

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Горный ботанический сад обособленное подразделение
Дагестанского федерального исследовательского центра Российской академии наук

На правах рукописи



Омарова Паризат Курбаналиевна

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

1.5.9. Ботаника

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель: доктор биологических наук,
профессор Асадулаев Загирбег Магомедович

Махачкала – 2022

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	4
ГЛАВА 1 ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА <i>TAXUS BACCATA</i> L.....	9
1.1 Распространение и история изучения.....	9
1.2 Эколого-биологическая характеристика.....	12
ГЛАВА 2 ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ, МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	19
2.1 Физико-географические условия мест произрастания <i>T. baccata</i> L. в Дагестане.....	19
2.2 Объекты и методы исследований.....	23
ГЛАВА 3 АНАЛИЗ ФЛОРЫ СООБЩЕСТВ С УЧАСТИЕМ <i>T. BACCATA</i> L.....	30
3.1 Таксономический анализ.....	30
3.2 Биоморфологический анализ.....	36
3.3 Географический анализ	40
3.4 Природоохранная значимость сообществ с участием <i>T. baccata</i> L.....	45
3.5 Послепожарная демутиация буково-тисового леса в Предгорном Дагестане.....	47
ГЛАВА 4 АНАЛИЗ СТРУКТУРЫ ДАГЕСТАНСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ <i>TAXUS BACCATA</i> L.....	55
4.1 Оценка возрастного состава ценопопуляций.....	55
4.2 Анализ возрастных особенностей методами дендрохронологии.....	57
4.3 Возрастные анатомические особенности строения хвои <i>T. baccata</i> L.....	68
ГЛАВА 5 ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРИЗНАКОВ ГЕНЕРАТИВНЫХ ОРГАНОВ ПОПУЛЯЦИЙ <i>TAXUS BACCATA</i> L.....	75
5.1 Внутрипопуляционная изменчивость признаков ариллуса.....	75
5.2 Межпопуляционная изменчивость признаков ариллуса.....	94
ГЛАВА 6 РЕГЕНЕРАТИВНЫЕ И РЕПРОДУКТИВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ РАСТЕНИЙ <i>T. BACCATA</i> L. В ПРИРОДЕ И ПРИ ИНТРОДУКЦИИ.....	102
6.1 Особенности вегетативного и семенного размножения при интродукции.....	102
6.2 Способ восстановления численности природных ценопопуляций.....	111
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	115
РЕКОМЕНДАЦИИ ПО СОХРАНЕНИЮ РЕДКОГО ВИДА.....	117
СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ.....	118
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	120
ПРИЛОЖЕНИЯ.....	144
ПРИЛОЖЕНИЕ А. 1 Географическое положение районов произрастания <i>Taxus baccata</i> L. в	

Дагестане.....	145
ПРИЛОЖЕНИЕ А.2 Статистические параметры биоморфологических признаков особей популяций <i>Taxus baccata</i> L. в Предгорном Дагестане.....	146
ПРИЛОЖЕНИЕ А.3 Изменчивость признаков кроны и генеративных органов <i>Taxus baccata</i> L. в популяциях Предгорного Дагестана.....	148
ПРИЛОЖЕНИЕ А.4 Виды сосудистых растений в лесах Дагестана с участием <i>Taxus baccata</i> L.....	149
ПРИЛОЖЕНИЕ Б Описание дагестанских ценопопуляций <i>Taxus baccata</i> L.....	166
ПРИЛОЖЕНИЕ В Ареал <i>Taxus baccata</i> L. в Дагестане.....	170
ПРИЛОЖЕНИЕ Г Фотоматериалы, с участием <i>Taxus baccata</i> L.....	171
ПРИЛОЖЕНИЕ Д Описание внедрения к патенту.	176

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы. Тис ягодный (*Taxus baccata* L.) – двудомное древесное растение, занесенное в Красные книги большинства кавказских республик РФ. По критериям МСОП (Международный союз охраны природы) *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 (находящиеся под угрозой исчезновения).

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 распространения *T. baccata* L. занимался П.Л. Львов (1956; 1959; 1964; 1966; 1984), где ими были выявлены некоторые места его произрастания. Несмотря на опубликованные работы, оставались не изученными вопросы общего ареала, численности, состояния ценопопуляций, биологии, экологии и интродукционного потенциала *T. baccata* L. в Дагестане. Не были освещены вопросы видового состава сообществ с его участием, далеко не

полностью изучены адаптивные морфологические и анатомические особенности вегетативных и генеративных органов, 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).

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.

В связи с этим 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 polycarpos* 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 исследования:

1. выявление и уточнение мест и условий произрастания *Taxus baccata* L. в Дагестане и оценка состояния его ценопопуляций;
2. исследование флоры фитоценозов с участием *T. baccata*, оценка их природоохранной значимости и демулационных особенностей при восстановлении после антропогенных или природных разрушений;
3. изучение изменчивости признаков генеративных органов *T. baccata* 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*.

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 дерева и возрастное состояние деревьев в ценопопуляциях, показано, что с высотой над уровнем (максимальная высота произрастания 1532 м над уровнем моря) средний возраст особей снижается. Установлено, что в анатомической структуре листьев *T. baccata* с возрастом 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 практические и теоретические 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 2019 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 составу и анализу могут быть использованы при чтении курса лекций «Растительный покров Дагестана» для студентов биологического факультета ДГУ.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Дизъюнктивность ареала *Taxus baccata* 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* 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), и прикладных компьютерных программ 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: 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 Горного ботанического сада, принимавшим участие в совместных экспедициях и оказавшим помощь при сборе материала.

ГЛАВА 1 ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА *TAXUS BACCATA* L.

1.1 Распространение и история изучения

Семейство Taxaceae включает до пяти родов – *Taxus*, *Torreya*, *Pseudotaxus*, *Austrotaxus* и *Amentotaxus* (Engler, 1903; Флора СССР, 1934; Крюсман, 1986; Florin, 1951; Zimmerman, Tomlinson, 1970) и до двадцати видов древесных и кустарниковых двудомных растений. Из них *Taxus* – самый крупный род, включающий по разным источникам от 8 до 12 видов (Деревья и кустарники, 1949; Жизнь растений, 1978; Silba, 1984; 1986; Крюсман, 1986; Spjut, 1992; Core, 1998; Farjon, 1998; 2001; Farjon, , 2001; Зубкевич, 2003; Горбеев, 2004; Spjut, 2007a).

В книге «Древесные растения Главного ботанического сада» (1975) и работе С.К. Черепанова (1981) для территории бывшего СССР в этом роде указывается 3 вида: *Taxus baccata* L. (Восточная Европа, Кавказ), *Taxus canadensis* Marshall (Восточная Европа), *Taxus cuspidata* Siebold & Zucc. (Восточная Европа, Дальний Восток). Для флоры Кавказа А.А. Гроссгейм (1939) и А.И. Галушко (1978) приводят один вид этого рода: *Tax us baccata* L.

А. Engler (1903, 1916) в своих работах для *T. baccata* L. выделяет семь подвидов:

- *T. baccata* subsp. *eubaccata* (Европа, Западная Азия, Северная Америка);
- *T. baccata* subsp. *wallichiana* (Zucc.) (Гималаи);
- *T. baccata* subsp. *cuspidata* (Sieb. Et Zucc) (Япония);
- *T. baccata* subsp. *brevifolia* (Nutt.) (Западная часть Северной Америки);
- *T. baccata* subsp. *canadensis* (Marsh.) (Западная приатлантическая часть Северной Америки);
- *T. baccata* subsp. *floridana* (Nutt.) (Флорида);
- *T. baccata* subsp. *globosa* (Schlecht.) (Мексика).

Как видим здесь *T. cuspidata* Siebold & Zucc. приведен как подвид единого политипного вида – *T. baccata*. Предком вида *T. baccata* L. считается тис мелкоплодный (Капер, 1954).

Классификацию рода *Taxus*, описание всех видов и таксонов можно найти на сайте <http://www.worldbotanical.com>, где представлены научные доклады на конференциях и статьи, опубликованные в журнале Ботанического научно-исследовательского института Техаса (Spjut 1998b, 2007a, 2007b, 2000c, 2010).

История представителей *Taxus* началась еще в конце триасового периода (Криштофович, 1957; Артамонов, 1989; Зубкевич, 2003) и их существование в юрском периоде доказано. В Европу тис мигрировал из Восточной Азии через Юннанский и Гималайский хребты (Артамонов, 1989), здесь он считается одним из самых древних видов (Ellenberg, 1988; Thomas,

Polwart, 2003). Предполагают, что в Северную Америку *Taxus* иммигрировал из Азии через Тихий океан в меловой период, а из Европы в Северную Америку через Северную Атлантику, при образовании сухопутных мостов в третичном периоде (Spjut, 2007a).

Существование рода *Taxus* на Кавказе подтверждено в виде пыльцы с мела, в Колхиде же только со среднего плейстоцена (Колаковский, 1964).

Тис ягодный, как ценное растение, человеку известен еще с древних времен (Жизнь растений, 1978; Крюсман, 1986; Bissegy и др., 1991; Gordaliza, 2007). Среди культиваров этого вида существует большое разнообразие, отличающихся по форме деревьев и окраске хвои, благодаря которым тис пользуется популярностью в озеленении городов, парков (Hoffman, 2004). К настоящему времени описано до 50 его садовых форм (Жизнь растений, 1978, Деревья и кустарники СССР, 1949, т.1). В последние годы интерес к тису возрос еще благодаря наличию в нем таксола – природного дитерпеноида сложной структуры, являющегося основой группы противоопухолевых препаратов. Таксол и его аналоги выделены в Канаде, Китае и Индии, он получен также из культуры зародышей *Taxus in vitro*, а в Японии выделен новый таксановый дитерпеноид из семян тиса. Широкое клиническое применение лекарственных препаратов на основе таксола начато во Франции при лечении рака яичников, молочной железы и лор-органов. Изучение таксола ведется в Польше, Украине (Антонюк, Шилова, 2002).

