

СТРАТЕГИЯ АДАПТАЦИИ ДРЕВЕСИНЫ ДВУДОЛЬНЫХ К УСЛОВИЯМ ВЫСОТНОЙ ПОЯСНОСТИ

© Умаров Мухади Умарович (а), Чавчавадзе Евгения Савельевна (b)

(а) Комплексный научно-исследовательский институт им. Х.И. Ибрагимова Российской академии наук, Российская Федерация, г. Грозный; заведующий лабораторией экологии, umarovbiolog@mail.ru

(b) Ботанический институт им В.Л. Комарова Российской Академии наук, Российская Федерация, г. Санкт-Петербург; д.б.н., главный научный сотрудник отдела Ботанический музей, echavcha@yandex.ru

Аннотация. В работе анализируются результаты многолетних эколого-анатомических исследований вторичной ксилемы двудольных покрытосеменных. По результатам сравнительного анализа структуры древесины 34 видов деревьев и кустарников горных местообитаний Северного Кавказа выявлены возможные направления их адаптации к экстремальным условиям высокогорий. Проявляются они преимущественно в количественных перестройках параметров структурных элементов (сокращении радиального прироста, формировании мелкоклеточных, тонкостенных и узкопросветных элементов, увеличении плотности и удельного объема сосудов, доли однорядных лучей, объёма лучевой ткани, и т.д.) и некоторых качественных различиях, связанных с замедлением онтогенеза древесины, с чем связано длительное сохранение в ней примитивных признаков. Наблюдаемые с высотой перестройки в структуре древесины обусловлены влиянием комплекса внешних и внутренних факторов, влияющих на биоморфу растения, темпы онтогенеза, напряженность взаимосвязанных функций, выполняемых различными структурными элементами древесины.

Ключевые слова: высокогорья, двудольные, деревья, кустарники, структура древесины, пути адаптации.

STRATEGY FOR ADAPTATION OF DICOTYLEDONOUS WOOD TO HIGH-ALTITUDE ZONE CONDITIONS

© Umarov Mukhadi Umarovich (a), Chavchavadze Yevgenia Savelievna (b)

(a) Kh. Ibragimov Complex Institute of the Russian Academy of Sciences, Russian Federation, Grozny; head of the ecology laboratory, umarovbiolog@mail.ru

(b) V. L. Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, Russian Federation, Saint Petersburg; doctor of biology, chief researcher of the department Botanical museum, echavcha@yandex.ru

Abstract. The paper analyzes the results of long-term ecological and anatomical studies of the secondary xylem of dicotyledonous angiosperms. Based on the results of a comparative analysis of the wood structure of 34 species of trees and shrubs in mountain habitats of the North Caucasus, possible directions of their adaptation to extreme conditions of the highlands were identified. They are mainly manifested in quantitative rearrangements of the parameters of structural elements (reduction of radial growth, formation of small-cell, thin-walled and narrow-light elements, increase in the density and specific volume of vessels, the proportion of single-row rays, the volume of radiation tissue, etc.) and some qualitative differences associated with slowing down the ontogenesis of wood, which is associated with the long-term preservation of primitive features in it. The changes observed with height in the wood structure are due to the influence of a complex of external and internal factors that affect the plant's biormorph, the rate of ontogenesis, and the intensity of interrelated functions performed by various structural elements of wood.

Key words: highlands: dicotyledons, trees, shrubs, wood structure, ways of adaptation.

Адаптации видов дендрофлоры к экстремальным условиям гор и арктических широт – одно из важных направлений экологической анатомии растений, поскольку структурная организация древесины играет важную роль в способности растений осваивать конкретные местообитания. Древесина (вторичная ксилема) – сложный комплекс тканей, выполняющих водопроводящую, механическую и запасующую функции. Вопросу влияния внешних условий на её структуру посвящена обширная литература, обзор которой приводится в работах А.А. Яценко-Хмелевского [13]), S. Carlquist [15, 16], Е.С. Чавчавадзе, З.Е. Брянцевой и др. [7], Т.В. Арсеньевой, Е.С. Чавчавадзе [1], Е.С. Чавчавадзе, О.Ю. Сизоненко [10] и др. Исследованиям кустарников и кустарничков к экстремальным условиям арктических широт России посвящены работы Л.А. Лебедеенко [2], Е.С. Чавчавадзе, О.Ю. Сизоненко [8, 10], Е.С. Чавчавадзе, М.У. Умаров и др. [11].

Цель настоящего исследования – на примере видов арборифлоры выявить возможные механизмы адаптации их древесины к экстремальным условиям высокогорий.

