшения доли столбчатого мезофилла, который составляет на высоте 700 м над уровнем моря 30,1 %, снижаясь на высоте 1100 м в 1,42 раза. Флоэма и ксилема в проводящем пучке хвои при относительно близком световом довольствии существенно не изменяется по величине площади поперечного сечения при подъеме от 700 до 1100 м. Однако уменьшение освещенности от 2267 до 1055 люкс приводит к заметному уменьшению парциального объема флоэмы хвои – в 1,4 раза. Вероятно, это связано с уменьшением функции транспорта ассимилятов из хвои ввиду возможного снижения уровня фотосинтеза в условиях затенения. Комплекс тканей проводящего пучка хвои увеличивается по парциальному объему при подъеме в горы от 4,2 до 8,4 %.

Экологические условия произрастания оказывают влияние на пролиферацию и рост клеток тканей хвои. При подъеме от 700 м на высоту 1100 м антиклиальный диаметр клеток верхней и нижней эпидермы увеличивается. Снижается число слоев клеток палисадной паренхимы мезофилла, и при этом они уменьшаются в антиклиальном направлении от $50 \pm 0,5$ мкм до $40 \pm 0,4$ мкм. Трахеиды ксилемы на поперечном срезе проводящего пучка хвои по диаметру существенно не различаются у деревьев на разных высотах местности. То же относится и к ситовидным элементам флоэмы.

Число слоев трахеид ксилемы в проводящем пучке хвои в дорсо-вентральном и поперечном ему направлениях заметно снижается при подъеме в горы. Аналогичная тенденция обнаруживается и в отношении

Таблица 3

Площадь поперечного сечения тканей хвои тиса ягодного из средней части кроны деревьев, произрастающих на разных высотах местности северного склона Главного Кавказского хребта

Ткани хвои	Урочище Фасалугардан ПП, 1,700 м над у. м.		Урочище Шуби ПП. 2, 1000 м над у. м.		Урочище Зилахар ПП. 3, 1100 м над у. м.	
	площадь сечения, мм ²	парциальный объем, %	площадь сечения, мм ²	парциальный объем, %	площадь сечения, мм ²	парциальный объем, %
Кутикула	0,066 ± 0,0013	6,02	0,063 ± 0,0013	6,25	0,048 ± 0,001	8,92
Эпидерма	0,124 ± 0,0025	11,32	0,123 ± 0,0025	12,21	0,090 ± 0,0018	16,73
Столбчатый мезофилл	0,330 ± 0,0066	30,13	0,229 ± 0,0049	22,74	0,118 ± 0,0024	21,93
Губчатый мезофилл	0,529 ± 0,0106	48,31	0,539 ± 0,0108	53,52	0,237 ± 0,0047	44,05
Паренхимная обкладка проводящего пучка	0,034 ± 0,0007	3,10	0,045 ± 0,0009	4,47	0,040 ± 0,0008	7,43
Ксилема	0,003 ± 0,0001	0,27	0,003 ± 0,0001	0,30	0,001 ± 0,00002	0,19
Флоэма	0,009 ± 0,0002	0,82	0,005 ± 0,0001	0,50	0,004 ± 0,0001	0,74
Проводящий цилиндр	0,046 ± 0,001	4,20	0,053 ± 0,001	5,26	0,045 ± 0,001	8,36
Общая площадь поперечного сечения	1,095 ± 0,022	100	1,007 ± 0,020	100	0,538 ± 0,011	100

изменения числа ситовидных элементов флоэмы в проводящем пучке хвои. Причем общее число клеток трахеид на поперечном сечении проводящего пучка хвои при подъеме от 700 до 1100 м над уровнем моря снижается в 1,7 раза, а ситовидных клеток – в 2,1 раза. Это свидетельствует о том, что при подъеме в горы затормаживается пролиферация клеток камбия в проводящем пучке хвои. При этом отношение числа клеток флоэмы к числу клеток ксилемы на поперечном сечении проводящего элемента хвои снижается от 2,22 до 1,88 раза.

Устьица располагаются продольными рядами по обе стороны от проводящего цилиндра только на нижней поверхности хвои. Устьичный аппарат амфициклический пинопидеоидального типа. Число побочных клеток 2, длина замыкающих клеток 14–16 мкм, ширина замыкающих клеток 9,6–9,8 мкм, диаметр надустьичной ямки 8,8–9,3 мкм. Расположение бугорков кутикулы на клетках устьиц беспорядочное.