В настоящее время *T. baccata* L. распространен в Европе, на Азорских островах, Северной Африке (Алжир), в Юго-Западной Азии (Турция, Иран, Сирия), Греции, Белоруссии (Беловежская пуша), Украине, Южном Крыму и Кавказе. (Деревья и кустарники, 1949; Тихомиров, 1978; Жуковский, 1982; Артамонов, 1989; Зубкевич, 2003; Thomas & Polwart, 2003, Spjut, 2007). В России в европейской части встречается *T. baccata* L., а на Дальнем Востоке *T. cuspidata* Siebold & Zucc., что, по мнению Артамонова (1989), указывают на древность их происхождения. Одна из крупных участков леса с *T. baccata* L. на территории России – это тисо-самшитовая роща в Хостинском районе (г. Сочи) (302 га.). Достаточно крупные популяции тиса обнаружены также в Новороссийске на Абрауском полуострове, единичные экземпляры – на хребтах Маркотх и Таупхат (Попович, 2015), в заповеднике Утриш (Суслова, 2013; Чернодубов, 2015), в Горячеключевском районе, на г. Большой Афипис и в верховьях р. Абин (Алтухов, Литвинская, 1989). На Кавказе наиболее известными считаются 111 пунктов произрастания тиса ягодного, где он представлен небольшими группами или же единично (Гроссгейм, 1948). Самая большая (800 га.) тисовая роща на Кавказе находится в Восточной Грузии, в верховьях р. Алазани, в ущелье р. Бацара (Виноградов-Никитин, Юшкевич, 1926; Долуханов, 1948; Деревья и кустарники СССР, 1949; Гулисашвили, 1975; Жизнь растений, 1978). Бацарская роща представляет самый крупный тисовый массив на Кавказе (Гроссгейм,

1948). Для местных жителей это роща считается святой и со временем стала заповедной, что помогло ее сохранению (Белоусова и др., 1979; Заповедники Кавказа, 1990).

В Ахметском заповеднике тис ягодный встречается в Бабанеуровском участке, в Боржомском заповеднике – во влажных ущельях Банисхеви, Зорети, Ликани, Читахеви, единичные экземпляры растут и в верховьях р. Малая Лиахви. В Лагодехском заповеднике в виде примеси тис встречается в буковых лесах, единичные экземпляры известны также с окрестностей г. Тбилиси, г. Кутаиси и г. Телави (Белоусова и др. 1979; Заповедники Кавказа, 1990). В Армении первая информация о произрастании тиса приводится в записях А.В. Фомина (1928); наиболее крупной здесь считается Ахнабадская тисовая роща (30 га, около 5 тыс. экз.) в Тарсачайском ущелье Дилижанского национального парка (Троицкий, 1939; Махатадзе, 1939; 1960). Сравнительно недавно тис обнаружен в буковых лесах Северной Армении (10 и 20 га, участие тиса достигает 60–90 %) (Гулисашвили, 1975). Довольно крупные по площади куртины *T. baccata* L. (71,6 га.) известны и на юго-востоке Армении; в Кафанском лесничестве Шикахохского заповедника в Зангезуре (Белоусова и др., 1979; Заповедники Кавказа, 1990). В Абхазии *T. baccata* L. встречается в Ричинском реликтовом национальном парке, в Пицунда-Мюссерском и Гумистинском заповедниках. Единичные экземпляры (лишь два деревца) найдены в Скурчинском заповеднике. В Аджарии *T. baccata* L. распространен в Кинтришском ущелье. В Азербайджане наиболее крупными насаждениями являются Лерикская роща (2 га.) и роща в окрестности села Гамзали в Куткашенском районе (1 га.). *T. baccata* L. растет и в лесах Главного Кавказского хребта до Шемахинского и Кубинского районов. В Чечне тис растет в верховьях р. Нетхой в Ачхой-Мартановском лесхозе (Белоусова и др., 1979), в Карачаево-Черкессии – в Эльбурганском лесничестве (Слепых, 2015). В Кабардино-Балкарии богаты тисом леса в водоразделах рек Бешенка, Шалушка, встречается также в Черекском и Чегемском ущельях (Ругузов, 1966). В Северной Осетии тис встречается на территории Цейского заказника и Северо-Осетинского заповедника (Базаев, 2006) и на территориях многих лесхозов – Владикавказского, Суадагского, Алагирского, Пригородного и Ирафского (Заповедники Кавказа, 1990; Арбузов, Казьмин, 1992). Тис встречается в окрестностях г. Туапсе, в Ставропольском (Слепых, 2004, 2013, 2015) и Краснодарском крае, в Республике Адыгея – в пределах Кавказского государственного природного биосферного заповедника и в прилегающих территориях (Лазук, 1957, 1967; Литвинская, 1983; Придня, 2005).

Во многих литературных источниках для дагестанской флоры тис ягодный не приводится (Деревья и кустарники, 1949; Ильин, Пигулевский, 1951; Оголевец, 1951; Флора СССР, 1954). Первые сведения о тисе ягодном в Дагестане находим в работе Ф.Н. Алексеенко (1906), где он описывает растения этого вида в окрестностях с. Зизик Сулейман-Стальского района. В дальнейшем тис был обнаружен в окрестностях с. Маджалис Кайтагского района

(Добрынин, 1927), в Буйнакском (окр. Манас-аул), Табасаранском (окр. с. Хустиль и с. Дюбек), Карабудахкентском (окр. с. Губден) и Кайтагском (окр. с. Чумли и с. Маджалис) районах Дагестана (Львов, 1956; 1959; 1964; 1966).

Однако, несмотря на опубликованные работы, большинство вопросов биологии и экологии тиса ягодного, структуры дагестанских популяций, межпопуляционных адаптивных особенностей, их численности и занимаемых площадей оставались не изученными.

1.2 Эколого-биологическая характеристика

T. baccata L. – третичный реликт, отнесенный по критериям МСОП к редким растениям «Вызывающим наименьшие опасения» – LC. В Красной Книге Дагестана за 2020 г. вид оценен как «Уязвимый» – VU.

Тис – дерево второй, редко первой величины высотой 10–30 м, изредка кустарник (Долуханов, 1959; Белоусова и др., 1979; Одынец 1982; Дьякова, 2001; Горбеев, 2004). Один из самых высоких деревьев *T. baccata* L. (32,5 м) с наибольшим диаметром (1,5 м) отмечен в Закавказье (Бацарская роща). Редко встречаются старые многовершинные экземпляры с диаметром ствола у основания до 2,5 м (Муравьева и др., 1978). Есть сведения о нахождении самого крупного дерева с диаметром у основания ствола 5,4 в Шотландии (графство Перт) (Cheatan, Bruetan, 1994). Самое крупное неповрежденное дерево тиса ягодного диаметром 3,42 м найдено Митчеллом (1990) в Уэльсе (графство Поуис) (Thomas, Polwart, 2003).

Ствол *T. baccata* L. покрыт красноватой или красновато-коричневой корой. У молодых деревьев стволы гладкие, а у старых обычно появляются продольные бороздки и отслаивается (Белоусова и др., 1979; Одынец, 1982; Литвинская и др., 1983; Артамонов, 1989; Кр. кн. РД, 2009; Горбеев, 2004) (рисунок 1.1). *Taxus* единственное хвойное растение, лишенное смолы (Тихомиров, 1978).



Рисунок 1.1 – Отслаивающаяся старая кора у основания ствола дерева *Taxus baccata* L.

Крона у тиса пирамидальная, чаще многовершинная, густая темно-зеленого цвета (рисунок 1.2).



Рисунок 1.2 – Пирамидальная одновершинная крона *T. baccata* L. в широколиственном лесу Предгорного Дагестана

Нижние ветви полегающие (Белоусова и др., 1979; Артамонов, 1989). На стволе большое количество спящих почек, которые при различных повреждениях образуют обильную поросль (рисунок 1.3; 1.4). Рядом с верхушечной почкой часто закладываются боковые почки, которые сдвигают верхушечную почку, или вообще не дают ей развиваться. Такая особенность придает побегам ложнодихотомический характер ветвления (Сукачев, 1934; Горбеев, 2004).

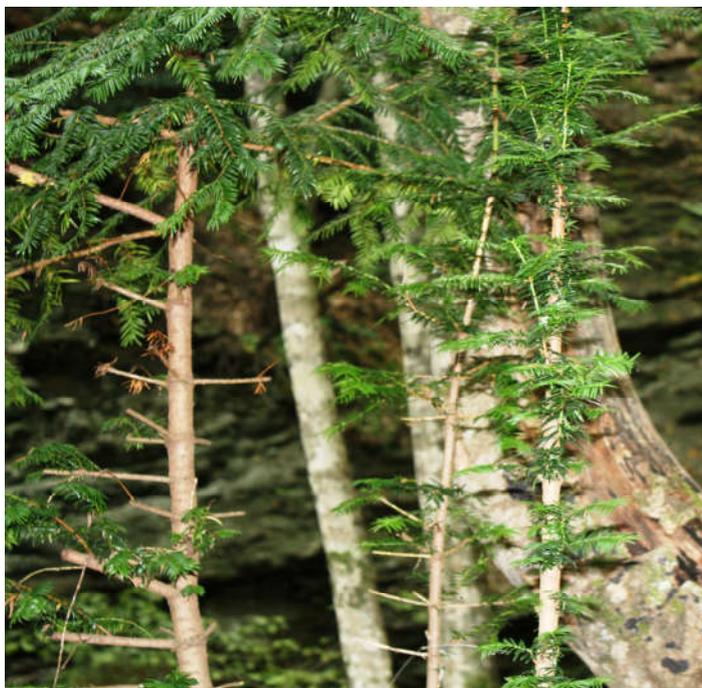


Рисунок 1.3 – Характер восстановления новых побегов при повреждении боковых ветвей на стволе *Taxus baccata* L. Местность «Герменлик» Предгорного Дагестана



Рисунок 1.4 – Характер пробуждения спящих почек и вертикальный рост побегов в природе у *Taxus baccata* L. при полегании осевой ветви

Древесина у тиса мелкослойная, очень прочная, тяжелая, обладает высокими механическими свойствами, красивая с неширокой белой или желтоватой заболонью (Андреев, 1925; Князев, 1931; Ткаченко, 1955; Муравьева и др., 1978; Тихомиров, 1978; Горбеев, 2004). Годичные слои извилистые, что придает древесине красивую текстуру (Белоусова и др., 1979).