Методика выполнения работы. Изучена древесина 34 видов дендрофлоры (из 23 семейств и 30 родов), в том числе с биоморфой «дерево» – 13 видов, «деревья или кустарники» – 7, «кустарники» – 11 видов, «лианы» – 3. Образцы древесины собраны в горах западной части Восточного Кавказа, в бассейнах рек Армхи (и его притока Шондон), Ассы, Фортанги, Чанты-Аргуна, Шаро-Аргуна, на Терском и Сужненском хребтах, в долинах рек Терека и Сунжи, в Терско-Кумской низменности (урочище Киссык). Изучены виды из различных местообитаний и высотных уровней:

– по три образца с каждой высоты – *Acer laetum* С.А. Меу. (980 м, 1070 м, 1080 м над уровнем моря), *Betula litwinowii* Doluch. (1950, 2430, 2480), *Betula raddeana* Trautv (1020, 1400, 1650), *Carpinus caucasicus* Grossh. (500, 1100), *Populus tremula* L. (620, 1540), *Pinus sosnowskyi* Nakai (880, 1840, 2300), *Quercus petraea* Liebl. (1280, 1770), *Sorbus aucuparia* L. (1400, 1950, 2450, 2500), *Cortms mas* L. (670, 860), *Mespilus germanica* L. (670, 1200;), *Prunus divaricata* Ledeb. (670, 1200), *Corylus avellana* L. (700, 1540), *Euonymus verrucosa* Scop. (120), *Rhamnus pallasii* Fisch. et Mey. (300, 800), *Rhamnus depressa* Grub. (1140.);

– по 4 образца с каждой высоты – *Alnus incana* (D.) Moench (620, 790), *Periploca graeca* L. (дол. Терек и Сунжа – 120), *Rubus buschll* (Rosan) Grossh. (710, 1550);

– по 5 образцов с каждой высоты – *Lonicera caucasicalca* Pall. (740; 10), *Spiraea hypericifolia* L. (870), *Acer campestre* L. (770 и 980 – по 5 образцов, 1070 – 3 образца);

– по 10 образцов с каждой высоты – *Fraxinus excelsior* L. (740, 1020), *Fagus orientalis* Lipsky (780 с-з склон, 780 с-ю-з склон, 1100, 1400), *Euonymus europaea* L. (740, 1050), *Hippophae rhamnoldea* L. (120, 710, 1150), *Sambucue nigra* L. (740, 1080), *Berberia vulgaris* L. (1060, 1175), *Prunus splnosa* L. (120, 1190), *Rhododendron luteum* Sweet. (720, 1540), *Rosa corymbifera* Borkh (115, 470), *Solanum pseudopersicum* A. Pojark. (750, 900), *Tamarix ramosisslma* Ledeb. (300, 1340).

Всего у 34 видов изучено 379 образцов древесины.

Выбирались растения в обычной для них экологической обстановке, как правило, свободно растущие, хорошо освещенные особи конкретных видов дендрофлоры с примерно одинаковым диаметром ствола. Образцы одного вида на разных высотах брались на склонах примерно одинаковой ориентации, а в случае взятия их со склонов разной ориентации – на одной высоте.

Исследования проводились по общепризнанной в ксилотомии методике А.А. Яценко-Хмелевский [14] на срезах (поперечном, тангентальном, радиальном) и мацерате древесины. В образцах каждого вида исследовались годовичные кольца одного и того же года формирования. Для учета возрастных изменений в строении древесины у некоторых видов (*Betula raddena*, *Betula ltwinowii*, *Quercus robur*, *Fraxinus excelsior*), кроме того, изучались кольца молодой (1-5-летней) древесины, либо все кольца, сформировавшиеся в течение жизни растения, что одновременно использовано для выявления связей между величиной прироста и другими признаками.

Изучены структура древесины видов и комплекс биометрических показателей: на поперечном срезе – ширина годовичного кольца, диаметр, густота и соотношение одиночных и сгруппированных сосудов, их удельный объем; на тангентальном срезе – густота лучей, соотношение лучей различной рядности, их слоистость (количество слоёв клетках) и линейная высота, удельный объем лучевой ткани; на мацерированной дреесине – длина и диаметр члеников сосудов и волокнистых элементов, наличие и длина клювиков на концах члеников сосудов. Повторность измерений по каждому признаку в образцах древесины отражена в таблице 1.

Таблица 1

Изученные ксилотомические признаки, единицы и повторность их измерения

| № пп | Изученные признаки древесины | Единица измерения | Повторность измерений |
|------|---------------------------------------|------------------------|----------------------------|
| 1 | Ширина годовичного кольца | мкм | Все кольца |
| 2 | Всего сосудов в поле зрения | поле зрения микроскопа | 20 полей зрения микроскопа |
| 3 | Одиночных сосудов в поле зрения | | |
| 4 | Сгруппированных сосудов в поле зрения | | |
| 5 | Диаметр одиночных сосудов | мкм | 50 |
| 6 | Диаметр сгруппированных сосудов | | 50 |
| 7 | Длина члеников сосудов | | 50 |
| 8 | Удельный объем сосудов: общий | деления окулярной | 25 положений |

| | | | |
|----|--|-------------------------------|--------------------------------|
| 9 | Удельный одиночных сосудов | линейки (%) | окулярной линейки |
| 10 | Удельный сгруппированных сосудов | | |
| 11 | Длина волокнистых трахеид (волокон либриформа) | мкм | 50 |
| 12 | Всего лучей | на 1 мм | 25 положений окулярной линейки |
| 13 | Однорядных лучей | | |
| 14 | 2-3-многорядных лучей | | |
| 15 | Слойность однорядных лучей | Количество клеток по высоте | 50 |
| 16 | Слойность 2-3-многорядных лучей | | 50 |
| 17 | Высота однорядных лучей | мкм | 50 |
| 18 | Высота 2-3-многорядных лучей | | 50 |
| 19 | Удельный объем лучей: общий | деления окулярной линейки (%) | 25 положений окулярной линейки |
| 20 | Удельный объем однорядных лучей | | |
| 21 | Удельный объем 2-3-многорядных лучей: | | |
| 22 | Количество клеток древесинной паренхимы | поле зрения микроскопа | 20 полей зрения микроскопа |
| 23 | Удельный объем порозности древесины | деления окулярной линейки (%) | 25 положений окулярной линейки |
| 24 | Удельный объём клеточных оболочек | | |

Биометрические данные обработаны статистически по обычным формулам [3]. Из полученных статистик при анализе результатов использованы средние значения признаков и для оценки изменчивости признаков – их коэффициенты вариации.

