

На правах рукописи



**ОМАРОВА ПАРИЗАТ КУРБАНАЛИЕВНА**

**РАСПРОСТРАНЕНИЕ, СОСТОЯНИЕ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ И НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ  
СОХРАНЕНИЯ *TAXUS VASSATA* L. В ДАГЕСТАНЕ**

1.5.9. Ботаника

**АВТОРЕФЕРАТ**

диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Махачкала - 2022

Работа выполнена в Горном ботаническом саду – обособленном подразделении Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Дагестанский федеральный исследовательский центр Российской академии наук».

Научный руководитель **Асадулаев Загирбег Магомедович**,  
доктор биологических наук, профессор,  
руководитель Горного ботанического сада –  
обособленного подразделения Федерального  
государственного бюджетного учреждения науки  
«Дагестанский федеральный исследовательский центр  
Российской академии наук».

Официальные оппоненты: **Литвинская Светлана Анатольевна**,  
доктор биологических наук, профессор, чл.-корр. РАЕН и  
РЭА, заведующая кафедрой геоэкологии и  
природопользования, Федеральное государственное  
бюджетное образовательное учреждение высшего  
образования «Кубанский государственный университет»;

**Туниев Борис Сакоевич**,  
доктор биологических наук, заместитель директора по  
научно-исследовательской работе, Федеральное  
государственное бюджетное учреждение «Сочинский  
национальный парк».

Ведущая организация: Ботанический сад Федерального государственного  
автономного образовательного учреждения высшего  
образования «Южный федеральный университет».

Защита диссертации состоится «25» ноября 2022 г. в 10-00 часов на  
заседании диссертационного совета 24.1.199.01 (Д 900.011.01) при Федеральном  
государственном бюджетном учреждении науки «Ордена Трудового Красного  
Знамени Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН» по  
адресу: 298648, Российская Федерация, Республика Крым, г. Ялта, пгт Никита,  
спуск Никитский, 52; e-mail: dissovet.nbs@yandex.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте ФГБУН «НБС-  
ННЦ» по адресу: 298648, Российская Федерация, Республика Крым, г. Ялта, пгт.  
Никита, спуск Никитский, 52, адрес сайта: <http://obr.nbgnsr.ru>

Автореферат разослан «\_\_» \_\_\_\_\_ 2022 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета,  
кандидат биологических наук

Корженевская Юлия Владиславовна

## ВВЕДЕНИЕ

**Актуальность исследований.** Тис ягодный (*Taxus baccata* L.) – двудомное древесное растение, занесенное в Красные книги большинства кавказских республик РФ. По критериям МСОП *T. baccata* L. отнесен к категории «Вызывающий наименьшие опасения» – LC, по адаптированным к региональным условиям критериям в Красной книге Дагестана (2020), вид оценен как «Уязвимый» – VU.

На сегодняшний день имеется ряд работ, посвященных изучению распространения и современного состояния популяций *T. baccata* L. на Кавказе. В частности, в Кабардино-Балкарии эти вопросы изучены И.А. Ругузовым (1966), в Осетии – А.Б. Базаевым (2006), в Ставрополье В.В. Слепых, в работах О.Н. Резчиковой, опубликованных с 2004 по 2017 гг. приведены современные данные о распространении, численности, возобновлении и состоянии ценопопуляций этого вида в Кавказском заповеднике. В Крыму информацию о местах произрастания тиса приводятся в работах Т. Д. Водопьяновой, Г.Е. Гришанкова (1967), Я.В. Захаржевского (1966). В указанных выше работах анализируется также зависимость состояния *T. baccata* L. от отдельных факторов окружающей среды, выделены соэкологически значимые районы произрастания, оценен его восстановительный потенциал.

Во многих работах, посвященных изучению *T. baccata* L., встречаются сведения об уменьшении численности его популяций в местах естественного произрастания. Одни считают, что численность тиса снижается по причине древности и неприспособленности самого рода к изменившимся внешним условиям (Згуровская, 1984), другие это связывают с антропогенным воздействием (Соснин, 1938; Деревья и кустарники, 1949; Ткаченко, 1955; Махатадзе, 1960; Муравьева и др., 1978; Литвинская и др., 1983; Алтухов, Литвинская, 1989) или с низкой естественной семенной возобновляемостью (Соколов, 1929; Лазук, 1957; 1960; Ругузов, 1966; Колаковский, 1980; Артамонов, 1989; Придня, 2005; Базаев, 2006; Резчикова, 2017). Однозначно, что дальнейшее изучение этой проблемы позволит расширить наши представления о путях сохранения популяций и существующего ареала этого вида.

В Дагестане изучением *T. baccata* L. занимался П.Л. Львов и др. (1956; 1959; 1964; 1966; 1984), где ими были выявлены некоторые места его произрастания. Несмотря на опубликованные работы, вопросы, касающиеся общего ареала, численности, состояния ценопопуляций, биологии, экологии и интродукционного потенциала *T. baccata* L. в Дагестане оставались не изученными.

В последнее время общепризнанным является мнение о первостепенной важности изучения флоры сообществ с участием редких видов для проработки вопросов сохранения последних *in situ* и выявления интродукционного потенциала для сохранения *ex situ*. Такие сведения, как по

дагестанским, так и по другим популяциям *T. baccata* L. в литературе нами не обнаружены. Далеко не полностью изучены адаптивные морфологические и анатомические особенности вегетативных и генеративных органов *T. baccata* L., не оценена их изменчивость, в связи с проявлением гетерогенности и полиморфизма вдоль различных градиентов среды (Мамаев, 1972; Магомедмирзаев, 1973; 1974; Мамаев, 1974; Магомедмирзаев, 1975; Санников, 1976; Санников, Петрова, 2003).

На основе обозначенных выше проблем, выявление локальных популяций в пределах территории Дагестана, изучение их структуры, биологических и анатомических особенностей растений и интродукционного потенциала, для создания искусственных и сохранения природных популяций *T. baccata* L. является актуальным.

**Степень разработанности темы.** Сокращение биологического разнообразия растений занимает особое место среди основных проблем современности, в связи с чем, возникла острая необходимость выявления, сохранения и воспроизводства редких и исчезающих видов.

При этом, исследование состояния популяций этих видов растений является одной из важнейших мер, обеспечивающих возможность их сохранения в условиях меняющейся окружающей среды. Особенно важно детальное изучение флоры и растительности на региональном уровне.

В Дагестане изучением редких видов занимаются в ФГБУН ДФИЦ РАН ГорБС. Сотрудники Горного ботанического сада исследуют такие виды, как: *Celtis caucasica* Willd.; *Salsola daghestanica* Turcz. (Магомедова Б.М, 2016; 2019); *Juniperus polycarpus* C. Koch. (Садыкова, 2016; 2019); *Clematis vitalba* (Исмаилов, 2016); *Crataegus caucasica* C. Koch., (Залибеков, 2016); *Calophaca wolgarica* (L. fil.) Fisch. ex DC. (Магомедова, 2017); *Atraphaxis daghestanica* Lovelius. (Магомедова, 2015); *Nitraria schoberi* L. (Гаджиатаев, 2014); *Astragalus karakugensis* Bunge. (Маллалиев, 2016); *Jasminum fruticans* L. (Омарова, 2015); *Smilax excelsa* L. (Алиев, 2015).

Основные работы по изучению *Taxus baccata* L. посвящены анализу распространения, общего состояния и восстановительного потенциала его популяций (Львов, 1956; 1959; 1964; 1966; 1984; Ругузов, 1966; Базаев, 2006; Слепых, 2004; Резчикова, 2004-2017 гг., Водопьянова, Гришанкова, 1967, Захаржевский, 1966); оценке влияния температуры на рост и развитие женских и мужских деревьев по дендрохронологическим данным (Iszkuło, 2011; Cedro, 2015 Katsavou, 2012); изучению анатомического строения различных органов (Rao и Malaviya, 1963; 1964 а, б; 1965, R. Florin, 1931, 1933, 1951, Marco, 1939). В последние годы интерес к тису возрос еще благодаря наличию в нем таксола – природного дитерпеноида сложной структуры, являющегося основой группы противоопухолевых препаратов (Антонюк, Шилова, 2002).