В связи с тем, что древесина не подвергается гниению, растение называется в народе «негной-деревом», а из-за характера окраски – «красным деревом». Тис дает хороший материал для столярных, токарных и отделочных работ, высоко ценится в мебельном производстве. Уже в глубокой древности из нее сооружали погребальные саркофаги и разнообразные хозяйственные изделия (Муравьева и др., 1978; Артамонов, 1989; Горбеев, 2004). Считается, что высококачественная древесина и медленные темпы роста явились причиной того, что тис, успешно переживший геологические и климатические катаклизмы, стал редким древесным видом, занесенным в Красные книги многих регионов (Жизнь растений, 1978; Артамонов, 1989; Дьякова, 2001).

Хвоя у тиса ягодного плоская сверху блестящая темно-зеленая, снизу светло-зеленая, длиной 10–35 мм, шириной 2–3,5 мм. Черешки короткие, всего 1–2 мм (Литвинская и др., 1983; Горбеев, 2004;). На вертикальных побегах хвоинки расположены спирально, на горизонтальных благодаря искривлению черешка – двурядно. Продолжительность жизни хвои составляет 6–8 лет (Ткаченко, 1952; Агафонов, 2000; Горбеев, 2004). Почки округлые или овально-тупые, голые, покрыты плотно прилегающими, закругленными на концах светло-коричневыми чешуями (Крюссман, 1986; Горбеев, 2004).

Тис ягодный занимает одно из первых мест среди всех древесных пород по теневыносливости (Андреев, 1925; Князев, 1931; Сукачев, 1934; Капер, 1954; Одынец, 1982; Дьякова, 2001). Считается, что особая теневыносливость связана с большим содержанием хлорофилла в хвое, а сами хлоропласты крупные (Андреев, 1925).

Деревья тиса растут очень медленно. Из-за этого тис ягодный в насаждениях часто оказывается в нижних ярусах лесного полога. Деревья, выросшие в насаждении после рубки других пород, страдают от неумеренного осветления. Теневыносливость позволяет ему существовать среди многоярусных лесов при сильном затенении. Надо отметить, что тис ягодный теневыносливая порода, но не тенелюбивая, поэтому для его роста и, особенно, для развития всходов, предпочтителен рассеянный свет (Лазук, 1967; Горбеев, 2004). Эта характеристика является важной основой и при интродукции растений этого вида в условиях городской среды и для создания чистых искусственных массивов. Важной причиной уменьшения численности тиса ягодного в естественных популяциях считается также и плохая естественная возобновляемость семенами (Артамонов, 1989). Под материнским пологом

возобновление обычно отсутствует, а в смешанных насаждениях семена прорастают лучше (Лазук, 1957; Артамонов, 1989).

Деревья тиса ягодного по данным разных авторов достигают в природе возраст от 1,5 до 4 тыс. лет (Долуханов, 1959; Холявко, 1978; Одынец, 1982). Так по данным Тихомирова (1978) дерево, достигающее 35 м высоты и более 1 м диаметре, имело возраст 3000 лет. Во всем мире лишь немногие виды (мексиканский кипарис, секвойя, сосна остистая, драконовое дерево) могут превосходить тис по продолжительности жизни (Артамонов, 1989). В настоящее время известны лишь немного крупных экземпляров *T. baccata* L., по которым можно судить о его долголетию. Так, в Англии, в Дербишире, известно дерево высотой 15 м, которому около 2000 лет, известен еще экземпляр тиса ягодного, растущий в графстве Суррей еще с 1133 г (Муравьева и др., 1978; Жизнь растений, 1978).

Известный предельный возраст деревьев *T. baccata* L. на Кавказе составляет около 1500 лет (Лазук, 1967). Крупные долговечны деревья (диаметр 150–180 см, высота 30 м) известны и в Хостинской тисосамшитовой роще в Кавказском государственном природном биосферном заповеднике возрастом примерно 700–800 лет (Лазук, 1967).

Растения *T. baccata* L. выдерживает морозы до – 20-30 °С (Токин, 1980; Одынец, 1982), но и наиболее теплолюбивы из всех хвойных пород (Баландин, 1994), хотя при этом страдают от резких колебаний температур (Андреев, 1925). Тис ветроустойчив (Белоусова и др., 1979; Горбеев, 2004), является хорошим медоносом и обладает фитонцидной активностью (Токин, 1980).

T. baccata L. приспособлен для роста на каменистых почвах. Поэтому с возрастом деревья формирует мощную пластичную корневую систему, которая местами выступает на поверхность (Артамонов, 1989; Горбеев, 2004). Корни имеют эндотрофную микоризу, что нужно учитывать при пересадке интродуцированных растений на новое место. Благодаря последнему качеству вид легко приспосабливается к разным условиям среды (Артамонов, 1989). Он хорошо растет как на рыхлых свежих, так и на плотных каменистых почвах (Муравьева и др., 1978), предпочитает карбонатные почвы (Андреев, 1925; Сукачев, 1934; Одынец, 1982;), но неплохо растет на суглинках, на осадочных породах и на кремнистых почвах, имеющих магматическую основу (Красная..., 1978; Агафонов, 2000).

Главной особенностью растений *T. baccata* L. является особая чувствительность к влажности воздуха, поэтому предпочитает умеренный приморский или горный климат без резких скачков температуры (Андреев, 1925; Горбеев, 2004). В тоже время относительно хорошо переносит загрязненность воздуха и не повреждается дымом и газами (Одынец, 1982; Дьякова, 2001; Горбеев, 2004).

В природе тис ягодный предпочитает тенистые влажные грабово-буковые, буковые или смешанные леса из *Fagus orientalis* Lipsky, *Abies nordmanniana* (Steven) Spach и *Picea orientalis* (L.) Link. На Западном Кавказе произрастает от приморских низменностей до верхней границы леса на склонах различной экспозиции и крутизны (Красная книга РФ, 2008). На солнечных участках кустится (Агафонов, 2003). Растений этого вида отличает и устойчивость к грибным заболеваниям и поражению насекомыми (Жизнь растений, 1978; Муравьева и др., 1978).

В отличие от других хвойных пород, число видов вредителей и болезней для *T. baccata* L. не так велико, для которого выявлены только 14 видов насекомых, 2 вида паукообразных и 3 вида грибов (Резчикова, 2005в). Одним из самых опасных паразитов для этого вида является серно-желтый трутовик (*Polyporus sulphureus* Bull.), вызывающий сердцевинную гниль древесины (Муравьева и др., 1978; Горбеев, 2004). Иногда на деревьях тиса встречаются капы и так называемые «ведьмины метлы» с бледной хвоей густо покрытые короткими побегами (Жизнь растений, 1978).

Размножается *T. baccata* L. семенами и вегетативно (черенками, прививкой и отводками) (Горбеев, 2004). Дерево обладает высокой способностью к образованию поросли после повреждения кроны и восстановлению побегов в течение всей жизни (Ткаченко, 1955; Дьякова, 2001). Некоторые ветви при соприкосновении с землей укореняются (Муравьева и др., 1978; Резчикова, 2017).

Зрелые семена тиса ягодного имеют длину 5–8 мм и погружены в бокальчатые, мясистые, ярко-красные присемянники (Холяко и др., 1984; Горбеев, 2004). Присемянники или кровельки, обнимают семена до верхушки, но с ними не срастаются (Жизнь растений, 1978; Артамонов, 1989) (рисунок 1.5). Ярко-красная мясистая кровелька делает семена похожими на ягоды.

Пыление мужских шишек у *T. baccata* L. происходит в апреле-мае, женские шишки опыляются ветром, семена созревают осенью (Андреев, 1925; Князев, 1931). Семена на молодых растениях образуются поздно – на открытых местах с 25–30 лет, а в лесу – с 60–100 лет (Лазук, 1967; Белоусова и др., 1979). Большинство деревьев ежегодно и обильно дают семена, у других семяношение наблюдается редко и урожайность слабая (Лазук, 1967). В некоторых природных популяциях образование семян имеет периодичность 5 лет (Артамонов, 1989).