Существенность различий между сравниваемыми показателями (древесин из разных высотных поясов и разных возрастов) оценивалась с помощью критерия Стьюдента (t) с учетом 5%-ного уровня значимости

Для выявления связей между признаками древесины на примере двух видов (*Hippophaë rhamnoides* и *Fagus orientalis*) были вычислены коэффициенты корреляции, которые сравнивались с табличными с учетом 5% уровня значимости [3]. Для более углубленного анализа корреляционной системы использован метод корреляционных плеяд [5, 12].

Результаты исследований. Исследования микропрепаратов, мацерата древесины и анализ результатов биометрических измерений позволили нам выявить особенности её строения изученных видов из разных местообитаний и высотных поясов, проследить структурные перестройки, наблюдаемые с возрастом растения (в онтогенезе) и под влиянием высотного фактора. При многообразии приспособительных реакций, зависящих от комплекса внутренних и внешних факторов (систематической положения вида, уровня специализации древесины, индивидуальных особенностей, возраста, габитуса растений, условий конкретных местообитаний и т.д.) можно обозначить следующие направления адаптации видов арборифлоры к высотной поясности и экстремальным условиям высокогорий.

1. *Отбор видов при формировании мезофильных ценозов с менее специализированной древесиной, чаще, чем в других биотопах, содержащей, кроме*

относительно продвинутых, и более примитивные признаки: наряду с сосудами, трахеиды, сосудистые и волокнистые трахеиды, лестничную перфорацию, сильно скошенную перфорационную пластинку, длинные клювики у члеников сосудов, лестничную и супротивную межсосудистую поровость, угловатые и округлые очертания просветов сосудов, рассеяннососудасть, апотрахеальную древесинную паренхиму, лучи с длинными однорядными окончаниями и др. Высокая степень проявления гетеробатмии повышает в условиях гор экологическую пластичность видов, позволяя им поселяться в определенных ярусах лесных сообществ, на разных высотах и склонах. в условиях сильно колеблющейся экологической обстановки.

2. *Регуляция камбиальной деятельности* в связи со складывающейся экологической обстановкой. Снижение активности камбия и сокращение сроков его функционирования сопровождается обычно, сужением радиального прироста древесины и коррелирующих с этими изменениями в строении годичного кольца. С периодичностью и ограниченностью сроков функционирования камбия в условиях короткого вегетационного периода с низкими температурами и бедностью почв связано формирование очень узких и ложных (аномальных) слоев прироста с нечетко выраженными границами [6, 10, 11] (рис. 1).

3. *Возрастание в высокогорьях уровня варьирования признаков* в ходе их формирования: у абсолютного большинства видов варьирование многих или большей части признаков, в то время как у немногих представителей (22, 7%) оно чаще, напротив, уменьшается, что, вероятно, можно объяснить частыми колебаниями в горах внешних факторов, возрастными и биоэкологическими особенностями конкретных видов;

4. *Смещение диапазона варьирования признаков* (нормы реакции) в сторону меньших или больших величин, следствием чего являются количественные изменения в древесине с подъемом в горы. Направленность и интенсивность последних неоднозначны у различных видов и по разным признакам.

В структурных перестройках древесины можно отметить преобладающие приспособительные варианты:

- сужение в большинстве случаев просветов сосудов при увеличении их густоты и суммарного удельного объема, укорочение члеников сосудов, что в условиях усиливающейся с высотой транспирации повышает силу сцепления водных нитей со стенками сосудов и устойчивость водопроводящих путей к коллапсу;

- формирование мелкоклеточных и тонкостенных структурных элементов, ослабление механических функций, сокращение поздней зоны годичных колец;

- преобладание рассеяннососудистой древесины, реже (у небольших деревьев или крупных кустарников высокогорий) сочетание таковой с полукольцесосудистой и кольцесосудистой древесиной;

- в древесине небольших деревьев и относительно высоких кустарников сочетание одиночных и сгруппированных сосудов с преобладанием одиночных; у низкорослых и стелющихся кустарников и кустарничков – доминирование сгруппированных сосудов;

- формирование радиальных цепочек сосудов попеременно с одиночными крупнопросветными сосудами;