**Цель работы** – оценить современное состояние дагестанских ценопопуляций *Taxus baccata* L., на основе комплексного исследования состава и структуры сообществ с участием вида, изменчивость признаков

генеративных и вегетативных органов, для сохранения данного вида в регионе.

#### **Задачи исследований:**

1. выявление и уточнение мест и условий произрастания *T. baccata* L. в Дагестане и оценка состояния его ценопопуляций;
2. исследование флоры фитоценозов с участием *T. baccata* L., оценка их природоохранной значимости и демулационных особенностей при восстановлении после антропогенных или природных разрушений;
3. изучение изменчивости признаков генеративных органов *T. baccata* L. в природных ценопопуляциях в связи с их пространственной изолированностью в Предгорном и Внутреннегорном Дагестане;
4. анализ репродуктивных особенностей в природе и при интродукции и некоторые вопросы реставрации природных ценопопуляций *T. baccata* L.

**Методология и методы исследования.** Основные методологические подходы, лежащие в основе исследования, базируются на обзоре российских и зарубежных научных трудов в области биологии, экологии, анатомии, современных и классических методов оценки исходного материала. Постановка проблемы, определение цели и задач выполнены с учетом многолетнего опыта популяционных исследований Лаборатории интродукции и генетических ресурсов Горного ботанического сада. Для решения поставленной цели и вытекающих из нее задач применен системный подход в соответствии с классическими и современными методиками. В работе использованы материалы научных публикаций и экспериментальные данные, полученные автором лично в ходе многолетних исследований. Статистическая обработка экспериментальных данных и анализ полученных результатов выполнены общепринятыми методами.

**Научная новизна полученных результатов.** В результате изучения в условиях Дагестана произведен анализ мест произрастания ценопопуляций *T. baccata* L., выявлена их возрастная структура, установлены пределы внутри- и межпопуляционной изменчивости количественных признаков генеративных органов вдоль высотного градиента. В зависимости от условий мест произрастания определены особенности семенного размножения и регенерации кроны при механических повреждениях, выявлены фенотипические отличия между внутреннегорной и предгорными популяциями.

Выявлен возраст и возрастное состояние деревьев в ценопопуляциях, показано, что с высотой над уровнем моря (максимальная высота произрастания 1532 м) средний возраст особей снижается. Установлено, что в анатомической структуре хвои *T. baccata* L. с годами происходят количественные адаптивные изменения, которые имеют у разных групп признаков разную направленность. В предгорной ценопопуляции обнаружена зависимость изменения толщины годичных колец от температуры воздуха и отсутствие такой зависимости от количества осадков.

Впервые представлены результаты анализа начального этапа постпирогенных флористических изменений в буковом лесу Предгорного

Дагестана, выявлены вторично-пионерные виды с учетом пожароустойчивости деревьев.

Для реставрации популяции двудомных древесных растений, занесенных в Красные книги, при значительном снижении численности женских растений успешно применен, метод прививки черенков от женских растений на молодые мужские растения.

**Теоретическая и практическая значимость работы.** Результаты исследования позволили выработать теоретические и практические рекомендации по сохранению генофонда и реставрации природных популяций *T. baccata* L. *in situ*, разработать технологию создания интродукционных насаждений ресурсного значения *ex situ* в условиях Цудахарской и Гунибской экспериментальных баз Горного ботанического сада. Новые данные по природным популяциям использованы при издании Красной книги РД в 2020 году.

Методические аспекты изучения структуры популяций и генеративных органов *T. baccata* L. могут быть использованы в работах по исследованию популяций других древесных растений. Результаты по флористическому анализу включены в лекционный курс «Растительный покров Дагестана» для студентов биологического факультета ДГУ.

#### **Основные положения, выносимые на защиту:**

1. Дизъюнктивность ареала *T. baccata* L. в Дагестане является следствием ограниченности территорий, соответствующих экологическому оптимуму вида, низкой семенной продуктивности растений в природе и относительной молодости его ценопопуляций (максимальный возраст деревьев 500 лет).

2. Внутрипопуляционная и межпопуляционная дифференциация дагестанских ценопопуляций *T. baccata* L. на основе показателей ариллуса и семян является следствием адаптации к условиям их произрастания, что подтверждено и наибольшей (86,7%) самоидентичностью Внутригорной популяции.

3. Высокие показатели репарации вегетативных органов на основе регенерации является биологической основой долговечности растений, реставрации популяций в природных условиях и успешности интродукции.

**Личный вклад соискателя.** Совместно с научным руководителем выбраны тема, объект и методы исследования. Лично автором выполнен обзор научной литературы, проведены полевые и лабораторные исследования, собранный материал обобщен и сформулированы выводы. Результаты исследований интерпретированы и опубликованы соискателем самостоятельно и в соавторстве.

**Степень достоверности.** Достоверность результатов, полученных в ходе выполнения диссертации, подтверждается достаточным объемом экспериментальных данных, проанализированных и обобщенных с использованием статистических методов (дисперсионный, кластерный, корреляционный и регрессионный анализы) при интерпретации полученных

результатов, выводами и рекомендациями, а также публикациями, отражающими основные результаты диссертационной работы.

**Апробация работы.** Исследования выполнены в Лаборатории интродукции и генетических ресурсов древесных растений Горного ботанического сада ДФИЦ РАН с 2010 по 2020 гг. Основные положения и материалы диссертационной работы были представлены в виде ежегодных отчетов на заседаниях Ученого совета ГорБС с 2011 по 2018 гг. Результаты исследований доложены на международных и всероссийских конференциях: «Всероссийская конференция, посвященная 80- и 90-летию профессора А.Г. Юсуфова» (Махачкала, 2010, 2021 гг.); XIII и XIV Съездах Русского ботанического общества (Тольятти, 2013 г., Махачкала, 2018 г.) Международной ботанической конференции молодых ученых (Санкт-Петербург, 2018).

**Публикации.** Всего по теме диссертации опубликовано 17 работ, в том числе 7 статей в изданиях, рекомендованных ВАК РФ. Получен патент на изобретение: RU 2516347 (2014 г.)

**Структура и объем диссертации.** Диссертация изложена на 176 страницах. Состоит из введения, 6 глав, выводов, списка использованной литературы из 329 источников, в том числе 44 на иностранных языках. Содержит 45 таблиц, 46 рисунков, 8 приложений.

**Благодарности.** Автор выражает искреннюю благодарность за всестороннюю помощь, ценные советы и поддержку при выполнении работы, ценные замечания и обоснованную критику научному руководителю д.б.н., профессору З.М. Асадулаеву, за помощь в определении гербарного материала к.б.н. Х.У. Алиеву, к.б.н. Р.А. Муртазалиеву, к.б.н. З.И. Абдурахмановой, за помощь в статистической обработке материалов к.б.н. Д.М. Анатову, за помощь в работе по анатомии к. б. н. З.Р. Рамазановой. Автор глубоко признателен всем сотрудникам ГорБС, принимавшим участие в совместных экспедициях и оказавшим помощь при сборе материала.

## **ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ**

### **ГЛАВА 1 ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА *TAXUS BACCATA* L.**

Представлен анализ литературных источников по систематическому положению, эколого-биологической характеристике, распространению, истории изучения и причинам редкости представителей рода *Taxus* и вида *T. baccata* L.

### **ГЛАВА 2 ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ, МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ**

#### **2.1 Физико-географические условия мест произрастания**

##### ***T. baccata* L. в Дагестане**

Приводятся сведения о географическом положении, рельефе, климате, водных ресурсах, почвенном покрове, флоре и растительности четырех физико-географических районов Дагестана.

## 2.2 Объекты и методы исследований

Объектами исследования послужили природные популяции *T. baccata* L., произрастающие в Предгорном и Внутреннегорном Дагестане (рисунок 1).