Известно, что тис ягодный относится к числу ядовитых растений (Тихомиров, 1978; Муравьева и др., 1978; Дьякова, 2001); ядовиты его хвоя, побеги, древесина, семена. Он содержит алкалоид таксин ($C_{37}H_{51}NO$), эфедрин ($C_{10}H_{15}NO$), также гликозид таксикантин (Артамонов, 1989). Таксин сильно действует на некоторых животных (лошадей, ослов) – они даже гибнут, однако дикие животные (зайцы, олени, куницы) поедают тис без пагубных

последствий (Деревья и кустарники, 1975; Артамонов, 1989). В культурных посадках при стрижке растений у рабочих часто наблюдаются головные боли, головокружения и даже рвота (Артамонов, 1989). Ядовитость тиса нередко являлась причиной отрицательного отношения к нему со стороны населения – его часто сознательно вырубали в зарослях кустарников, прилегающих к пастбищам. Ярко-красная кровелька имеет питательную ценность и не ядовита (Муравьева и др., 1978) (рисунок 1.5). Питаются ариллусами тиса птицы (черный дрозд) также и мелкие млекопитающие (куница), разнося семена далеко от материнского растения (Капер, 1954; Лес энциклопедический путеводитель, 2008). Замечено, что семена имеют лучшую всхожесть, если они прошли через пищеварительный тракт животного (Thomas, Polwart, 2003).



Рисунок 1.5 – Образование ариллуса у *Taxus baccata* L. в местности «Терменлик»

В почве семена тиса могут находиться, сохраняя всхожесть, на протяжении четырех лет (Князев, 1931; Одынец, 1982). Прорастают при этом они очень медленно, не переносят прямого солнечного света, но и при полном затенении их возобновление затруднено (Лазук, 1967; Белоусова и др., 1979; Артамонов, 1989;).

Деревья *T. baccata* L. одни из самых красивых среди хвойных пород и имеют большую ценность как декоративные растения (Горбеев, 2004). Они легко переносят стрижку и формирование кроны, а медленный рост способствует длительному сохранению заранее приданной формы (Артамонов, 1989). Поэтому тис в декоративном садоводстве главным образом используется для создания живых изгородей и «скульптурных» садов (Агафонов, 2003; Лес энциклопедический путеводитель, 2008).

ГЛАВА 2 ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ, МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1 Физико-географические условия мест произрастания *T. baccata* в Дагестане

Территория Дагестана (50,3 тыс. км²) в геоморфологическом отношении делится на четыре физико-географических района: Низменный, Предгорный, Внутригорный и Высокогорный. Два последних часто объединяют под общим названием Горный Дагестан, где разнообразие рельефа оказывает огромное влияние на климат, речную сеть, почву, флору и фауну (Гюль и др., 1959; Львов, 1964; Акаев и др., 1996; Львов, 1978; Алексеев, 1983). Наиболее крупными являются здесь реки Терек, Сулак, Самур, Кума и Гульгерычай.

Низменный Дагестан делят на Терско-Кумскую, Терско-Сулакскую и Приморскую части (Акаев и др., 1996), имеет высоты от -28 до 200 м над уровнем моря и занимает 44 % всей площади Республики Дагестан. Северную часть занимает Терско-Кумская низменность, которая имеет слабый наклон к Каспийскому морю и представлена густой сетью оросительных каналов с многочисленными озерами. Терско-Сулакская низменность расположена к югу от р. Терек до г. Махачкалы, а с юго-западной стороны ограничена полосой предгорий. Территория от г. Махачкала до устья р. Самур получила название Приморская низменность и представлена ровным степным пространством, постепенно поднимающимся к предгорьям (Гюль, Власова, 1959). Климат в Низменном Дагестане характеризуется засушливостью с суммой годовых осадков от 200–250 до 300–400 мм. Средняя годовая температура +10–11°C. Зима прохладная, снежный покров чаще маломощный с продолжительностью залегания 20–25 дней. Средняя температура самого жаркого месяца (июль) 24–25 °С (Чиликина, Шифферс, 1962). Наиболее распространенными на низменности являются каштановые, луговые, лугово-болотные, лугово-солончаковые и солончаковые почвы. Большая часть площади занята песками и солончаками (Зонн, 1940, 1946; Керимханов, 1976). Растительность представлена солончаковыми, полупустынными, остепненными лугами, зарослями кустарников, прибрежными и пойменными лесами. Тис здесь не встречается (Львов, 1961; Соловьева, 1969, 1970, 1974; Абдурахманов и др., 2002; Асадулаев, Садыкова, 2011).

Предгорный Дагестан занимает 15,8 % территории Республики и представляет собой дугообразно простирающуюся по ее восточной части полосу из отдельных хребтов с широтным направлением – типа куэст (северо-западная часть) пологих холмистых возвышенностей (юго-восточная часть). По высотным условиям предгорья подразделяют на нижние (до 700 м) и верхние (до 2000) (Добрынин, 1925). В целом вся территория Предгорного Дагестана делится

на три физико-географических подрайона: Северо-западный, Центральный и Юго-восточный (Эльдаров, 1972).

Северо-западный подрайон занимает северные склоны хребта Салатау, расчлененные долинами рек с крутыми и обрывистыми бортами и балками на отдельные полого-холмистые гряды. В нижней части местами для рельефа характерны крутые склоны, сформировавшиеся складками палеогеновых и неогеновых моноклиально залегающих пород (Акаев и др., 1996). Климат здесь умеренно-континентальный, на больших высотах более прохладный. Средняя температура холодного месяца колеблется от -2 до -10 °С, теплого месяца 14 – 20 °С. За год выпадает 350 – 900 мм осадков, большая часть которых приходится на западную экспозицию склонов в верхней части гор (Эльдаров и др., 1984).

К Центральному подрайону относятся предгорные хребты, сосредоточенные между р. Сулак и р. Уллучай. Рыхлость палеоген-неогеновых и меловых отложений и эрозионное расчленение является причиной образования на территории района моноклиальных гряд, антиклинальных котловин, синклинальных и антиклинальных плато. Здесь встречаются также хребты со складчатой структурой, продольные и поперечные долины. Территория характеризуется умеренно-континентальным, с недостаточным увлажнением климатом. Зима сухая и теплая, со средней температурой холодного месяца -1 – 3 °С, лето теплое, средняя температура теплого месяца 21 – 23 °С. Осадков за год выпадает 350 – 600 мм. С увеличением высоты над уровнем моря количество осадков увеличивается.

К Юго-восточному подрайону относятся предгорные хребты, южнее от р. Уллучай до р. Самур, поверхность которых сложена глинами, песчаниками, мергелями, известняками и галечниками. Структуру территории составляют антиклинальные и синклинальные поднятия с полого-волнистыми, платообразными поверхностями, расчлененными долинами, балками и оврагами (Эльдаров и др., 1984). Климат здесь также умеренно-континентальный, но более влажный, чем в Центральном районе. Зима теплая и малоснежная, со средней температурой холодного месяца $-0,2$ – $-2,8$ °С, лето теплое, но влажное, средняя температура теплого месяца 21 – 23 °С. В нижних предгорьях осадков выпадает в среднем в год 350 – 600 мм, в верхних 800 – 1000 мм (Акаев и др., 1996). Почвы в предгорьях каштановые, коричневые, бурые лесные, лесолуговые с разновидностями (Баламирзоев, 1972). Перечисленные типы почв характерны для всех трех подрайонов Предгорного Дагестана, есть различия только в смещении зон по высоте (Баламирзоев, 1972). Растительность в Предгорном Дагестане представлена пятью типами: степная, лесостепная, аридные редколесья, лесная и субальпийская. Здесь в глубоких ущельях северных макросклонов хребтов Салатау, Гимринский, Чонкатау, Лес, Вархатау и Джуфудаг в буковых и буково-грабовых лесах единично или небольшими группами встречается тис ягодный (Абачев, Львов, 1984).

Внутреннегорный Дагестан характеризуется сильно расчлененной складчатой системой, образованный рядами хребтов с высотами от 800 до 2800 (3000) м., территориально занимает центральную часть республики. От Предгорного Дагестана Внутреннегорный отделяется хребтами: Салатау, Гимринский, Чонкатау, Шамхалдаг, Лес, Джуфудаг и Карасырт. Хребты разделены речными долинами четырех рек: Андийское Койсу, Аварское Койсу, Кара-Койсу и Казикумухское Койсу (Гюль и др., 1959; Чиликина, Шифферс, 1962; Акаев и др., 1996).

Рельеф представлен разрозненными хребтами, плато и заключенными между ними глубокими и глубокими речными долинами до 400–600 м и от Высокогорного Дагестана отделяется отрогами Бокового хребта. Внутреннегорный Дагестан представлен обширными котловинами с аридными климатическими условиями, из-за орографической замкнутости. Передовые хребты создают здесь условия дождевой «тени», с острым дефицитом влаги и с довольно высокой летней температурой. По мере поднятия в горы возрастает количество осадков и уменьшается континентальность климата. По физико-географическим условиям и ландшафтной структуре Внутреннегорный Дагестан разделяют на два подрайона: юго-восточный песчано-сланцевый, и северо-западный известняковый, образованный меловыми и юрскими отложениями (Акаев и др., 1996).

Песчано-сланцевый подрайон занимает юго-восточную часть Внутреннегорного Дагестана с высотами 1000–2800 м над уровнем моря. Подрайон сложен песчаниками и глинистыми сланцами нижней и средней юры. Здесь преобладают крутые черты рельефа, встречаются моноклиналильные гряды с чередованием антиклинальных котловин (Гюль и др. 1959). Основные реки – Чирахчай, Улучай, Рубасчай и Курахчай, берущие начало с высокогорий и имеющие дождевое, снеговое и ледниковое питание с многочисленными притоками (Чиликина, Шифферс 1962). Климат здесь континентальный и умеренно влажный. В связи со сложностью рельефа наблюдается изменение климата с высотой. Зима холодная в верхней зоне и прохладная в нижней. Среднее количество осадков 400–1000 мм (Чиликина, Шифферс, 1962).