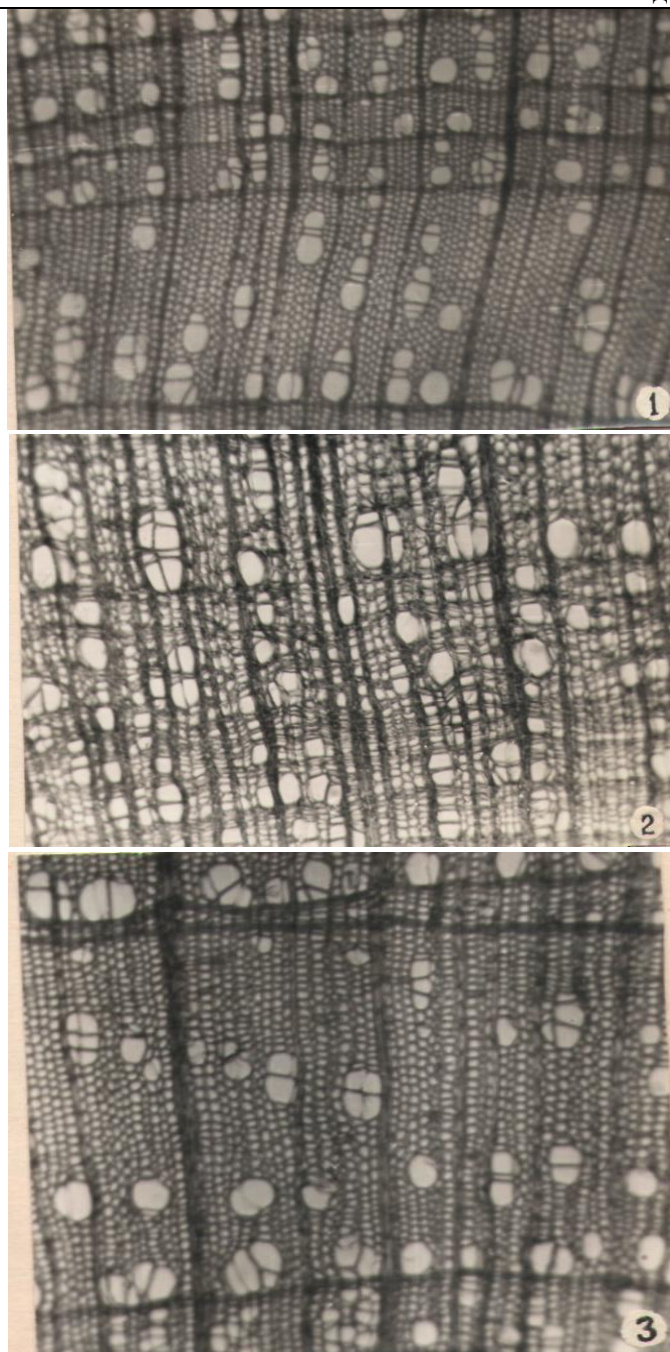


Рис. 1. Поперечный срез древесины березы Литвинова (*Betula litwinowii* Doluch.). 2480 м над уровнем моря: 1-2 – древесина с узкими и очень узкими годичными кольцами. 3 – выпадение годичного кольца.

- сужение диаметра сосудов, сопровождающееся увеличением их густоты на единицу площади, что способствует поддержанию нормального водообмена и предохраняет от разрыва водных нитей в сосудах;

- формирование преимущественно сосудов с угловатыми, реже с округлыми и овальными очертаниями просветов, а с ростом габитуса растения – сосудов с менее угловатыми очертаниями [2, 8, 10];

- присутствие на стенках сосудов одновременно лестничной, точечной и переходной межсосудистой поровости;

- у всех видов апотрахеальной древесинной паренхимы (диффузной или цепочечной), не связанной с сосудами;

- увеличение суммарной густоты и объема запасающей ткани, преимущественно за счет большего участия узких (однорядных) лучей при уменьшении доли более широких лучей, гораздо реже – за счет роста густоты двух-многорядных лучей; изменение слойности и линейных размеров лучевых элементов, ведущей к гетерогенизации лучей.

Увеличение объема лучевой ткани способствует более эффективному запасанию пластических веществ, необходимых для построения структурных элементов, тканей и органов растений, покрытия энергетических затрат на репарационные и другие процессы. Кроме того, насыщенность древесины живыми элементами увеличивает пластичность всего растения, повышая, его потенциальные возможности к вегетативному размножению в условиях, менее благоприятных для семенного возобновления.

С гетерогенизацией лучей связано частичное перераспределение функций клеток лучей: преобладание запасающей функции над проводящей, что имеет важное значение в условиях более интенсивного фотосинтеза, связанного с необходимостью запасания пластических веществ. В условиях, способствующих сужению радиального прироста древесины и диаметра стебля, соответственно сокращаются и радиальные пути транспорта веществ, с чем связано укорочение лучевых клеток, во многих случаях сопровождается увеличением их вертикальных размеров. С появлением в лучах стоячих или относительно более высоких клеток и связано смещение функции лучей.

Увеличение объема лучевой ткани имеет косвенное отношение и к режиму водоснабжения, поскольку вода необходима для метаболических процессов в живых клетках. Этому способствует и увеличение контактов между сосудами и элементами запасающей ткани в связи с гетерогенизацией лучей.