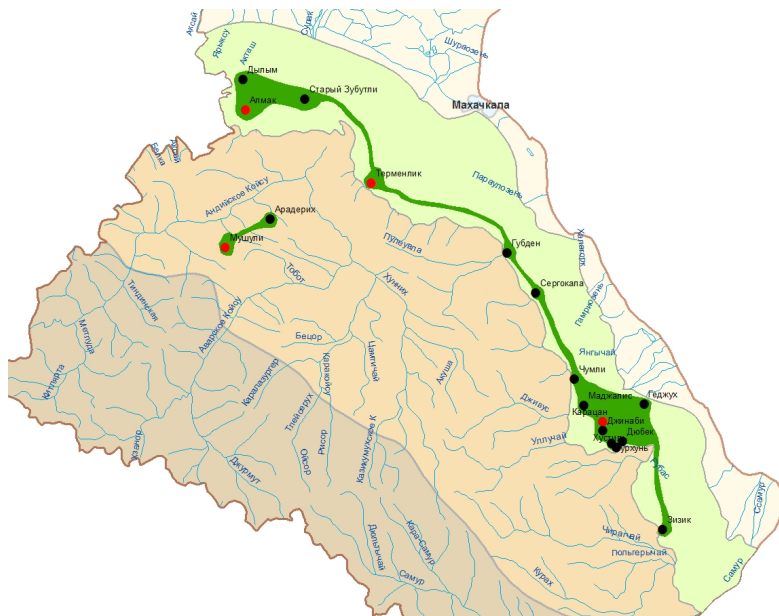


Рисунок 1 – Географическое распространение *Taxus baccata* L. в Дагестане  
Примечание: красным цветом отмечены районы популяционных исследований

**Методы исследования.** Изменчивость морфологических признаков генеративных органов изучена в трех предгорных (буйнакская, казбековская, кайтагская) и одной внутреннегорной (хунзахская) ценопопуляциях. При этом с каждой особи в начале октября отбирали по 30 ариллусов, у которых учитывались следующие количественные признаки: длина, ширина, масса и диаметр воронки ариллуса, ширина, длина и масса семени. Весовые признаки измеряли на электронных весах «Ohaus» с точностью до 1 мг; размерные - до 0,1 мм.

Изучение ценопопуляций и сообществ с участием *T. baccata* L. проведено по общепринятым геоботаническим методам с закладкой пробных площадей (ПП) и трансект (Рысин и др., 1988; Андреева и др., 2002). Флористический состав установлен с применением собранного гербарного материала по «Конспекту флоры Кавказа» (2003, 2006, 2008). Анализ жизненных форм проведен по системе Раункиера (Воронов, 1973).

Анатомическое строение листьев изучено по признакам: а) толщина листа и пучка на поперечном срезе; б) размеры кутикулы, клеток и тканей верхней и нижней и эпидермы, палисадной и губчатой ткани, колленхимы, паренхимной обкладки, трансфузионной ткани, ксилемы, флоэмы, альбуминовых клеток (мкм). Микропрепараты фотографировали с помощью оптического микроскопа и видеоокуляра.

Возраст деревьев определяли по кернам, полученным с помощью бурава «Haglof». Всего в четырех ценопопуляциях учтено 374 особи.

Возрастное состояние оценивали по биометрическим параметрам и жизненному состоянию деревьев по пятибалльной шкале, с использованием периодизации индивидуального развития Т. А. Работнова (1950). Дендрохронологический анализ проведен на основе параметров, полученных по кернам (Шиятов и др., 2000). Влияние климата на динамику годичных приростов оценено с использованием данных за период 1953–2010 гг. с Буйнакской метеостанции.

Интродукционные работы проведены на основе вегетативного и семенного размножения на экспериментальных базах ГорБС. Всего использовано более 4 тыс. черенков и свыше 1000 семян *T. baccata* L. Микроклональное размножение проведено по общепринятым методам (Северов, 1957; Калинин, 1980; Бутенко, 1990, Марковский, 2007). Одревесневшие черенки укореняли по общепринятой методике (Марковский, 2007) с культивированием в субстрате, состоящем из смеси песка и почвы. Часть черенков обрабатывали 0,02 % раствором ИУК в течение 16 часов и порошком «Корневин».

Природоохранный статус сообществ с участием тиса ягодного оценен на основе критериев, разработанных в Институте биологии Уфимского научного центра РАН (Мартыненко и др., 2015).

Статистическая и графическая обработка экспериментальных данных проведена с помощью пакета программы «Microsoft Excel» и «Statistica».

## **ГЛАВА 3 АНАЛИЗ ФЛОРЫ СООБЩЕСТВ С УЧАСТИЕМ *TAXUS BACCATA* L.**

### **3.1 Таксономический анализ**

В изученных лесах с участием тиса произрастает 203 вида высших растений, относящихся к 68 семействам, 139 родам. Во внутригорных лесах – 94 вида, относящихся к 67 родам и к 42 семействам, а в предгорных лесах – 129 видов, относящихся 99 родам и 55 семействам.

По числу видов лидируют семейства *Asteraceae* и *Rosaceae*, включающие в предгорной части по 11 видов, во внутреннегорной части по 7 видов. Семейство *Roaceae* включает 7 и 6 видов соответственно (таблица 1). Общими для двух изолированных территорий лесов являются всего 20 видов, что составляет 9,9 %. Значение  $K_j$  (Коэффициент Жакарра) составило 0,09, что указывает на значительные различия состава флор в связи с особенностями условий местообитаний и историй формирования.

Флора лесов Дагестана с участием тиса ягодного, в основном, соответствует закономерностям, присущим для флоры бореальных лесов.

Таблица 1 – Объединенный спектр ведущих семейств флоры лесов с *Taxus baccata* L. в Предгорном (П) и Внутреннегорном (В) Дагестане

| Место во флоре                                         | Семейство       | Число родов |    | Число видов |    | % от общего числа видов |      |
|--------------------------------------------------------|-----------------|-------------|----|-------------|----|-------------------------|------|
|                                                        |                 | П           | В  | П           | В  | П                       | В    |
| 1                                                      | Asteraceae      | 10          | 7  | 11          | 7  | 8,5                     | 7,4  |
| 2                                                      | Rosaceae        | 9           | 5  | 11          | 7  | 8,5                     | 7,4  |
| 3                                                      | Poaceae         | 6           | 5  | 7           | 6  | 5,4                     | 6,4  |
| 4                                                      | Fabaceae        | 4           | 2  | 6           | 4  | 4,6                     | 4,3  |
| 5                                                      | Lamiaceae       | 4           | 3  | 5           | 3  | 3,9                     | 3,2  |
| 6                                                      | Orchidaceae     | 4           | -  | 5           | -  | 3,9                     | -    |
| 7                                                      | Ranunculaceae   | -           | 3  | -           | 6  | -                       | 6,4  |
| 8                                                      | Violaceae       | 1           | -  | 5           | -  | 3,9                     | -    |
| 9                                                      | Brassicaceae    | 3           | -  | 4           | -  | 3,1                     | -    |
| 10                                                     | Cyperaceae      | 1           | -  | 4           | -  | 3,1                     | -    |
| 11                                                     | Apiaceae        | 3           | 3  | 3           | 4  | 2,3                     | 4,3  |
| 12                                                     | Rubiaceae       | -           | 1  | -           | 5  | -                       | 5,3  |
| 13                                                     | Orchidaceae     | -           | 3  | -           | 4  | -                       | 4,3  |
| 14                                                     | Dryopteridaceae | -           | 2  | -           | 2  | -                       | 2,1  |
| 15                                                     | Ericaceae       | -           | 2  | -           | 2  | -                       | 2,1  |
| Всего в ведущих семействах                             |                 | 45          | 36 | 61          | 50 | 47,2                    | 53,2 |
| Доля общих таксонов во флорах                          |                 | 18          |    | 20          |    | 12,9                    | 9,9  |
| Коэффициент общности флор, $K_j$<br>(по Жаккару, 1901) |                 |             |    |             |    | 0,09                    |      |

### 3.2 Биоморфологический анализ

Анализ биоморф (таблица 2), свидетельствует о преобладании гемикриптофитов (36,5 %) и криптофитов (33,5 %).