Известняковый подрайон занимает северо-западную часть Внутреннегорного Дагестана с высотами от 800 до 3000 м над уровнем моря, отличается наличием крутых скалистых склонов, глубоких ущелий, которые контрастируют с обширными плато и хребтами с пологими и широкими сводами (Акаев и др., 1996). Подрайон пересечен четырьмя реками: Андийское Койсу, Аварское Койсу, Казикумухское Койсу и Кара-Койсу. Все четыре реки относятся к бассейну реки Сулак, образующие глубокие котловины и в некоторых местах широкие долины.

Климат подрайона континентальный, с теплым летом и прохладной зимой. Средняя температура холодного месяца -2,9–6,5 °С, теплого +16–21 °С. Осадков выпадает 350–800 мм, но из-за орографической замкнутости района распределение осадков происходит своеобразно.

Основная часть территории, особенно южные склоны и долины, остаются засушливыми (Чиликина, Шифферс, 1962).

Почвы во Внутреннегорном Дагестане в основном светло- и темно-каштановые. Встречаются также и черноземы, которые сосредоточены на пологих северных склонах выше 1500–1600 м. Наименее распространены горно-лесные, горно-луговые и горно-торфяниковые почвы (Гюль и др., 1959).

Во Внутреннегорном Дагестане растительность представлена нагорно-ксерофитными, лесными, горно-луговыми, горно-степными сообществами; их распространение приурочено к склонам разных экспозиций. Нагорные ксерофиты и горные степи представлены в нижних поясах. Сосновые и смешанные сосново-березовые леса распространены в основном на северных склонах (Акаев, 1996). Представлены здесь также скумпиевые, можжевеловые, кавказско-вейниковые, фриганоидные и др. сообщества с участием сосны (Чиликина, Шифферс, 1962; Магомедмирзаев, 1965; Аллахвердиев, 1975). Тис здесь встречается изолированно на расстоянии более 50–100 км от Предгорных популяций на отрогах хребтов Зоногах и Кулимеэр в окрестностях сел Гергебиль, Арадерих и Мушули (Омарова, Асадулаев 2010).

Высокогорный Дагестан представлен Боковым и Водораздельным хребтами с образованными между ними Дидойской, Бежтинской, Нукатлинской и Верхнее-самурской котловинами. Богосский, Дюльтыдаг, Нукатль и Снеговой хребты возникли вследствие разделения некогда единого хребта реками Аварское Койсу, Кара-Койсу и Самур (Акаев и др. 1996).

Горные хребты имеют сложную тектоническую структуру, в сложении поверхности которых участвуют плотные метаморфизованные и глинистые сланцы и песчаники нижней и средней юры, пронизанные многочисленными вулканическими телами (Гюль и др., 1959). Территория эта богата многочисленными реками и притоками разной величины, которые относятся к бассейнам рек Сулак и Самур. В верховьях к бассейну р. Сулак относятся такие реки как Тиндинская, Казикумухское Койсу, Тушинская Алазань, Пирикительская Хварши, Хзанор, Ойсор, Рисор, Виралю, Джурмут, Симбирисхеви.

Климат в высокогорьях холодный и влажный. Зима холодная, с мощным снежным покровом, со средней температурой холодного месяца $-8,0$ – $10,0$ °С, высота снежного покрова 30–40 см. Лето прохладное и влажное, средняя температура теплого месяца $+ 5,0$ – $16,0$ °С. Среднее количество осадков в долинах 600–700 мм, а на склонах хребтов до 1000–1200 мм в год, в основном в весенне-летний период. Здесь также представлены ледники: Бичуга, Осука, Беленги – самый большой ледник Дагестана (Атаев, Атаева, 2003). Из-за достаточного количества осадков здесь широко распространена лесная растительность, субальпийские и

альпийские луга, родореты и криволесье. Почвы бурые горнолесные, черноземовидные, горнолуговые и горно-торфянистые (Атаев, Атаева, 2003). Достаточно большие площади занимают сосновые, березовые и смешанные леса. На северных склонах встречаются крупные массивы осинников, по долинам рек ольшаники, по южным склонам арчевники (Львов, 1964) Тис ягодный в лесах Высокогорного Дагестана нами не обнаружен. (Асадулаев, Садыкова, 2011).

2.2 Объекты и методы исследований

Основными объектами исследования послужили природные популяции *T. baccata*, произрастающие в Предгорном и Внутреннегорном физико-географических районах Дагестана.

Общие характеристики модельных участков с произрастанием тиса ягодного представлены в таблице 2.1. Географические координаты мест произрастания (широта, долгота) определены спутниковым навигатором.

Таблица 2.1 – Общая характеристика мест произрастания модельных ценопопуляций *Taxus baccata* L. в Дагестане

Основные показатели	Популяция и ближайший населенный пункт			
	кайтагская, с. Карацан	буйнакская, с. Манас-аул	казбековская, с. Алмак	хунзахская, с. Мушули
высота над ур. моря, м	800	977 - 1000	940 - 1050	1532 - 1570
координаты местности	СШ – 42° 03' 33,0" ВД – 47° 50' 00,1"	СШ – 42° 44' 49,3", ВД – 47° 00' 09,0"	СШ – 42° 59' 23,0", ВД – 46° 34' 29,5"	СШ – 42° 35' 30,9", ВД – 46° 29' 03,4"
экспозиция склона	Западный	Северо-восточный	Восточный	Северный
площадь, га	6	15	2,5	5
число особей	200	1000	250	6000
ср. t. января	-2,5°	-2,5°	-1,5°	-7°
ср. t. июля	21°	21°	23°	16-21°
осадки, в мм	350-600	400-800	350-600	350-800
почвы	бурые лесные	бурые лесные	бурые лесные	лугово-лесные,
доминанты растительности	<i>Fagus orientalis</i> , <i>Carpinus betulus</i> , <i>Taxus. baccata</i>	<i>Fagus orientalis</i> , <i>Carpinus betulus</i> , <i>Taxus baccata</i>	<i>Fagus orientalis</i> , <i>Carpinus betulus</i> , <i>Taxus baccata</i>	<i>Pinus kochiana</i> , <i>Taxus baccata</i> , <i>Arctostaphylos caucasica</i>

Примечание: t – температура воздуха

По результатам экспедиционно-маршрутных исследований составлена карта современного ареала *T. baccata* L. в Дагестане (рисунок 2.1).

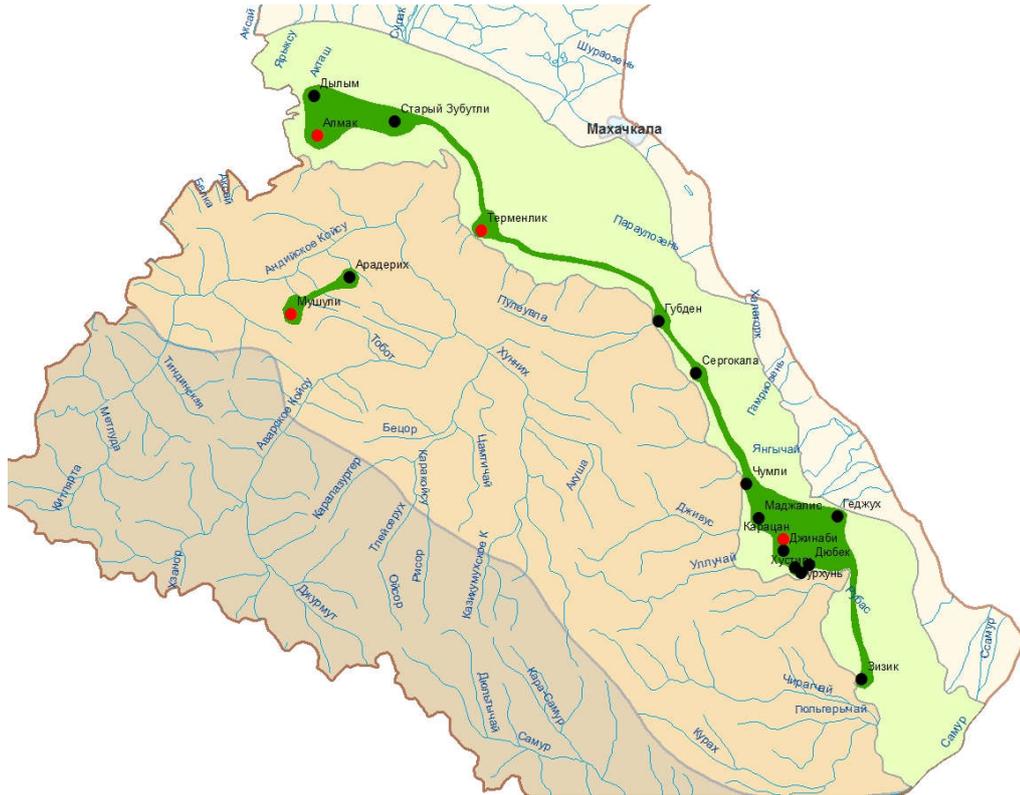


Рисунок 2.1 – Географическое распространение *Taxus baccata* L. в Дагестане

Примечание: красным цветом отмечены районы популяционных исследований

Внутри- и межпопуляционная изменчивость морфологических признаков ариллуса предгорных ценопопуляций изучена в широколиственных лесах Буйнакского, Казбековского, Кайтагского районов, внутригорных – в сосновом лесу Хунзахского района (таблица 2.1).

Пробные площади (ПП) и трансекты для изучения структуры сообществ и ценопопуляций *T. baccata* L. заложены с использованием общепринятых геоботанических методик (Рысин и др., 1988; Андреева и др., 2002). При описании особей проводилось также определение типа их пространственного распространения и плотности. Во всех четырех модельных популяциях выявлено за пять лет всего 29 женских ариллусных особей, что указывает на низкие репродуктивные возможности природных растений. В каждой ценопопуляции изучены признаки для оценки внутрикронных и межкронных различий по изменчивости. Сборы ариллус проводили в конце сентября – начале октября. Морфологические признаки ариллуса изучали путем элементарных измерений. С особой каждой популяции рандомизированно отбирали по 30 ариллус, у которых учитывались следующие количественные признаки: длина, ширина, масса шишкоягоды и диаметр воронки шишкоягоды, ширина в узкой и широкой части, длина и масса семени. Весовые признаки измеряли на

электронных весах «Ohaus» с точностью до 1 мг; размерные - штангенциркулем с точностью до 0,1 мм.