5. Снижение темпа онтогенеза древесины. Направленность онтогенеза древесины у особей одного и того же вида зависит от условий произрастания, однако скорость становления признаков дефинитивной древесины с подъемом в горы замедляется, что подтверждается появлением с подъемом в горы многих количественных и некоторых качественных признаков, характерных для молодой древесины – резкое увеличение доли узких лучей, присутствие слабо или типично гетерогенных лучей (у рябины обыкновенной» березы Литвинова, дуба скального), лестничных перфораций (рябина обыкновенная, дуб скальный), рассеяннососудистость (дуб скальный, ясень обыкновенный), характерных для ювенольной древесины этих видов. Об этом свидетельствует также направленность количественных и качественных преобразований в древесине: изменения, происходящие в ней ростом высоты над уровнем моря, по всем рассмотренным признакам диаметрально противоположны тем, что наблюдаются в стволе дерева в направлении от сердцевины к камбию. Таким образом, древесина рассмотренных видов в верхних поясах гор, более длительное время сохраняет ювенольные признака [6, 9] (рис. 2).

Вследствие замедления онтогенеза селективное влияние среды сказывается, главным образом, на ранних этапах развития растения. При большей уязвимость молодых растений, это способствует сохранению в пессимальных условиях гор наиболее приспособленных особей вида [6, 10].

Влияние высоты местообитания на темпы онтогенеза зависит как от видовых и индивидуальных особенностей растений, так и от уровня, специализации древесины,

6. Важным адаптационным механизмом служат *перестройки в системе корреляций* адекватно складывающимся условиям среды. Обусловлены они с различной интенсивностью обменных процессов у разных видов, особей одного и того же вида и различной напряженностью функций, выполняемых конкретными структурными элементами древесины. Поэтому некоторые отличия в корреляционной системе возможны и в пределах одного местообитания, но более четко они проявляются с изменением экологической обстановки (рис. 3).