Таблица 2– Спектр жизненных форм растений лесов Дагестан с участием *Taxus baccata* L. (по Раункиеру).

| Физико-географические подрайоны и районы | Ph    |      | Ch    |     | Hk    |      | Kr    |      | Th    |      |
|------------------------------------------|-------|------|-------|-----|-------|------|-------|------|-------|------|
|                                          | всего | %    | всего | %   | всего | %    | Всего | %    | всего | %    |
| Северо-западный                          | 24    | 32,4 | 0     | 0   | 21    | 28,3 | 25    | 33,8 | 4     | 5,4  |
| Центральный                              | 16    | 27,9 | 0     | 0   | 18    | 31,0 | 18    | 31,0 | 6     | 10,3 |
| Юго-восточный                            | 27    | 42,9 | 0     | 0   | 13    | 20,6 | 22    | 34,9 | 1     | 1,6  |
| Предгорный                               | 37    | 28,7 | 0     | 0   | 40    | 31   | 44    | 34,1 | 8     | 6,2  |
| Внутреннегорный                          | 15    | 16   | 3     | 3,2 | 43    | 45,7 | 28    | 29,8 | 5     | 5,3  |
| Общий                                    | 47    | 23,2 | 3     | 1,5 | 74    | 36,5 | 68    | 33,5 | 11    | 5,4  |

Примечание: Ph – фанерофиты, Ch – хамефиты, Hk – гемикриптофиты, Kr – криптофиты, Tr – терофиты.

Группа фанерофитов представлена 47 видами, большая доля из которых принадлежит мезофанерофитам (23,2 %). Терофиты составляют 5,4 %. Самой малочисленной является группа хамефитов (1,5 %). Спектр биоморф изученных лесов имеет высокое сходство с таковым всей флоры Дагестана.

### 3.3 Географический анализ

Географический анализ показал, что в формировании флоры лесов Дагестана с участием *T. baccata* L. принимают участие 12 географических элементов (таблица 3). В целом изученная флора имеет ярко выраженную бореальную основу (61,1%), в которой основное место занимают палеарктические (52 вида), европейские (49 вида) и голарктические (23 вида) геоэлементы, подчеркивающие связь с европейской лесной флорой. Значительное количество кавказских видов (20) указывает на относительную самобытность и древность широколиственных лесов Дагестана с участием тиса ягодного.

Таблица 3 – Географический анализ лесов Дагестана с участием *Taxus baccata* L. (по А.А. Гроссгейму, 1936)

| Класс                             | Число видов по районам исследования |      |      |               |      |       |
|-----------------------------------|-------------------------------------|------|------|---------------|------|-------|
|                                   | Ю-В                                 | Ц    | С-З  | П<br>(объед.) | В    | Общее |
| Малоаз.-средиземноморский древний | 4                                   | 2    | 5    | 5             | 2    | 6     |
| Колхидский                        | 1                                   | 2    | 2    | 2             | 2    | 4     |
| Гирканский                        | 4                                   | 1    | 5    | 7             | -    | 7     |
| <b>Всего, %</b>                   | 14,3                                | 8,6  | 16,2 | 10,9          | 4,3  | 8,4   |
| Голарктический                    | 5                                   | 3    | 6    | 9             | 19   | 23    |
| Палеарктический                   | 10                                  | 19   | 10   | 35            | 22   | 52    |
| Европейский                       | 30                                  | 17   | 29   | 30            | 19   | 49    |
| <b>Всего, %</b>                   | 71,4                                | 67,2 | 60,8 | 57,4          | 6,4  | 61,1  |
| Панноийский                       |                                     |      | 2    | 2             |      | 2     |
| Понтический                       | 1                                   | 1    | 2    | 2             | 1    | 3     |
| <b>Всего, %</b>                   | 1,6                                 | 1,7  | 5,4  | 3,1           | 1,1  | 2,5   |
| Средиземноморский                 | 4                                   | 3    | 5    | 8             | 3    | 11    |
| Переднеазиатский                  | 4                                   | 3    | 5    | 6             | 15   | 20    |
| Центральноазиат. горный           |                                     | 1    | 1    | 1             | 1    | 1     |
| <b>Всего, %</b>                   | 12,7                                | 12,1 | 14,9 | 11,6          | 20,2 | 15,8  |
| Кавказский                        | 7                                   | 4    | 4    | 12            | 15   | 20    |
| <b>Всего, %</b>                   | 11,1                                | 6,9  | 5,4  | 9,3           | 15,9 | 9,9   |
| Неустановленный                   | 0                                   | 0    | 0    | 0             | 1    | 1     |
| <b>Всего, %</b>                   | 0                                   | 0    | 0    | 0             | 1,1  | 0,5   |

Примечание: Ю-В – Юго-восточный, Ц – Центральный, С-З – Северо-западный, П – Предгорный (объединенный), В – Внутреннегорный

### 3.4 Природоохранная значимость сообществ с участием *T. baccata* L.

При оценке природоохранной значимости сообществ с *T. baccata* L. выявлено 9 видов растений, занесенных в Красную книгу РД (2020) и 7 видов занесенных в Красную книгу РФ (2008) (таблица 4).

Таблица 4 – Оценка природоохранной значимости сообществ с участием *Taxus baccata* L.

| № | Популяции / сообщество                                      | Критерии |   |   |   |   |   |   |   |     |    |    |         |
|---|-------------------------------------------------------------|----------|---|---|---|---|---|---|---|-----|----|----|---------|
|   |                                                             | F        | B | S | N | D | V | C | P | n   | r  | э  | кр. кн. |
| 1 | Хунзахская/ <i>Pinetum kochianae oxalidoso-hylocomiosum</i> | 9        | 3 | 4 | 3 | 0 | 2 | 3 | 4 | 164 | 21 | 28 | 5       |
| 2 | Буйнакская/ <i>Fagetum carpinoso-varioherbosum</i>          | 3        | 3 | 4 | 1 | 4 | 2 | 2 | 4 | 58  | 9  | 2  | 1       |
| 3 | Казбековская/ <i>Fagetum carpinoso-varioherbosum</i>        | 9        | 3 | 4 | 3 | 0 | 2 | 3 | 4 | 57  | 15 | 4  | 6       |
| 4 | Кайтагская/ <i>Fagetum carpinoso-varioherbosum</i>          | 6        | 3 | 4 | 3 | 0 | 2 | 2 | 4 | 37  | 12 | 1  | 2       |
| 5 | Табасаранская/ <i>Fagetum ilexoso-varioherbosum</i>         | 9        | 3 | 4 | 3 | 0 | 2 | 3 | 4 | 30  | 10 | 1  | 3       |

Высокую ценность как объекты охраны (С3) по общему количеству баллов в сумме по всем критериям имеют три ассоциации: *Pinetum kochianae oxalidoso-hylocomiosum*, *Fagetum carpinoso-varioherbosum*, *Fagetum ilexoso varioherbosum*. В целом вопросы охраны растительных сообществ с участием *T. baccata* L. в Дагестане остаются нерешенными. Особую фитосоциологическую ценность представляет сообщество *Fagetum ilexoso varioherbosum*, которое имеет единственное место произрастания в Дагестане.

### 3.5 Послепожарная демутация буково-тисового леса в Предгорном Дагестане

Всего за годы наблюдений (2011–2020) на участке сгоревшего леса с участием тиса выявлено 58 видов цветковых растений, принадлежащих к 46 родам и 32 семействам. При этом появление в составе древостоя видов *Populus tremula* L., *Ulmus glabra* Huds, *Fraxinus excelsior* L., *Acer campestre* L. предполагает существенное изменение сукцессионного тренда и формирование сообщества с доминированием *P. tremula*. С учетом продолжительности жизни деревьев, указанных выше видов полное восстановление после пожара буково-тисового леса возможно примерно через 200 лет.

## Глава 4 АНАЛИЗ СТРУКТУРЫ ДАГЕСТАНСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ *TAXUS BACCATA* L.

### 4.1 Оценка возрастного состава ценопопуляций

В разделе показано, что основу всех изученных дагестанских популяций *T. baccata* L. составляют особи молодого генеративного ( $g_2$ ) состояния. Данная возрастная группа соответствуют деревьям с календарным возрастом от 100 до 200 лет (таблица 5). Наиболее многочисленная группа  $g_1$  возрастного состояния (95.8%) имеется во внутренигорной хунзахской популяции; их календарный возраст менее 100 лет. Особей группы  $g_2$  здесь

мало (4.2%), а особей  $g_3$  (старше 200 лет) вовсе отсутствуют, что указывает на молодость популяции (максимальный возраст деревьев 108 лет).