У деревьев тиса ягодного учитывали годичный прирост, высоту и диаметр кроны, диаметр ствола у основания и на высоте груди (1,3 м). Жизненное состояние оценивали по пятибалльной шкале, где 5 баллов соответствует особи без повреждений, а 1 балл – полностью высохшей особи.

Для изучения анатомического строения хвои *T. baccata* L. были отобраны пятилетние побеги у деревьев буйнакской популяции. С каждого годичного прироста в его средней части было собрано по 10 хвоинок, у которых изучены следующие анатомические признаки хвои: а) длина и ширина поперечного среза (мкм), длина и ширина пучка (мкм); б) размеры тканей: верхняя кутикула, верхняя эпидерма, палисадная ткань, губчатая ткань, колленхима, нижняя эпидерма, нижняя кутикула, паренхимная обкладка, трансфузионная ткань, ксилема, флоэма, альбуминовые клетки; в) размеры клеток: верхняя кутикула, верхняя эпидерма, палисадная ткань, губчатая ткань, колленхима, нижняя эпидерма, нижняя кутикула, паренхимная обкладка, трансфузионная ткань, ксилема, флоэма, альбуминовые клетки.

Подсчет количественных показателей анатомических признаков хвои проводили в трехкратной повторности (N=90) с пересчетом на 1мм². Всего проведено 518 измерений. Для фиксации растительного материала использовали раствор 70% спирта с добавлением глицерина. Приготовление временных и постоянных микропрепаратов проводили по общепринятой методике анатомических исследований (Прозина, 1960; Юрцев, 1961). Описание и характеристику основных структурных элементов тканей хвои проводили в соответствии с разработками, И.А. Самылиной, О.Г. Аносовой. Измерения морфометрических параметров тканей и клеток проводили на оптическом микроскопе Ломо – АТ 054 и с помощью окуляр-микрометра Ломо ОМП. Микропрепараты фотографировали с помощью оптического микроскопа Ломо – АТ 054 и видеоокуляра DCM 510 SCOP.

Всего в четырех популяциях учтено 374 особей. Возраст деревьев определяли по годичным кольцам кернов, полученных с помощью бурава «Haglof» и с применением возрастного индекса. Последний представляет собой среднее статистическое число годичных колец на единицу прироста диаметра ствола. Керн брался на высоте 1,3 м. Для получения возраста дерева к полученному показателю на керне прибавляли средний возраст подроста вида на ПП. Возраст подроста высотой 1,3 м определяли путем прямого подсчета годичных приростов по характерным разветвлениям. При закладке ПП и проведении учетов использованы следующие приборы и оборудование: рулетка, угломер (для измерения крутизны склонов), мерная вилка (для измерения диаметра ствола), возрастной бурав Пресслера, лазерный высотомер и GPS-навигатор (для определения точных координат и направления

склона), сетка Раменского (для определения проективного покрытия травянистой растительности). Для определения возрастного состава популяций *T. baccata* L., в каждой ценопопуляции проводился учет числа особей и измерение диаметра их ствола.

Возрастной спектр популяций установлен по возрастным состояниям деревьев с использованием периодизация индивидуального развития, представленной в работе Т.А. Работнова (Работнов, 1950).

В опытах по микроклональному размножению *in vitro* использовали вегетативные почки тиса по 20 шт. в каждом варианте. Перед стерилизацией побеги промывали в мыльной воде в течение 10–15 минут с добавлением 2–3 капель Твин-80, затем несколько раз водопроводной и дистиллированной водой. Побеги после стерилизации в 0,1 % растворе сулемы (HgCl_2) разрезали на небольшие части (экспланты) и парафинировали их срезы, после стерилизации экспланты промывали в дистиллированной воде (5, 10 и 15 мин). Опытные экспланты помещали на питательную среду Мурасиге-Скуга (МС) по общепринятой методике (Калинин, 1980, Бутенко, 1990). В среду добавляли противогрибковое средство «Флуконазол» в концентрации 5 мл 0,1 % раствора на 1 л среды. Для нейтрализации алколоидов, выделяемых эксплантами, среду дополняли активированным углем (1 г/л) и 0,05 % раствором аскорбиновой кислоты (10 мл/1 л среды). В отдельных случаях экспланты побегов тиса перед культивированием обрабатывали 0,02 % растворами ИМК и БАП (8 и 16 час). Жизнеспособность их оценивали по показателям выживаемости, каллусо- и корнеобразованию. Мощност развития каллуса оценивали визуально в баллах: закладка (1), слабое (2) и мощное (3) его развитие. Опыты проводили в летнее время 2012–2013 гг., культивировали экспланты при температуре 25–27 °С. Повторность опытов трехкратная.

Опыты по черенкованию одревесневших побегов тиса ягодного проводили по общепринятой методике (Северов, 1957; Марковский, 2007) с их культивированием в субстрате, состоящем из смеси песка и горно-луговой почвы (1:1). Присутствие песка в грунте особенно важно при посадке под пленку и применении туманообразующей установки.

В опытах использовано более 4 тыс. черенков. Часть черенков перед высаживанием в субстрат обрабатывали ауксинсодержащими препаратами (0,02 % раствором ИУК в течение 16 часов или порошком «Корневин»).

Для изучения всхожести семян перед посевом в грунт жизнеспособность семян изучена в лабораторных условиях. Для этого были препарированы и рассмотрены под биноклем (ЛОМО МСП-2) по 20 семян на предмет наличия полноценных зародышей. При этом было выявлено, что семена имеют развитые зародыши.

Всего нами было подготовлено и посеяно в почвенно-песчанную смесь, перемешанную в соотношении 1:1 свыше 2500 семян тиса ягодного. Часть семян была посеяна в грунт осенью, а

часть весной. Опыты заложены по указанной ниже схеме. При этом в каждом варианте по 200 семян были подвергнуты следующим воздействиям:

- обработаны 30 минут концентрированной серной кислотой с последующим промыванием водой и высевом;
- обработаны горячей водой при $t_{ре}$ 80 °С;
- скарифицированы наждачной бумагой;
- стратифицированы 6 месяцев при $t_{ре}$ 4–5 °С
- посеяны без обработки в открытое место 1000 семян в два срока: III декада октября и II декада апреля;
- посеяны под пологом леса без обработки (III декада октября).

Для прививок использованы десять молодых мужских деревья *T. baccata*, произрастающие в буйнакской популяции. Прежде чем приступить к экспериментам по прививке, была изучена регенерационная способность деревьев тиса при повреждениях. При этом мы исходили из того, что регенерационные процессы в мире растений представлены широко (Юсуфов, 1982). Однако у хвойных растений эти процессы проявляются слабо (Фаустов, 1987). Данные о способности деревьев тиса ягодного в природных условиях к восстановлению поврежденных частей кроны нам были неизвестны. Для оценки этой способности нами применены различные варианты обрезки на трех деревьях: А – удаление боковых ветвей и сохранение терминального побега, Б – укорачивание боковых ветвей и удаление терминального побега, В – укорачивание боковых ветвей и сохранение терминального побега.

Для оценки природоохранной значимости растительных сообществ с участием тиса ягодного использована система критериев, разработанной В.Б. Мартыненко с соавторами в Лаборатории геоботаники и охраны растительности Института биологии Уфимского научного центра РАН (Мартыненко и др., 2015).

Работа по изучению постпожарной динамики растительности проводили на сгоревшем в 2010 году участке буково-тисового леса на северо-восточном склоне Гимринского хребта Предгорного Дагестана.

Для изучения травянистой растительности закладка учетных площадок проведена вдоль трансекты по склону методом непрерывных площадок по 1 м². При их описании использовалась сетка Раменского в 10-ти кратной повторности (Раменский, 1971) в разные сроки и годы. Виды в таблице геоботанических описаний ранжированы по встречаемости, приведены также и показатели проективного покрытия. Такой подход позволяет представить аспективность видов растений на участках по сезонам и годам. Изучение сгоревшего леса проводили в весенний,

летний и осенний периоды в разные годы. Для травянистого яруса учитывали посезонную динамику, особенности сложения и выраженность сезонного аспекта.

Флористический список сгоревшего участка составлялся на основании собственных исследований. Таксономическую принадлежность видов сверяли по «Конспекту флоры Кавказа» (2003, 2006, 2008). Анализ жизненных форм проведен по системе Раункиера (Воронов, 1973; Миркин, Наумова, Соломещ, 2000).

Отбор деревьев *T. baccata* L., для изучения динамики роста методом дендрохронологии, проводили на северном склоне Гимринского хребта Предгорного Дагестана. Для взятия керн отбирали отдельно растущие неугнетенные, неповрежденные, находящиеся на некотором удалении друг от друга деревья, чтобы снизить их конкурентное взаимовлияние в борьбе за свет и питательные вещества. Всего выбрано 24 дерева, координаты которых определены при помощи GPS-навигатора. С каждого дерева брали по одному керну с северной стороны ствола. Бурение проводили буровом Пресслера на высоте 0,3 м от поверхности земли. Сбор, транспортировка, первичная обработка и обозначение кернов проводили по стандартным методикам, принятым в дендрохронологии. Годичные приросты измеряли на бинокулярном микроскопе с точностью до 0,01 мм, для лучшего их проявления керны и спилы предварительно обрабатывали наждачной бумагой, зачищали лезвием бритвы и смачивали водой (Александрова и др., 2007). Влияние климата на динамику годичных приростов деревьев оценено по месяцам с использованием данных по температуре воздуха и количеству осадков метеостанции г. Буйнакса, расположенной в 5 км от изученной популяции (за период 1953–2010 гг.). Синхронность изменения показателей радиального прироста в разные периоды определена по коэффициентам корреляции.