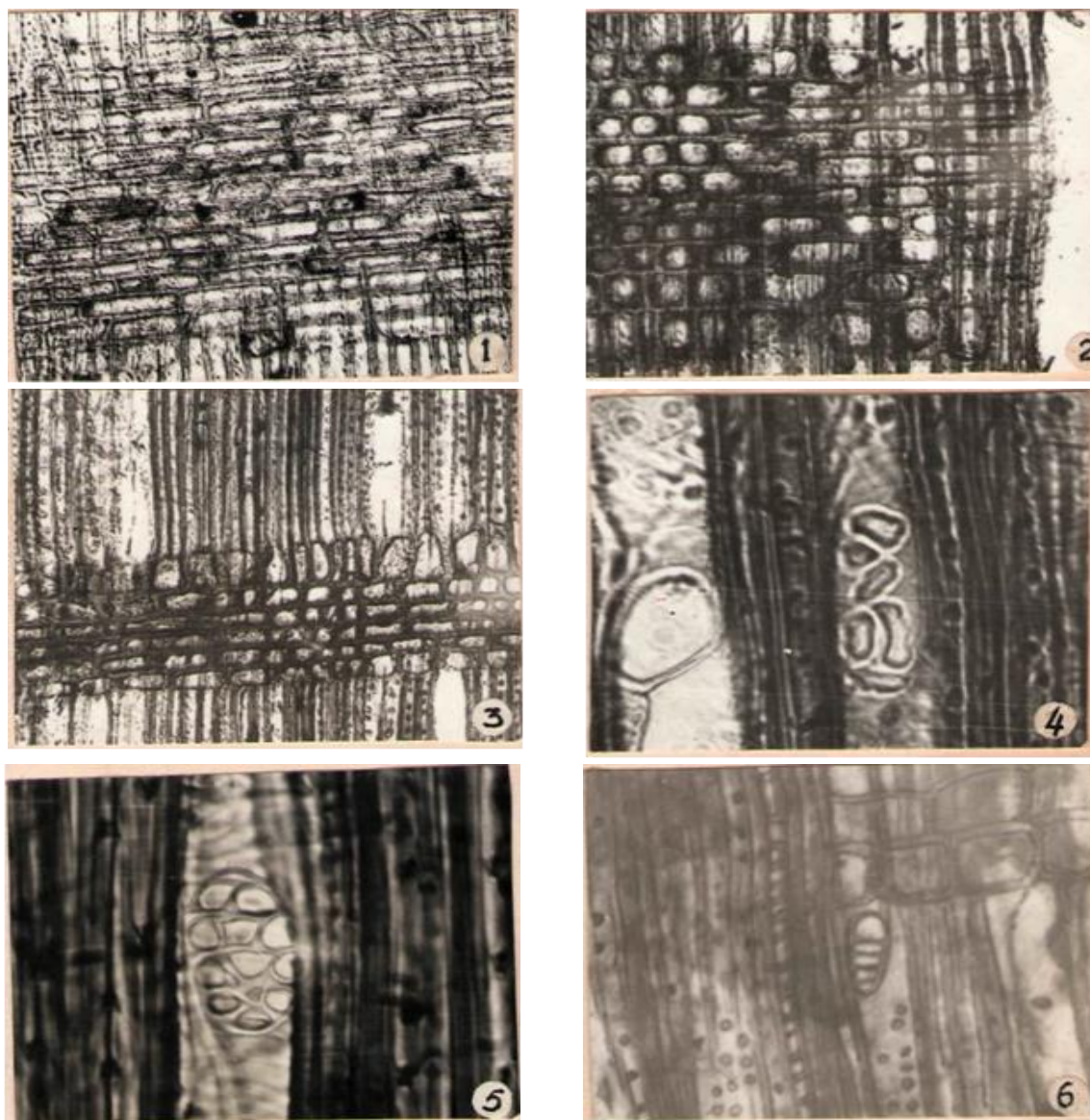


Рис. 2. Радиальный срез древесины ствола рябины обыкновенной (*Sorbus aucuparia* L.). Н = 2480 над ур. м. Верховье р. Шаро-Аргун (Боковой хребет, окрестности перевала Качу), угнетённая форма: 1 – гомогенный луч из лежачих клеток; 2 – слабо гетерогенный луч с лежачими и квадратными клетками; 3 – гетерогенный луч с квадратными и стоячими клетками; 4, 5 – сосуды с простой и сетчатой перфорацией; 6 – сосуд с сетчатой перфорацией.

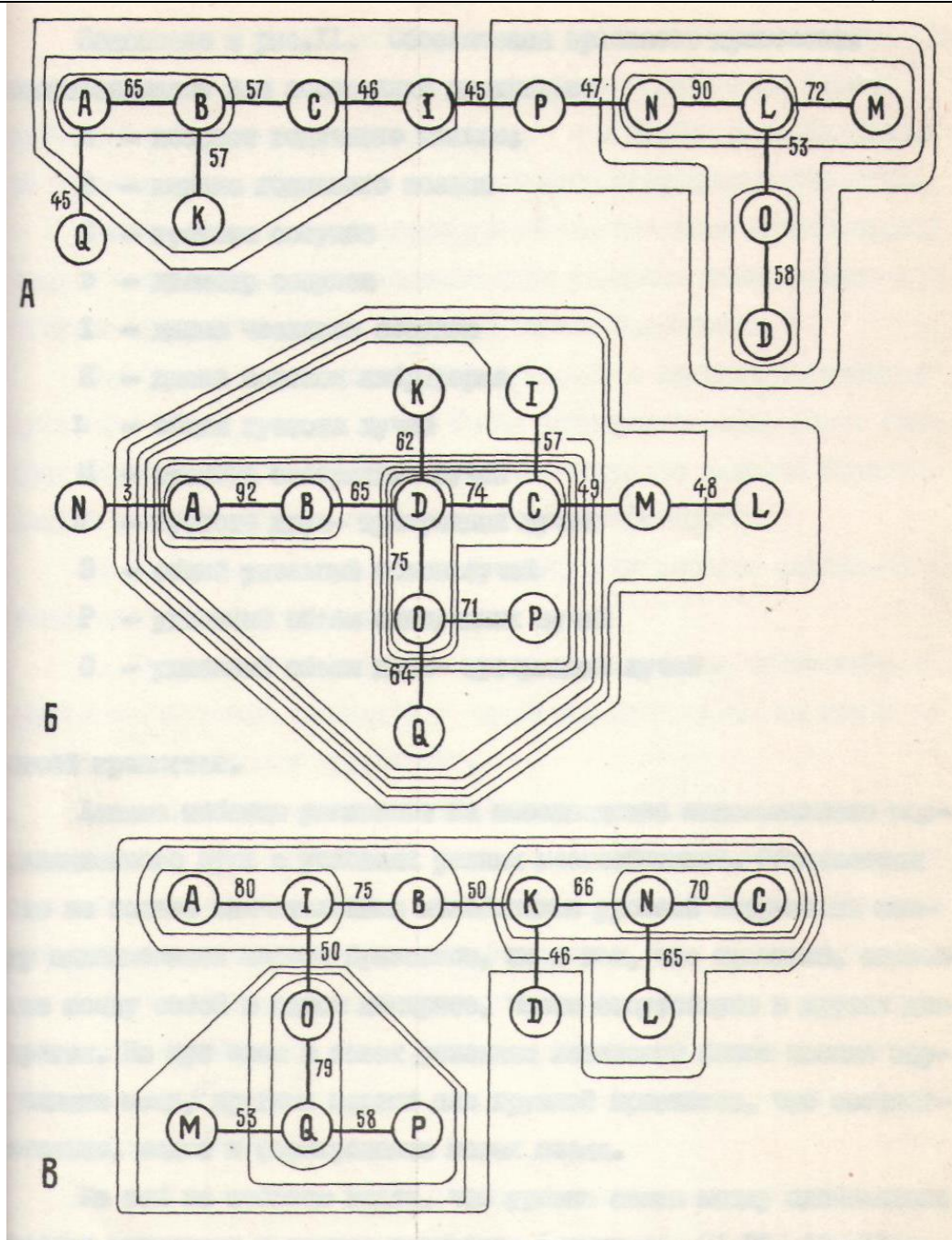


Рис. 3. Максимальный корреляционный путь признаков древесины облепихи крушиновидной (*Hipporphaë rhamnoides* L.) в разных местообитаниях:

- А – степной пояс, долина р. Аргун (окрестности с. Чечен-Аул, 120 м над у.м.);
 Б – ущелье р. Чанты–Аргун, Итумкалинская аридная котловина, 710 м над у.м.;
 В – долина р. Асса, Таргимская аридная котловина, 1100 м над ур. м.