Таблица 5 – Количество деревьев разных возрастных групп (в %) в дагестанских популяциях *Taxus baccata* L.

| Возрастные группы            | Популяции  |      |            |      |              |      |            |      |
|------------------------------|------------|------|------------|------|--------------|------|------------|------|
|                              | кайтагская |      | буйнакская |      | казбековская |      | хунзахская |      |
|                              | a          | b    | a          | b    | a            | b    | a          | b    |
| До 100 лет, ( $g_1$ )        | 45,2       | 16,7 | 63,4       | 32,8 | 67,6         | 31,1 | 95,8       | 31   |
| От 100 до 200 лет, ( $g_2$ ) | 30,9       | 57,1 | 27,3       | 45,4 | 25,7         | 35,1 | 4,2        | 25,3 |
| Старше 200 лет, ( $g_3$ )    | 23,8       | 16,7 | 9,3        | 1,6  | 6,8          | 14,9 | 0          | 5,6  |
| Диапазон возраста, min-max   | 22–328     |      | 2–419      |      | 6–509        |      | 14–108     |      |

Примечание: а – число особей по возрасту деревьев, b – число особей по возрастным состояниям.

Абсолютный возраст деревьев тиса в Дагестане колеблется от 2 до 500 лет. Разброс этот незначительный, если учесть известную продолжительность жизни деревьев тиса до 4000 лет.

Относительная молодость хунзахской популяции означает более позднее проникновение растений *T. baccata* L. из Низменного в Предгорный и во Внутреннегорный Дагестан, а в последующем тис может проникнуть и в некоторые части Высокогорного Дагестана.

#### 4.2 Анализ возрастных особенностей методами дендрохронологии

Обнаружена зависимость изменения толщины годовых колец ксилемы деревьев тиса от температуры воздуха за период с 1953 по 2010 годы и отсутствие такой зависимости от количества осадков (рисунок 2, таблица 6).

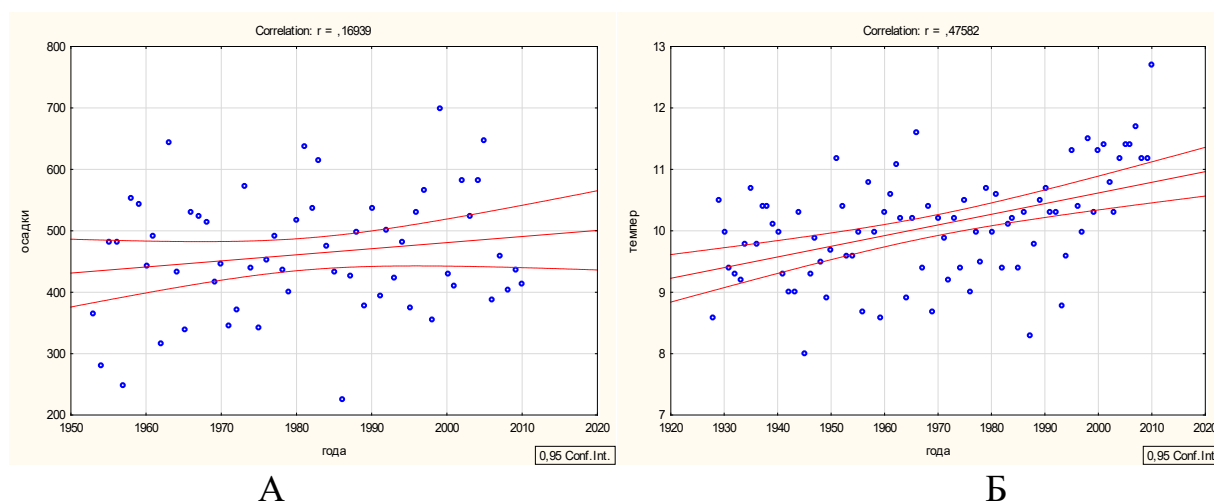


Рисунок 2 – Линейный тренд изменения количества осадков (А) и температуры (Б) за период с 1953 по 2010 гг. в условиях Центрального Предгорного Дагестана (данные по г. Буйнакск).

Отсутствие связи годовых приростов с осадками объясняется тем, что изученная популяция произрастает на северном макросклоне Гимринского хребта, где годовое количество осадков (более 600 мм) является достаточным для произрастания здесь влаголюбивых широколиственных деревьев.

Таблица 6 – Зависимость ( $r$ ) толщины годовых колец *Taxus baccata* L. от температуры воздуха и атмосферных осадков за период с 1953 по 2010 гг.

| Показатели климата | Месяцы |       |       |        |      |       |        |       |       |       |       |      |
|--------------------|--------|-------|-------|--------|------|-------|--------|-------|-------|-------|-------|------|
|                    | I      | II    | III   | IV     | V    | VI    | VII    | VIII  | IX    | X     | XI    | XII  |
| Температура, °C    | 0,17   | 0,32* | 0,47* | - 0,07 | 0,07 | 0,28* | 0,34*  | 0,48* | 0,40* | 0,39* | 0,34* | 0,25 |
| Осадки, мм         | 0,25   | -0,02 | 0,24  | 0,21   | 0,02 | -0,03 | -0,29* | 0,06  | 0,07  | 0,06  | -0,01 | 0,04 |

Кроме того, тис ягодный предпочитает тенистые места с избыточным почвенным увлажнением, и с учетом пролонгированного влияния почвенных условий осадки здесь рост его деревьев не лимитируют.

Более высокая зависимость прироста от среднемесячной температуры воздуха выявлена в марте, августе и сентябре, в апреле такая связь отсутствует, что, видимо, связано с расходом энергопластических веществ на развитие генеративных органов.

#### 4.3 Возрастные анатомические особенности строения хвои *T. baccata* L.

Показано, что с возрастом у листьев тиса элементы внутренней анатомической структуры претерпевают изменения. На пятом году жизни общие показатели поперечного среза и проводящего пучка хвои существенно увеличиваются, особенно за счет размеров губчатой ткани, колленхимы, нижней эпидермы, паренхимной обкладки и флоэмы (таблица 7; рисунок 3;4). Размеры ксилемы, трахеид и альбуминовых клеток, наоборот, уменьшаются, что может быть связано со снижением интенсивности водоснабжения и разрушением клеток в связи с процессами старения.



Рисунок 3 – Поперечный срез хвои

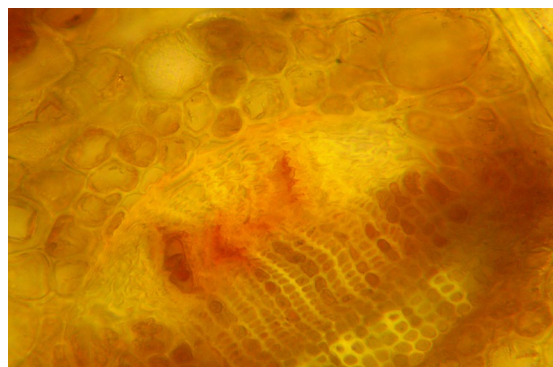


Рисунок 4 – Проводящий пучок хвои

Таблица 7 – Возрастные анатомические изменения признаков тканей хвой *Taxus baccata* L.

| Ткани                | Возраст                         |       |                                 |       |
|----------------------|---------------------------------|-------|---------------------------------|-------|
|                      | 1 год                           |       | 5 лет                           |       |
|                      | $\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$ , мкм | CV, % | $\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$ , мкм | CV, % |
| Общая толщина хвой   | 566,8±25,92                     | 7,9   | 652,3±20,77***                  | 5,5   |
| Проводящий пучок     | 103,2±2,40                      | 4,0   | 145,6±7,63***                   | 9,1   |
| Колленхима           | 27,4±1,49                       | 29,8  | 36,8±1,28***                    | 19,1  |
| Ксилема              | 75,1±3,14                       | 22,9  | 65,1±2,43                       | 20,5  |
| Верхняя эпидерма     | 15,9 ±0,59                      | 20,4  | 15,1±0,62                       | 22,5  |
| Паренхимная обкладка | 43,7±2,46                       | 30,8  | 56,1±2,49***                    | 24,3  |
| Палисадная ткань     | 85,6±3,80                       | 24,3  | 93,8±4,23                       | 24,7  |
| Флоэма               | 9,1±0,71                        | 42,8  | 37,0±1,73***                    | 25,6  |
| Нижняя кутикула      | 10,5±0,53                       | 27,9  | 9,4±0,46                        | 26,7  |
| Губчатая ткань       | 177,5±10,86                     | 33,5  | 257,5±15,05***                  | 32,0  |
| Верхняя кутикула     | 9,4±0,39                        | 22,7  | 9,5±0,56                        | 32,1  |
| Нижняя эпидерма      | 13,7±0,49                       | 19,6  | 16,5±0,97**                     | 32,2  |
| Трансфузионная ткань | 43,8±2,07                       | 25,9  | 41,3±2,63                       | 34,9  |

Отмеченные выше изменения являются признаками раннего старения хвойнок, в связи с сокращением продолжительности их жизни от 10 возможных до 5 лет. Таким образом, мы считаем, что места произрастания тиса ягодного в Дагестане, находящиеся на границе его ареала не являются для него оптимальными.