Для оценки достоверности сравниваемых результатов, унификации оценок разных расчетов и выявления скрытой информации проведен статистический анализ с использованием описательной статистики, дисперсионного, регрессионного, дискриминантного, корреляционного анализов и построением графиков, с применением системы обработки данных Statistica v. 5.5 и использованием общепринятых методов биометрии (Лакин, 1980; Доспехов, 1985).

Для каждого признака определяли среднее арифметическое значение \bar{x} , его ошибку $S_{\bar{x}}$. Оценка количественных признаков осуществлялась при помощи коэффициента изменчивости (CV, %). Общепопуляционные коэффициенты вариации по уровню изменчивости признаков классифицированы на группы по шкале С.А. Мамаева (1969; 1973). Теснота корреляционных взаимодействий между признаками оценивалась по шкале Чеддока.

Изучение внутривидовой изменчивости по качественным и количественным признакам позволяет адекватно характеризовать эколого-генетическую структуру вида, описать

внутривидовое разнообразие, что является важным этапом выявления генетических ресурсов и адаптивных свойств организмов (Жуковский, 1964; Семериков, 1981; Животовский, 1984; 1991).

Одним из важных законов изменчивости является то, что особенности изменчивости признака определяются спецификой органа и позволяют оценить его функциональную значимость и стабильность (Мамаев, 1973; Петров, 1978). Очень часто для изучения структуры внутривидовой изменчивости признаков применяется дисперсионный анализ (Ahrens, 1967; Weber, 1967; Семериков, Готов, 1971). Тесно связан с дисперсионным анализом – регрессионный анализ, показывающий зависимость признака от изучаемого фактора (Реброва, 2002). Большое распространение в настоящее время получили методы многомерного статистического анализа, которые дают возможность исследовать изменчивость по совокупности признаков. Чаще всего для изучения как внутри, так и межпопуляционной изменчивости применяются методы факторного, кластерного и дискриминантного анализов. Для изучения выборок со сложной перекрывающейся изменчивостью применяется дискриминантный анализ. Этот анализ проводится на основе изначально имеющейся классификации и решает задачу отнесения существующих выборок (объектов) к одной из нескольких групп. При этом группирующий признак должен быть качественным и иметь два и более значения (Реброва, 2002). Примененные нами методы статистики широко используются в популяционной биологии (Дибиров, 1978; 1981; Семериков, 1981; Дибиров, Ростова, 1985; Борисовская, Павловская, 1987; Колосова, Ростова, 1990; Ростова, 1999, 2000, 2002; Сулейманова, Мусаев, 2008; Асадулаев, Садыкова, 2011) и др.

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

3.1 Таксономический анализ

Основной характеристики любой флоры является ее систематический состав, определяемый числом видов, родов, семейств (Толмачев, 1959, 1974; Шмидт, 1980; Юрцев, Камелин, 1991).

Приводится информация о флоре участков широколиственных лесов Предгорного и Внутреннегорного Дагестана в пределах произрастания тиса ягодного (Омарова, 2019).

Всего в таких лесах нами зарегистрировано 203 вида высших растений, относящихся к 68 семействам, 139 родам и 5 отделам (*Equisetophyta*, *Polypodiophyta*, *Pinophyta*, *Magnoliophyta*, *Lycopodiophyta*).

Прежде всего, был проведен сравнительный таксономический анализ флор трех физико-географических подрайонов Предгорного Дагестана (таблица 3.1). Выявлено, что видовое разнообразие в лесах с участием тиса ягодного по направлению от центрального подрайона к северо-западному подрайону увеличивается. Такую тенденцию можно объяснить увеличением количества атмосферных осадков в этом же направлении (Акаев и др., 1996).

Таблица 3.1 – Таксономический состав лесов с участием *Taxus baccata* L. Предгорного Дагестана

Подрайоны (популяции)	Число таксонов					
	виды		роды		семейства	
	всего	%	всего	%	всего	%
Центральный (буйнакская)	58	29,7	46	28,6	33	29,8
Юго-восточный (кайтагская)	63	32,4	54	33,6	38	34,2
Северо-западный (казбековская)	74	37,9	61	37,8	40	36,0
Сумма	195	100	161	100	111	100

Специфичными для Центрального подрайона оказались 30 видов, отсутствующие в остальных исследуемых предгорных подрайонах, наиболее яркими представителями, из которых являются: *Ajuga reptans* L., *Astragalus cicer* L., *Atropa caucasica* Kreyer., *Chelidonium majus* L., *Cirsium vulgare* (Savi) Ten., *Epilobium montanum* L., *Erigeron canadensis* (L.) Cronquist.,

Erigeron orientalis Boiss., *Euphorbia helioscopia* L., *Euphorbia helioscopia* L., *Populus tremula* L., *Scrophularia nodosa* L., *Tussilago farfara* L., *Veronica crista-galli* Steven., *Viola canina* L. и др.

Только в Северо-западном подрайоне встречается 28 видов, в том числе: *Allium paradoxum* (M. Bieb.) G. Don., *Carex pediformis* C.A. Mey., *Cephalanthera longifolia* (L.) Fritsch., *Corydalis angustifolia* (M. Bieb.) DC., *Dactylis glomerata* L., *Dactylorhiza flavescens* (K. Koch) Verm., *Lapsana communis* L., *Lathyrus hirsutus* L., *Lilium monadelphum* M. Bieb., *Limodorum abortivum* (L.) Sw., *Melica picta* K. Koch. и др.

Для Юго-восточного подрайона специфичны 23 вида, в том числе: *Calycocorsus tuberosus* (Fisch. & C.A. Mey. ex DC.) Rauschert., *Campanula hohenackeri* Fisch. & C.A. Mey., *Carex tomentosa* L., *Equisetum telmateia* Ehrh., *Frangula alnus* Mill., *Hierochloe arctica* C. Presl., *Orobanche flava* C. Mart. ex F.W. Schultz., *Hedera pastuchovii* Woronow., *Petasites albus* (L.) Gaertn. и др.

В Центральном подрайоне встречаются следующие семейства, отсутствующие в других подрайонах: *Euphorbiaceae*, *Onagraceae*, *Oxalidaceae*, *Papaveraceae*, *Salicaceae*, *Solanaceae*, *Urticaceae*; в Юго-восточном – *Araliaceae*, *Campanulaceae*, *Equisetaceae*, *Orobanchaceae*, *Rhamnaceae*, *Viburnaceae*, а в Северо-западном подрайоне – *Alliaceae*, *Ericaceae*, *Liliaceae*, *Pyrolaceae*, *Trilliaceae*.

Для всех трех предгорных подрайонов с участием *T. baccata* общими оказались 19 видов, 14 родов и 14 семейств.

В таблице 3.2 приведены результаты оценки общности флор лесов с участием тиса ягодного. В целом у всех сравниваемых групп наблюдаются невысокие значения K_j . Наибольшее сходство выявлено между флорами Юго-восточного и Северо-западного подрайонов, где значение коэффициента сходства (K_j) составило 0,40. Низкое сходство флор лесов с участием тиса подрайонов Предгорного Дагестана возможно связано с различием абиотических условий и значительной удаленностью друг от друга этих территорий (более 50 км по прямой).

Таблица 3.2 – Сходство флор лесов с участием *Taxus baccata* L. Предгорного Дагестана

Подрайоны Предгорного Дагестана	Число общих таксонов						K_j по Жаккару (1901)
	виды		роды		семейства		
	число	%	число	%	число	%	
Северо-западный / Центральный	25	19,4	20	20,2	20	36,4	0,23
Центральный / Юго- восточный	20	15,5	15	15,2	15	27,3	0,20
Юго-восточный / Северо- западный	39	30,2	33	33,3	27	49,1	0,40

Наблюдаются некоторые различия и в спектре ведущих семейств флор лесов трех предгорных участков (таблица 3.3). Наибольшее число видов в Северо-западном и Юго-восточном подрайонах представлено в семействах *Rosaceae* (7%) и *Poaceae* (3 %). В Центральном подрайоне по числу видов более богаты семейства *Asteraceae* (6 видов) а затем и *Lamiaceae* (4 вида), представителей *Fagaceae* здесь нет. В первых двух подрайонах семейство *Asteraceae* представлено только двумя и тремя видами соответственно, а в составе спектров появляется семейство *Fagaceae* с двумя видами.

Таблица 3.3 – Спектр десяти ведущих семейств флоры лесов в подрайонах Предгорного Дагестана с участием *Taxus baccata* L.