Обозначения признаков древесины в дендритах рисунка 3:

А – возраст годичного кольца; **В** – ширина годичного кольца; **С** – густота сосудов;
Д – диаметр сосудов; **И** – длина члеников сосудов; **К** – длина волокон либриформа; **Л** –
 общая густота лучей; **М** – густота однорядных лучей; **Н** – густота 2-3-рядных лучей; **О** –

общий удельный объём лучей; P – удельный объём однорядных лучей; Q – удельный объём 2-3-рядных лучей.

В силу того, что меняющиеся с высотой факторы среды или их комбинации, избирательно действуют на те или иные физиологические процессы, количественные изменения признаков, связанных с выполнением разных функций, могут протекать независимо друг от друга. В связи с этим при ослаблении (или исчезновении) одних корреляций возможно усиление других, или появление новых связей.

Корреляционная структура неодинакова у представителей разных таксонов. В пределах одного вида она может варьировать в зависимости от условий формирования древесины, отражая степень ее интегрированности в конкретном биотопе. С ухудшением экологической обстановки уровень интегрированности древесин возрастает [6].

7. *Изменения габитуса растений*, переход от высокорослых деревьев и кустарников к низкорослым их формам. Подобная тенденция с подъемом в горы связана с соответствующими изменениями условий среды и является следствием взаимодействия внутренних и внешних факторов. Под влиянием последних возможны сдвиги в метаболических процессах клеток и в функционировании верхушечных и боковых меристем. Внешним проявлением этих перестроек является подавление эффекта апикального доминирования, более интенсивное развитие боковых побегов, переход от моноподиального ветвления к симподиальному, укорочение междоузлий и побегов, сужение годичных колец, сужение темпов роста и развития.

Переход к более низкорослым формам сопровождается к многими структурными преобразованиями в древесине – сужением приростов, увеличением густоты водопроводящих и запасающих элементов, гетерогенизацией лучей, уменьшением размеров клеток, миниатюризацией не только надземных, но и подземных органов и их структур, при сохранении анатомических особенностей (характерной структуры) этих органов [4, 6 10].

Как показали исследования [2, 8, 10, 11], структурные (количественные и качественные) особенности, древесин арктических широт, схожи с теми, что отмечены в экстремальных условиях высокогорий.

В основе всех структурных изменений в древесине, очевидно, лежат наследственные и физиолого-биохимические механизмы, взаимодействие которых с внешней средой и определяет эффект ответных реакций организма в целом или отдельных его признаков, в частности. Протекают они на фоне меняющихся с высотой темпов онтогенеза и габитуса растения.

Адаптивные возможности древесины, как и всего организма, проявляются, прежде всего, в способности варьирования отдельных ее признаков с изменением окружающей среды. Обусловлено это как внутренними факторами (наследственностью, возрастом верхушечных и боковых меристем и растения в целом, особенностями метаболизма на разных стадиях онтогенеза, габитусом растения и т.д.), так и внешними условиями (почвенно-климатическими, фитоценоотическими и др.). В любых местообитаниях приспособительные изменения в древесине происходят в рамках нормы реакции, закрепленной генотипом и специфичной для разных видов и особей. Но в различных условиях произрастания реализуется она в определенном диапазоне адекватно складывающемуся здесь комплексу факторов среды. Качественная и количественная выраженность признаков древесины является результатом детерминированной (генотипом) дифференциации составляющих её элементов под контролем складывающихся условий среды.

Присутствие в экстремальных условиях высокогорий и Арктики у всех видов, независимо от их систематического положения, в водопроводящей ткани признаков разного уровня специализации (гетеробатмия) и высокий уровень паренхиматизации дресины повышает пластичность и приспособительные возможности растений и связано скорее с физиологической необходимостью, чем с эволюционным уровнем таксона [6].