## ГЛАВА 5 ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРИЗНАКОВ ГЕНЕРАТИВНЫХ ОРГАНОВ ПОПУЛЯЦИЙ *TAXUS BACCATA* L.

В данной главе представлены итоги изучения изменчивости морфологических признаков генеративных органов женских растений в трех наиболее крупных ценопопуляциях (буйнакской, казбековской и кайтагской) Предгорного Дагестана, а также между двумя изолированными (предгорная и внутреннегорная) ценопопуляциями *T. baccata* L.

### 5.1 Внутрипопуляционная изменчивость признаков ариллуса

В дагестанских ценопопуляциях тиса с увеличением возраста деревьев изменчивость весовых признаков ариллуса и семян возрастает. Такая картина объясняется усилением при этом конкуренции между структурными элементами кроны деревьев разной иерархии за ресурсы и неравномерным поступлением и накоплением запасных питательных веществ в генеративных органах.

## 5.2 Межпопуляционная изменчивость признаков ариллуса

По итогам дисперсионного анализа между популяциями и деревьями внутри популяций по признакам ариллуса доказано наличие существенных различий (таблица 8).

Таблица 8 – Межпопуляционная изменчивость количественных признаков ариллуса *Taxus baccata* L.

| Популяции (выс. над ур. м.) | Длина ариллуса, мм | Ширина ариллуса, мм | Масса ариллуса, мг | Диаметр воронки, мм | Ширина семени (узкая), мм | Длина семени, мм | Масса семени, мг |
|-----------------------------|--------------------|---------------------|--------------------|---------------------|---------------------------|------------------|------------------|
| Кайтагская (800 м)          | 7,7±0,09           | 8,1±0,07            | 403,8±7,16         | 5,0±0,05            | 4,2±0,02                  | 5,8±0,03         | 77,2±0,59        |
|                             | 13,8               | 10,0                | 21,7               | 12,2                | 4,4                       | 6,8              | 9,4              |
| Буйнакская (977 м)          | 8,0±0,13           | 7,9±0,07            | 460,1±8,35         | 5,9±0,07            | 4,3±0,02                  | 5,9±0,04         | 81,0±1,13        |
|                             | 19,9               | 10,4                | 22,2               | 13,8                | 6,3                       | 7,3              | 17,0             |
| Казбековская (1044 м)       | 7,4±0,08           | 8,0±0,06            | 373,4±8,04         | 4,8±0,03            | 3,9±0,03                  | 5,3±0,04         | 65,0±0,81        |
|                             | 13,2               | 9,1                 | 26,4               | 8,9                 | 7,9                       | 8,6              | 15,3             |
| Хунзахская (1532 м)         | 6,5±0,04           | 7,8±0,05            | 399,6±5,48         | 5,4±0,03            | 4,4±0,02                  | 6,0±0,03         | 89,3±1,00        |
|                             | 6,9                | 7,6                 | 16,8               | 7,1                 | 4,8                       | 6,2              | 13,7             |
| Общее (CV,%)                | 16,8               | 9,4                 | 23,2               | 13,7                | 7,3                       | 8,4              | 18,1             |
| F между популяциями         | 61,9***            | 4,8**               | 26,5***            | 109,8***            | 111,4***                  | 86,9***          | 143,9***         |
| F между деревьями           | 12,5***            | 14,5***             | 11,8***            | 6,0***              | 8,3***                    | 26,8***          | 22,9***          |

Примечание: Число учетных деревьев – 5, число ариллус – 30,  $\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$  – верхняя строка показателей популяций, CV, % – нижняя строка показателей популяций, F – критерий Фишера.

Результаты дискриминантного анализа выявили наибольшее разграничение популяций по диаметру воронки и длине ариллуса, признак «ширина семени широкой части» оказался малоинформативным (таблица 9).

Таблица 9 – Итоги дискриминантного анализа показателей признаков ариллуса объединенной выборки *Taxus baccata* L.

| Признаки                      | F-критерий |
|-------------------------------|------------|
| Диаметр воронки               | 54,6***    |
| Длина ариллуса                | 44,8***    |
| Ширина семени (узкой части)   | 19,0***    |
| Ширина ариллуса               | 18,1***    |
| Масса семени                  | 17,0***    |
| Масса ариллуса                | 11,7***    |
| Длина семени                  | 10,0***    |
| Ширина семени (широкая часть) | 2,9*       |

Матрица классификаций выявила широкий спектр разброса показателей признаков и не дала 100% классификации ни для одной популяции (таблица 10). Суммарная точность классификации составила 71,5%. Наибольшей степенью самоидентичности отличается хунзахская

популяция (86,7%), наименьшей буйнакская (58,0%), что подтверждает сделанное нами выше заключение о наличии определенных генетически закрепленных отличий между внутрнегорной и предгорными популяциями.

Таблица 10 – Классификационная матрица показателей признаков ариллуса популяций *Taxus baccata* L. по результатам дискриминантного анализа

| Популяции    | Точность классификации, % | Кайтагская | Буйнакская | Казбековская | Хунзахская |
|--------------|---------------------------|------------|------------|--------------|------------|
| Кайтагская   | 70,7                      | 106        | 19         | 20           | 5          |
| Буйнакская   | 58,0                      | 37         | 87         | 2            | 24         |
| Казбековская | 70,7                      | 41         | 1          | 106          | 1          |
| Хунзахская   | 86,7                      | 12         | 6          | 2            | 130        |
| Общее        | 71,5                      | 197        | 113        | 130          | 160        |

Расположение показателей признаков в пространстве двух канонических корней по итогам дискриминантного анализа также подтверждает отмеченную выше близость или удаленность популяций (рисунок 5).

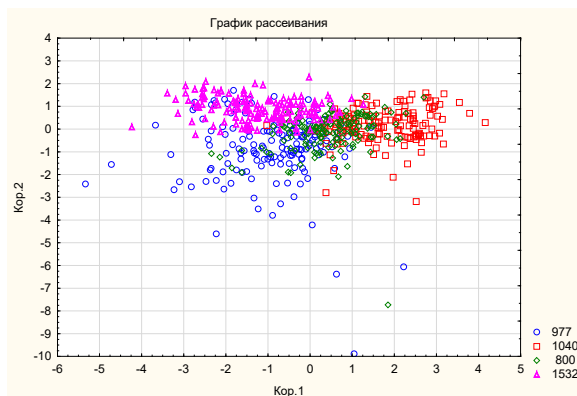


Рисунок 5 – Рассеивание объектов в пространстве двух канонических корней.

Расположение объектов вдоль первой оси мы связываем с особенностями климатических и почвенных условий мест произрастания популяций. Разброс показателей вдоль второй оси отражает внутрипопуляционные различия между деревьями, в том числе по возрастным и иным показателям.

## ГЛАВА 6 РЕГЕНЕРАТИВНЫЕ И РЕПРОДУКТИВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ РАСТЕНИЙ *T. ВАССАТА* L. В ПРИРОДЕ И ПРИ ИНТРОДУКЦИИ

### 6.1 Особенности вегетативного и семенного размножения при интродукции

При вегетативном размножении *T. baccata* L. корнеобразовательная способность стеблевых черенков невысокая (1,7–20,3%). Обработка черенков ауксинсодержащими регуляторами роста на их укореняемость не повлияла (таблица 11). Лучший результат получен в варианте без обработки у черенков

из буйнакской популяции (20.3 %). У черенков хунзахской и казбековской популяций укореняемость ниже — 12.7 и 4.5 % соответственно.