В районе расположения пробных площадей на макросклоне Большого Кавказского хребта средняя месячная температура воздуха при подъеме на каждые 100 м высоты снижается на 0,51 °С в апреле. В июне этот температурный градиент достигает максимума 0,70 °С и снижается до 0,24 °С в ноябре – по данным метеостанций Алагир и Даргавс [3]. В соответствии с этим в урочище Зилахар, расположенном на высоте 1100 м над у. м. средняя месячная температура воздуха ниже, чем в урочище Фасалугардан, расположенном на высоте 700 м над у. м. в апреле на 2,02 °С, в июне на 2,78 °С, а в ноябре на 0,96 °С. Согласно уравнению Вант-Гоффа константа равновесия химических реакций может изменяться при изменении температуры на 1 °С на несколько процентов и даже на десятки процентов [4]. Таким образом, различие средней температуры воздуха в течение вегетационного периода в урочищах Фасалугардан и Зилахар дает основание считать, что данный фактор также тормозит и биологические реакции, в том числе процессы морфогенеза тиса и в первую очередь деятельность его апикальных меристем побегов. В частности, можно сделать вывод о том, что по этой причине при подъеме в горы затормаживается процесс заложения апексов боковых побегов, в результате чего уменьшается интенсивность ветвления побегов. Снижение средней температуры воздуха приводит к торможению процессов деления и роста клеток листовых зачатков, вследствие чего на высоте 1100 м над у. м. по сравнению с 700 м над у. м. у тиса наблюдается снижение числа клеток палисадной и губчатой паренхимы и их размеров. Затормаживается также деление клеток прокамбия проводящего цилиндра хвои, вследствие чего уменьшается как общее количество клеток ксилемы и флоэмы, так и площадь поперечного сечения этих тканей.

Выводы

Увеличение высоты места произрастания тиса ягодного от 700 м до 1100 м над уровнем моря на северном макросклоне Большого Кавказского хребта связано со снижением средней температуры воздуха на 2...3 °С в течение вегетационного периода. Следствием этого является торможение процесса заложения апикальными меристемами боковых побегов на ветвях второго порядка ветвления, что приводит к уменьшению густоты расположения побегов третьего порядка ветвления и в целом формированию более редкой кроны дерева.

В условиях пониженной температуры на высоте 1100 м над уровнем моря наблюдается уменьшение числа клеток палисадного и губчатого мезофилла, что вероятно связано с торможением пролиферации клеток меристемы мезофилла хвои. При этом затормаживается рост клеток палисадной паренхимы, которые формируются более мелкими, чем на высоте 700 м над уровнем моря. Снижение температуры воздуха на высоте 1100 м приводит к уменьшению числа трахеид ксилемы и ситовидных клеток флоэмы и общей площади поперечного сечения данных тканей в проводящем пучке хвои, что является следствием торможения пролиферации клеток камбия.

При уменьшении в два раза величины светового довольствия растений на высотах 1000–1100 м над уровнем моря происходит дополнительное торможение формирования боковых побегов на ветвях второго порядка ветвления. Наряду с этим установлено увеличение длины междоузлий на побегах, что связано с активизацией роста стеблевой части фитомеров побегов. Это приводит к дополнительному изреживанию кроны, необходимому для достаточной освещенности фотосинтезирующей хвои в условиях дефицита света.

Библиографический список

1. *Базаев, А.Б.* Тис ягодный в горных лесах Осетии (особенности строения и возобновительный потенциал) [Текст] : автореф. дис. ... канд. биол. наук / А.Б. Базаев. СПб., 2006. 19 с.
2. *Выгодский, М.Я.* Справочник по высшей математике [Текст] / М.Я. Выгодский. М., 1963. 870 с.
3. *Залиханов, М.Ч.* Снежные лавины и перспективы освоения гор Северной Осетии [Текст] / М.Ч. Залиханов. – Орджоникидзе: Изд-во ИР, 1974. 147 с.
4. *Кнорре, Д.Г.* Физическая химия [Текст]: учеб. для биол. факультетов университетов и пед. вузов / Д.Г. Кнорре, Л.Ф. Крылова, В.С. Музыкантов. 2-е изд. М.: Высш. школа, 1990. 416 с.