ЛИТЕРАТУРА

1. Арсеньева Т.В., Чавчавадзе Е.С. Эколого-анатомические аспекты изменчивости древесины сосновых из промышленных районов европейского Севера. СПб.: Наука, 2001. 109 с.
2. Лебеденко Л.А. К анатомической характеристике арктической ивы (*Salix arctica* Pall.) // Тр. Ин-та леса СО АН СССР. Т. 3. М.; Л., 1962. С. 135-141.
3. Митропольский А.К. Элементы математической статистики. Л., 1969. 274 с.
4. Таршис Л. Г., Таршис Г. И. Миниатюризация структур у растений как адаптивная стратегия видов в экстремальных условиях среды // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века. Ч. 1 / Матер. Всерос. конф. (Петрозаводск, 22-28 сентября 2008 г.). Петрозаводск, 2008. С. 232-234.
5. Терентьев П. В. Метод корреляционных плеяд // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. биол. 1959. № 9, В. 2. 1959. С. 137-141.
6. Умаров М.У. Пути адаптации водопроводящей ткани древесно-кустарниковых растений к горным местообитаниям / Автореферат дисс. докт. биол. наук. Л., 1992. 31 с.
7. Чавчавадзе Е.С., Брянцева З.Е., Гончарова Е.В., Нехлюдова М.В., Горбачева Г.Н., Коржицкая З.А. Атлас дресин и волокон для бумаги. М.: Ключ, 1992. 336 с.
8. Чавчавадзе Е.С., Сизоненко О.Ю. Адаптация водопроводящей ткани кустарников и кустарничков к условиям Крайнего Севера // Матер. IX совещ. по филогении растений. М., 1996. С. 154-156.
9. Чавчавадзе Е.С., Сизоненко О.Ю. Некоторые аспекты формирования вторичной ксилемы арктических растений // Тез. докл., представленных II (X) съезду Русского ботанического общества (26-29 мая 1998 г., Санкт-Петербург). Т. 1. С-Пб., 1998. 90 с.
10. Чавчавадзе Е.С., Сизоненко О.Ю. Структурные особенности древесины кустарников и кустарничков арктической флоры России / Отв. ред. В.М. Еремин. СПб.: Издательство «Росток», 2002. 272 с.
11. Чавчавадзе Е.С., Умаров М.У. Сизоненко О.Ю. Пути адаптации древесины покрытосеменных растений к условиям высокогорий и высоких широт // Тр. IV Международного симпозиума. Т. I, СПб., 2004. С. 143-145.
12. Шмидт В.М. Математические методы в ботанике. Л.: Изд-во Ленинградского ун-та, 1984. 288 с.
13. Яценко-Хмелевского А.А. Принципы систематики древесины // Тр. Ботан. ин-та АН Арм. ССР, 1948. Т. 5. С. 5-155.
14. Яценко-Хмелевский А.А. Основы и методы анатомического исследования древесины. М. Л.: АН СССР, 1954. 337 с.

15. Carlquist S. Ecological strategies of xylem evolution. Berkley, 1975. 260 p.
16. Carlquist S. Comparative wood anatomy, systematic, ecological and evolutionary aspects of dicotyledon wood. Berlin; Hedenburg; New-York; London; Paris; Tokyo, 1988. 436 p.

REFERENCES

1. Arsenyeva T. V., Chavchavadze E. S. Ecological and anatomical aspects of pine wood variability from industrial areas of the European North. Saint Petersburg: Nauka, 2001, 109 p.
2. Lebedenko, L. A. on the anatomical characteristics of the Arctic willow (*Willow Belaya pelena Arktika*) // Tr. In-TA Lesa SO an SSSR. T. 3. M.; L., 1962. Pp. 135-141.
3. Mitropolsky, A. K. Elements of mathematical statistics. L., 1969. 274 p.
4. Tarshis L. G., Tarshis G. I. Miniaturization of structures in plants as an adaptive strategy of species in extreme environmental conditions // Fundamental and applied problems of botany at the beginning of the XXI century. Part 1 / Mater. Vseros. Conf. (Petrozavodsk, September 22-28, 2008). Petrozavodsk, 2008. Pp. 232-234.
5. Terentyev P. V. Method of correlation Pleiades // Vestn. Leningr. UN-TA. Ser. Biol. 1959. no. 9, V. 2. 1959. Pp. 137-141.
6. Umarov M. U. Ways of adaptation of the water-carrying tissue of wood-shrub plants to mountain habitats / abstract of Diss. doctor. Biol. nauk. L., 1992. 31 p.
7. Chavchavadze E. S., Bryantseva Z. E., Goncharova E. V. nekhudova M. V., 5. Gorbacheva G. N., Korzhitskaya Z. A. Atlas dreesin and fibers for paper. Moscow: Klyuch, 1992. 336 p.
8. Chavchavadze E. S., Sizonenko O. Yu. Adaptation of the water supply fabric of shrubs and shrubs to the conditions of the Far North // Mater. IX). in the phylogeny of plants. M., 1996. Pp. 154-156.
9. Chavchavadze E. S., Sizonenko O. Yu. Some aspects of formation of secondary xylem Arctic plants // proc. Dokl., Botanical presented second (X) Congress of Russian society (26-29 мая 1998 G., Saint-Petersburg). Vol. 1. S-Pb., 1998. 90 p.
10. Chavchavadze E. S., Sizonenko O. Yu. Structural features of wood of shrubs and shrubs of the Arctic flora of Russia / Ed. V. M. Eremin. SPb.: publishing house "Rostok", 2002. 272 p.
11. Chavchavadze E. S., Umarov M. U. Sizonenko O. Yu. Ways of adaptation of angiosperm wood to the conditions of highlands and high latitudes // Tr. IV International Symposium. T. I, St. Petersburg., 2004. 14. Pp. 143-145.
12. Schmidt V. M. Mathematical methods in botany. L.: Leningradsky Univ., 1984, 288 p.
13. Yatsenko-Khmelevsky A. A. Principles of wood systematics // Tr. Botan. in-TA an Arm. SSR, 1948. Vol. 5. Pp. 5-155.
14. Yatsenko-Khmelevsky A. A. Fundamentals and methods of anatomical study of wood. M. L.: USSR Academy of Sciences, 1954. 337 p.
15. Carlquist S. Ecological strategies of xylem evolution. Berkley, 1975. 260 p.
16. Carlquist S. Comparative wood anatomy, systematic, ecological and evolutionary aspects of dicotyledon wood. Berlin; Hedenburg; New-York; London; Paris; Tokyo, 1988. 436 p.