Таблица 11 – Укореняемость одревесневших черенков *Taxus baccata* L. из разных популяций (2010 г.)

| Популяция    | С предобработкой (Г)       |                           | Без обработки              |                           |
|--------------|----------------------------|---------------------------|----------------------------|---------------------------|
|              | Черенковано в 2010 г., шт. | Выживаемость к 2012 г., % | Черенковано в 2010 г., шт. | Выживаемость к 2012 г., % |
| Казбековская | 678                        | 5                         | 639                        | 4,5                       |
| Буйнакская   | 869                        | 3,7                       | 851                        | 20,3                      |
| Кайтагская   | 593                        | 1,7                       | 543                        | 1,7                       |
| Хунзахская   | 291                        | 2,1                       | 537                        | 12,7                      |
| Итого        | 2431                       | 3,4                       | 2570                       | 10,9                      |

Примечание: Г – гетероауксин.

При микроклональном размножении предпочтение следует отдавать варианту с предобработкой эксплантов ИМК и БАП, где отмечены более высокие показатели выживаемости и каллусогенеза (таблица 12).

Экспланты побегов тиса характеризовались наличием пазушных почек. Однако в указанных вариантах их рост не отмечен, что свидетельствует о необходимости выяснения условий для их индукции, хотя и ранее у хвойных в условиях *in vitro* была отмечена низкая укореняемость черенков и медленное пробуждение к росту пазушных почек (Юсуфов, 1982).

Таблица 12 – Каллусогенез (1) и выживаемость (2) узловых эксплантов *Taxus baccata* L. без обработки регуляторами роста (А), предобработка БАП (Б), ИМК (В)

| Варианты обработки побегов | Варианты культивирования | Показатели |    |                       |
|----------------------------|--------------------------|------------|----|-----------------------|
|                            |                          | 1          | 2  |                       |
|                            |                          | %          | %  | Балл корнеобразования |
| А                          | 1                        | 100        | 0  | 0                     |
|                            | 2                        | 100        | 50 | 3±0.8                 |
|                            | 3                        | 100        | 0  | 0                     |
|                            | 4                        | 100        | 70 | 3±0.3                 |
|                            | 5                        | 100        | 70 | 3±0.3                 |
| Б                          | 1                        | 100        | 10 | 1±0.3                 |
|                            | 2                        | 100        | 50 | 2±0.3                 |
|                            | 3                        | 100        | 0  | 0                     |
|                            | 4                        | 100        | 80 | 3±0.2                 |
|                            | 5                        | 100        | 0  | 0                     |
| В                          | 1                        | 100        | 0  | 0                     |
|                            | 2                        | 100        | 30 | 3±0.7                 |
|                            | 3                        | 100        | 0  | 0                     |
|                            | 4                        | 100        | 60 | 3±0.2                 |
|                            | 5                        | 100        | 20 | 2±0.3                 |

В целом, экспланты тиса ягодного показали ограниченные возможности к росту и морфогенезу при хорошей выживаемости, поэтому их микроклональное размножение нуждается в разработке более детальной технологии.

При семенном размножении также получены низкие результаты. При этом лучшие показатели были в варианте – весенний посев без обработки (рисунок 6).

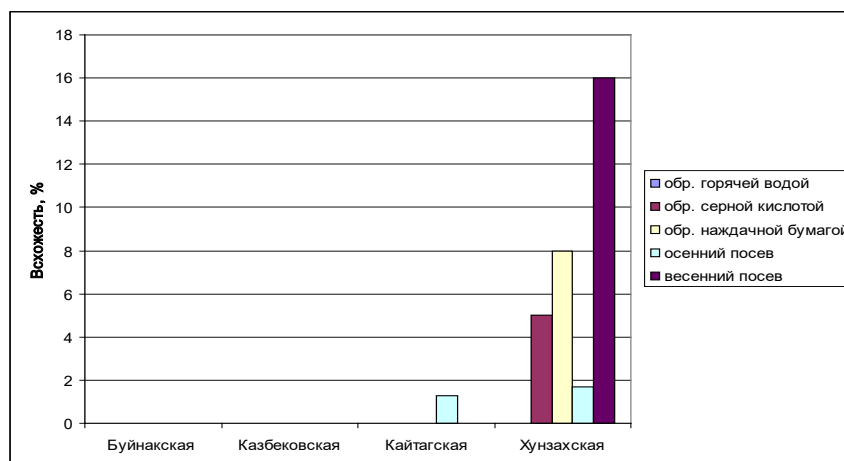


Рисунок 6 – Показатели прорастания семян *Taxus baccata* L. с различными обработками

## 6.2 Способ восстановления численности природных ценопопуляций

С целью увеличения численности природных популяций *T. baccata* L. проведена перепрививка мужских растений черенками женских растений. Лучшие результаты приживаемости получены по методам «в расщеп» и «за кору» (таблица 13).

Таблица 13 – Результаты различных способов прививки деревьев *Taxus baccata* L. в природных условиях

| Мероприятия           | Дата проведения | Способы прививки |         |         |         |
|-----------------------|-----------------|------------------|---------|---------|---------|
|                       |                 | ПК, шт.          | ВР, шт. | ЗК, шт. | ВП, шт. |
| Прививка              | 19.04.2011 г.   | 15               | 10      | 14      | 12      |
| Учет приживаемости, % | 11.10.2011 г.   | 80               | 100     | 100     | 50      |

Примечание: ПК – простая копулировка; ВР – в расщеп; ЗК – за кору; ВП – в приклад. шт. количество прививок

В целом полученные результаты позволяют заключить, что данный подход может быть успешно применен для реставрации природных популяций не только *T. baccata* L., но и других двудомных древесных растений, занесенных в Красные книги (Получен патент).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Основные природные массивы *T. baccata* L. в Дагестане (примерно 113 га) сосредоточены в предгорной части, где они встречаются

изолированно в широколиственные лесах, произрастающих в глубоких ущельях северных склонов. Всего выявлено 11 популяций, где численность взрослых деревьев составляет около 2000. Крупная популяция численностью более 7000 тыс. особей произрастает изолированно во Внутреннегорном Дагестане на площади 30 га.

2. В лесах Дагестана с участием *T. baccata* L. всего выявлено 203 вида высших растений, из них в предгорных широколиственных лесах – 129, во внутреннегорных сосновых лесах – 94 вида. Изученная флора представлена главным образом геоэлементами бореального типа (61,1%), значительный вклад вносят также средиземноморские и переднеазиатские элементы; спектр жизненных форм представляет следующий убывающий ряд: гемикриптофиты (36,5 %), криптофиты (33,5 %), фанерофиты (23,2 %), терофиты (5,4 %) и хамефиты (1,5 %). Сходство флор внутреннегорных и предгорных лесов низкое ( $K_j=0,09$ ), что связано с изолированностью территорий.

3. Всего на послепожарном участке леса в местности «Терменлик» выявлено 58 видов высших растений, относящихся к 46 родам и 32 семействам, из которых только шесть видов (*Galium odoratum* L., *Chelidonium majus* L., *Euonymus europaeus* L., *Rubus caucasicus* Focke., *Carpinus betulus* L., *Acer platanoides* L.) имеют высокое постоянство. В составе послепожарного древостоя обнаружены ранее здесь не встречавшиеся виды *Populus tremula* L., *Ulmus glabra* Huds., *Fraxinus excelsior* L., *Acer campestre* L. с ускоренным ростом, что предполагает существенное изменение сукцессионного тренда и формирование сообщества с новым доминантом (*P. tremula* L.).

4. Максимальный возраст деревьев *T. baccata* L. в условиях Дагестана составляет 500 лет. С учетом большой продолжительности жизни деревьев тиса ягодного (до 4000 лет) дагестанские ценопопуляции являются относительно молодыми с преобладанием деревьев зрелой генеративной группы ( $g_2$ ). Внутреннегорная ценопопуляция, расположенная на высоте 1532 м является самой молодой с максимальным возрастом деревьев до 108 лет.

5. С возрастом в структуре хвои *T. baccata* L. происходят количественные адаптивные морфолого-анатомические изменения, которые имеют у разных групп признаков различную направленность в зависимости от последовательности и скорости дифференциации анатомических структур и их функциональной значимости на каждом этапе развития листа. Сокращение продолжительности жизни хвоинок от 10 возможных до 5 лет являются показателями их преждевременного старения, что связано с произрастанием тиса ягодного в Дагестане на границе его ареала, где условия не являются для него оптимальными.