5. Кулиев, В.Ш. Тис ягодный [Текст] / В.Ш. Кулиев, З.И. Гумбатов // Природа. 1985. № 3. С. 96–97.
6. Окросворидзе, П.Л. Анатомическое строение листьев и хвои основных лесобразующих пород Грузии [Текст] / П.Л. Окросворидзе. Тбилиси: Ин-т леса. 1975. 114 с.
7. Пирс, Э. Гистохимия [Текст] / Э. Пирс. М.: Изд-во «Иностр. литература», 1962. 962 с.
8. Ругузов, И.А. Изменчивость анатомических показателей листа тиса ягодного в зависимости от условий местообитания [Текст] / И.А. Ругузов, Г.В. Куликов // Экология. 1973. № 1. С. 90–94.
9. Ругузов, И.А. Тис ягодный (*Taxus baccata* L.), биология и экология в связи с распространением и культурой на юге СССР [Текст] : автореф. дис. ... канд. биол. наук / И.А. Ругузов. Нальчик, 1974. 24 с.
10. Скупченко, В.Б. Вибрационная микротомия мягких тканей [Текст] / В.Б. Скупченко / Сер. препринт. сообщ. «Новые научные методики». Коми фил. АН СССР. Вып. 2. Сыктывкар, 1979. 56 с.
11. Скупченко, В.Б. Структура однолетней хвои в кроне *Picea obovata* (Pinaceae) [Текст] / В.Б. Скупченко, Н.В. Ладанова // Ботанический журнал. 1984. Т. 69, № 7. С. 899–904.
12. Скупченко, В.Б. Формирование побегов и их функциональная организация в кроне *Picea obovata* (Pinaceae) [Текст] / В.Б. Скупченко, Н.В. Ладанова, В.В. Тужилкина // Ботанический журнал. 1997. Т. 82, № 5. С. 16–27.
13. Скупченко, В.Б. Изменение параметров листового аппарата побегов *Pseudotsuga menziesii* (Pinaceae) при развитии в условиях различного светового довольствия [Текст] / В.Б. Скупченко, Ю.Е. Перегуда // Тез. докл. II Междунар. конф. по анатомии и морфологии растений. Санкт-Петербург, 1–18 октября 2002 г. СПб., 2002. С. 314–315.
14. Чернышов, В.Д. Физиологическая роль воска эпидермы хвойных Дальнего Востока [Текст] / В.Д. Чернышов // Тез. докл. I Всесоюз. конф. по анатомии раст. Л.: Наука. 1984. С. 172.
15. Foster, A.S. Comparative studies on the structure of the shoot apex in seed plants [Text] / A.S. Foster // Bull. Torrey Bot. Club. 1941. Vol. 68, no. 6, pp. 339–350.
16. Rao, A.R. On the distribution, structure and ontogeny of sclereides in *Taxus baccata* L. [Text] / A.R. Rao, M. Malaviya // Proc. National Inst. Sci. India. Part B. 1965. Vol. 31, pp. 114–122.

Увеличение высоты места произрастания тиса ягодного от 700 до 1100 м над уровнем моря на северном макросклоне Большого Кавказского хребта связано со снижением средней температуры воздуха на 2...3 °С. Вследствие этого за-

тормаживается в 1,32 раза активность заложения апикальными меристемами новых побегов 3-го порядка ветвления, приводящее к изреживанию кроны дерева. При подъеме в горы в результате уменьшения числа клеток палисадного и губчатого мезофилла площадь поперечного сечения первого снижается в 2,8 раза, а второго в 2,3 раза, также затормаживается объемный рост их клеток. В проводящем пучке хвои уменьшается число трахеид ксилемы в 1,7 раза, а ситовидных клеток флоэмы в 2,1 раза вследствие торможения пролиферации клеток камбия.

* * *

The increase in height of a place of growth of a yew *baccata* from 700 to 1100 m above sea level on northern macroslope of the Big Caucasian ridge is connected with decrease in average temperature of air on 2...3 °C. Thereof inhibited in 1,32 times activity initiation apical meristems of new shoots of 3rd order of the branching, leading destruction crowns of tree. At lifting in mountains as a result of reduction of number of cells of a palisade and spongy mesophyll the area of cross-section section of the first decreases in 2,8 times, and the second in 2,3 times, also inhibited volume growth of their cells. In a conducting bundle of needle the number of tracheids of a xylem 1,7 times, and sieve cells of a phloem 2,1 times owing to braking of a proliferation of cells of a cambium decreases.