6. По признакам генеративных органов дагестанские популяции *T. baccata* L. имеют значительную гетерогенность. Во внутривидовые различия наибольший вклад вносят масса ариллуса и диаметр воронки (буйнакская популяция), ширина семени, длина семени и масса семени (казбековская, хунзахская и кайтагская популяции), влияние остальных признаков незначительное и неоднозначное. С увеличением возраста

деревьев изменчивость весовых признаков ариллуса и семян возрастает. Объясняется это усилением конкуренции между структурными элементами кроны деревьев разной иерархии за ресурсы и неравномерным поступлением элементов минерального питания в генеративные органы.

7. Межпопуляционные различия выражены сильнее по признакам семян, но наибольший вклад вносит признак «диаметр воронки». Значительные абсолютные показатели последнего признака в буйнакской популяции связаны с вытянутой формой, а в хунзахской (внутреннегорной) популяции, наоборот, с уплощенной формой ариллуса.

Наибольшей самоидентичностью отличается внутреннегорная популяция (86,7%), наименьшей – буйнакская (58,0%). Стабильность показателей массы семян, относительно крупные их размеры и более приплюснутая форма ариллуса хунзахской популяции свидетельствуют о наличии определенных генетических различий между внутреннегорной и предгорными популяциями.

8. В условиях Горного Дагестана у семян *T. baccata* L. выявлена низкая всхожесть. При весеннем посеве нескарифицированных семян всхожесть оказалась более высокой у семян хунзахской популяции и составила 16%, скарификация семян серной кислотой снизила всхожесть семян этой же популяции до 5%. При вегетативном размножении корнеобразовательная способность черенков тиса невысокая (1.7–20.3%). При обработке черенков ауксинсодержащими регуляторами роста их укореняемость не повысилась.

9. При перепрививке мужских растений черенками женских растений с целью увеличения численности природных популяций тиса лучшие результаты приживаемости получены по методам «в расщеп» и «за кору». В целом данный подход может быть успешно применен для реставрации природных популяций двудомных древесных растений, занесенных в Красные книги.

## **РЕКОМЕНДАЦИИ ПО СОХРАНЕНИЮ РЕДКОГО ВИДА**

Тис как реликтовая форма имеет огромное значение для решения многих вопросов ботанической географии и происхождения растительности в Дагестане и прилегающих его территорий.

Все это вызывает необходимость охраны тиса в Дагестане путем организации заповедников или ботанических заказников в местах его произрастания. Полное запрещение рубок и выпаса скота. Рекомендуются проведение мониторинга численности подроста и возобновления тиса ягодного во всех популяциях. В целях сохранения уникального вида, необходимо придание территории произрастания тиса ягодного статуса ООПТ республиканского значения.

## **Основные публикации по теме диссертации**

### **Статьи в рецензируемых научных изданиях, рекомендуемых ВАК РФ:**

1. Омарова, П.К. Тис ягодный (*Taxus baccata* L.) в широколиственных лесах Предгорного Дагестана / П.К. Омарова, З.М. Асадулаев // Самарский

научный центр Российской академии наук, 2012. – Т. 14. - №1(8). – С 1998-2001.

2. Магомедалиева, В. К. Сравнительная характеристика выживаемости черенков и эксплантов побега тиса ягодного *in vitro* / В. К. Магомедалиева, **П.К. Омарова** // Вестник Дагестанского государственного университета, 2013. – Вып. 6. – С 120-125.

3. Омарова, П.К. Изменчивость шишкоягод *Taxus baccata* L в буйнакской популяции Предгорного Дагестана / П.К. Омарова, З.М. Асадулаев, Х.У. Алиев // Вестник Дагестанского государственного университета, 2013. – Вып 6. – С. 155-161.

4. Омарова, П.К. Изменчивость признаков шишкоягод *Taxus baccata* в популяциях Дагестана / П.К. Омарова, З.М. Асадулаев // Политематический сетевой электронный научный журнал Кубанского государственного аграрного университета (Научный журнал КубГАУ) [Электронный ресурс]. – Краснодар: КубГАУ, 2015. – №08(112). – С. 440-456.

5. Асадулаев, З.М. Возрастные анатомические особенности хвои *Taxus baccata* L. / З.М. Асадулаев, **П.К. Омарова**, З.Р. Рамазанова // Журнал Известия Смоленского Государственного университета, 2015. – С. 55-62.

6. Рамазанова, З.Р. Адаптивные морфолого-анатомические особенности листьев тиса ягодного в условиях предгорного Дагестана / З.Р. Рамазанова, З.М. Асадулаев, **П.К. Омарова** // Известия Дагестанского государственного педагогического университета. Естественные и точные науки. 2016. Т. 10. № 2. С. 56-63.

7. Омарова, П.К. Постпирогенная динамика растительности буково-тисового леса Предгорного Дагестана / П.К. Омарова, З.М. Асадулаев // Лесоведение. – Москва: ISSN: 0024-1148 Лесоведение, 2016. – № 3. – С. 209 – 215. импакт-фактор – 0,880. AGRIS, Chemical Abstracts, Scopus, Springer, WoS.

**Публикации в иных рецензируемых научных изданиях и материалах научных конференций:**

8. Омарова П.К., Асадулаев З.М., Алиев Х.У. Структура и состояние популяций *Taxus baccata* L. в Предгорном Дагестане // Материалы Всероссийской конференции, посвященной 80-летию профессора Абдулмалика Гасамутдиновича Юсуфова. Махачкала: ИПЦ ДГУ. 2010. С. 200-203

9. Омарова П.К., Асадулаев З.М. Некоторые подходы к увеличению численности природных популяций *Taxus baccata* L. // Современная ботаника в России. Труды XIII Съезда Русского ботанического общества и конференции «Научные основы охраны и рационального использования растительного покрова Волжского бассейна» (Тольятти 16–22 сентября 2013). Т. 3. Тольятти: Кассандра, 2013. С 6–8.

10. Омарова П.К. Изменчивость признаков шишкоягод *Taxus baccata* L. во Внутреннегорном Дагестане // Ботанический Вестник Северного Кавказа ФГБУН Горный ботанический сад ДНЦ РАН. 2018. № 1. С. 20–25.

11. Асадулаев З.М., Возрастные и климатические основы изменчивости годовичных колец *Taxus baccata* в Предгорном Дагестане / З.М. Асадулаев, **П.К. Омарова**, З.Р. Рамазанова // Лесотехнический журнал. – Воронеж: ISSN: 2222-7962 Лесотехнический журнал. 2018. №2. С. 22-36. DOI: 10.12737/article\_5b24060a7008c9.836265108.

12. Омарова, П.К. Возрастная внутрипопуляционная изменчивость генеративных органов *Taxus baccata* в Предгорном Дагестане / П.К. Омарова // Успехи современного естествознания, 2018. – №11. – С. 129-135. <http://www.natural-sciences.ru/ru/article/view?id=36916>. DOI: 10.17513/use.36916.

13. Омарова П. К. Результаты размножений *Taxus baccata* L. в Дагестане // Ботанический вестник Северного Кавказа. 2019. № 4.

14. Омарова П.К. Оценка возрастного состава популяций *Taxus baccata* в Дагестане / П.К. Омарова // Труды XIV съезда Русского ботанического общества и конференции Ботаника в современном мире. – Махачкала. 2018. Т.1. С. 293–296.

15. Омарова П.К. Изменчивость признаков шишкостоя у деревьев *Taxus baccata* L. разных возрастов в казбековской популяции Предгорного Дагестана / П.К. Омарова // Материалы IV (XII) Международной ботанической конференции молодых ученых в Санкт-Петербурге. – Санкт-Петербург. 2018. С.45–46. (Тезис).

16. Омарова, П.К. Таксономический анализ сообществ с участием *Taxus baccata* L. / П.К. Омарова // Научное обозрение. Биологические науки, 2019. – № 4 – С. 61-67.

17. Омарова, П.К. Биоморфологическая характеристика лесных сообществ с участием краснокнижного вида *Taxus baccata* L. / П.К. Омарова // Успехи современного естествознания. – Москва, 2021. – № 12 (часть 1). – С. 44-48. DOI: 10.17513/use.37734.

**Патент на изобретение:** Способы восстановления численности популяций тиса ягодного. Номер: RU 2516347 С2, 20.05.2014. Авторы: Асадулаев З.М., Омарова П.К., Алиев Х.У., Садыкова Г.А.