Семейства	Число родов			Число видов			% от общего числа видов		
	Ц	С	Ю	Ц	С	Ю	Ц	С	Ю
<i>Rosaceae</i>	2	8	5	2	9	6	1,6	7	4,7
<i>Poaceae</i>	-	5	4	-	5	4	-	3,9	3,1
<i>Brassicaceae</i>	2	3	-	3	4	-	2,3	3,1	-
<i>Orchidaceae</i>	-	3	2	-	3	2	-	2,3	1,6
<i>Fabaceae</i>	2	2	2	2	3	2	1,6	2,3	1,6
<i>Aceraceae</i>	-	1	1	-	3	3	-	2,3	2,3
<i>Violaceae</i>	1	1	-	4	3	-	3,1	2,3	-
<i>Asteraceae</i>	5	2	3	6	2	3	4,7	1,6	2,3
<i>Fagaceae</i>	-	2	2	-	2	2	-	1,6	1,6
<i>Apiaceae</i>	-	2	-	-	2	-	-	1,6	-
<i>Cyperaceae</i>	-	-	1	-	-	3	-	-	2,3
<i>Oleaceae</i>	-	-	2	-	-	2	-	-	1,6
<i>Cornaceae</i>	-	-	2	-	-	2	-	-	1,6
<i>Lamiaceae</i>	3	-	-	4	-	-	3,1	-	-
<i>Caryophyllaceae</i>	2	-	-	2	-	-	1,6	-	-
<i>Solanaceae</i>	2	-	-	2	-	-	1,6	-	-
<i>Scrophulariaceae</i>	2	-	-	2	-	-	1,6	-	-
<i>Salicaceae</i>	2	-	-	2	-	-	1,6	-	-
Всего в десяти семействах	23	29	24	29	36	29	22,8	28,0	22,7
Общее число таксонов	46	61	54	58	74	63	29,5	38,0	32,5

Примечание: Подрайоны Предгорного Дагестана: Ц – Центральный, С – Северо-западный, Ю – Юго-восточный

В подрайонах Ц, С и Ю на долю ведущих семейств приходится 29,5, 38,9, и до 32,5 % от флоры лесов соответственно. В целом спектр ведущих семейств предгорных подрайонов с незначительными отклонениями сходен с флорой бореальных лесов. Наблюдающиеся различия

в ранжированных спектрах семейств от флоры бореальных лесов указывают на некоторую специфичность условий лесов с произрастанием *Taxus baccata* L. в Дагестане.

При сравнении флоры предгорных и внутреннегорных лесов с участием тиса ягодного также выявлены уже более значительные различия (таблица 3.4).

По количеству видов в обоих физико-географических районах Дагестана лидируют семейства *Asteraceae* и *Rosaceae*, включающие в предгорной части 11 видов, во внутреннегорной – 7 видов соответственно. Семейство *Poaceae* в спектре ведущих семейств с 7 и 6 видами занимает третье место.

Таблица 3.4 – Объединенный спектр ведущих семейств участков леса с произрастанием тиса ягодного 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	<i>Asteraceae</i>	10	7	11	7	8,5	7,4
2	<i>Rosaceae</i>	9	5	11	7	8,5	7,4
3	<i>Poaceae</i>	6	5	7	6	5,4	6,4
4	<i>Fabaceae</i>	4	2	6	4	4,6	4,3
5	<i>Lamiaceae</i>	4	3	5	3	3,9	3,2
6	<i>Orchidaceae</i>	4	-	5	-	3,9	-
7	<i>Ranunculaceae</i>	-	3	-	6	-	6,4
8	<i>Violaceae</i>	1	-	5	-	3,9	-
9	<i>Brassicaceae</i>	3	-	4	-	3,1	-
10	<i>Cyperaceae</i>	1	-	4	-	3,1	-
11	<i>Apiaceae</i>	3	3	3	4	2,3	4,3
12	<i>Rubiaceae</i>	-	1	-	5	-	5,3
13	<i>Orchidaceae</i>	-	3	-	4	-	4,3
14	<i>Dryopteridaceae</i>	-	2	-	2	-	2,1
15	<i>Ericaceae</i>	-	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 (по Жаккару, 1901)						0,09	

В Предгорном Дагестане семейство *Fabaceae* включает 6 видов, за ним следует *Lamiaceae* (5 видов), *Orchidaceae* (5 видов) и *Violaceae* (5 видов). На долю семейств, включающих 2–4 вида (*Brassicaceae*, *Cyperaceae*, *Apiaceae*, *Celastraceae*, *Aceraceae*, *Alliaceae*, *Araceae*, *Aspleniaceae*, *Caryophyllaceae*, *Convallariaceae*, *Cornaceae*, *Fagaceae*, *Fumariaceae*, *Oleaceae*, *Primulaceae*, *Pyrolaceae*, *Rhamnaceae*, *Rubiaceae*, *Salicaceae*, *Sambucaceae*, *Scrophulariaceae*, *Solanaceae*, *Tiliaceae*) приходится 54 вида или 41,9 % от общего их числа. Монотипными на исследованных участках лесов являются 25 семейств, в том числе *Araliaceae*,

Asclepiadaceae, *Campanulaceae*, *Caprifoliaceae*, *Orobanchaceae*, *Trilliaceae* и др., которые составляют 19,4 % от общего числа выявленных видов.

В лесах Предгорного Дагестана на некоторых массивах встречаются и представители семейства *Orchidaceae*, что можно объяснить наличием благоприятных условий для их произрастания.

В составе спектра ведущих семейств внутреннегорных лесов появляются *Dryopteridaceae* и *Ericaceae* (по два вида). В целом для лесов Дагестана с участием тиса ягодного спектр ведущих семейств имеет незначительные отклонения от флоры бореальных лесов.

В таблице 3.4 показано количество общих для сравниваемых районов таксонов и коэффициент общности флор. Общими для двух изолированных территорий лесов с участием *T. baccata* являются всего 20 видов, что составляет 9,9 %, общих родов 18 (12,1%), общих семейств 18 (33, %). Значение K_j составило 0,09, что указывает на значительные различия состава флор.

В предгорных лесах встречаются представители следующих семейств, отсутствующие во внутреннегорных лесах: *Aceraceae*, *Alliaceae*, *Araceae*, *Araliaceae*, *Asclepiadaceae*, *Brassicaceae*, *Campanulaceae*, *Convallariaceae*, *Cornaceae*, *Corylaceae*, *Dioscoreaceae*, *Equisetaceae*, *Euphorbiaceae*, *Fagaceae*, *Fumariaceae*, *Hyacinthaceae*, *Liliaceae*, *Oleaceae*, *Onagraceae*, *Papaveraceae*, *Rhamnaceae*, *Sambucaceae*, *Solanaceae*, *Tiliaceae*, *Trilliaceae*, *Ulmaceae*, *Urticaceae*.

Встречаются во Внутреннегорном Дагестане, но отсутствуют в предгорных лесах представители семейств *Adiantaceae*, *Berberidaceae*, *Crassulaceae*, *Cupressaceae*, *Gentianaceae*, *Pinaceae*, *Plantaginaceae*, *Polygalaceae*, *Pteridaceae*, *Thymelaeaceae*, *Valerianaceae*, *Woodsiaceae*.

Предгорные леса с участием *T. baccata* отличаются присутствием в них следующих видов: *Acer campestre* L., *A. laetum* C.A. Mey., *A. platanoides* L., *Allium paradoxum* (M. Bieb.) G. Don., *Al. ursinum* L., *Arum consobrinum* Schott., *Ar. orientale* Bieb., *Hedera pastuchovii* Woronow ex Grossh., *Vincetoxicum schmalhauseni* (Kusn.) Stank., *Cardamine impatiens* L., *Dentaria bulbifera* L., *Dentaria quinquefolia* Bieb., *Pachyphragma macrophyllum* (Hoffm.) N. Busch., *Campanula hohenackeri* Fisch. & C.A. Mey., *Calystegia sepium* (L.) R. Br., *Swida australis* (C.A. Mey.) Pojark. ex Grossh., *Cornus mas* L., *Corylus avellana* L., *Tamus communis* L., *Equisetum telmateia* Ehrh., *Euphorbia helioscopia* L., *Fagus orientalis* Lipsky., *Quercus petraea* (Matt.) Liebl., *Corydalis angustifolia* (M. Bieb.) DC., *Corydalis marschalliana* (Pall. ex Willd.) Pers., *Scilla siberica* Haw., *Lilium monodelphum* M. Bieb., *Fraxinus excelsior* L., *Ligustrum vulgare* L., *Epilobium montanum* L., *Chelidonium majus* L., *Frangula alnus* Mill., *Rhamnus cathartica* L., *Sambucus ebulus* L., *Sambucus*

nigra L., *Atropa caucasica* Kreyer., *Physalis alkekengi* L., *Tilia begoniifolia* Steven., *Tilia cordata* Mill., *Paris quadrifolia* L., *Urtica dioica* L.

Во Внутреннегорном Дагестане леса с участием *T. baccata* отличаются присутствием в них следующих видов: *Adiantum capillus-veneris* L., *Berberis vulgaris* L., *Sedum oppositifolium* Sims., *Sedum caucasicum* (Grossh.) Boriss., *Juniperus oblonga* M. Bieb., *Gentiana cruciata* L., *Pinus kochiana* Klotzsch ex K. Koch., *Plantago major* L., *Plantago lanceolata* L., *Polygala anatolica* Boiss. & Heldr., *Polygala caucasica* Rupr., *Polypodium vulgare* L., *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn., *Pteridium tauricum* V.I. Krecz., *Daphne glomerata* Lam., *Vareriana tiliifolia* Troitsky., *Valeriana alliarifolia* Adams., *Woodsia fragilis* (Trevis.) Moore.

Между предгорными и внутреннегорными участками лесов Дагестана выявлено существенное различие и по видовому богатству (таблица 3.5). Во внутреннегорных лесах зафиксировано 94 вида, относящихся к 67 родам и к 42 семействам, что составляет 46,3 % от общей флоры, в предгорных лесах 129 видов, относящихся 99 родам и 55 семействам, что составляет 63,5 % от общей флоры (разница – 35 видов).

Таблица 3.5 – Таксономический состав лесов Предгорного и Внутреннегорного Дагестана

Физико-географические районы	Количество таксонов					
	видов		родов		Семейств	
	всего	%	всего	%	всего	%
Предгорный Дагестан	129	63,5	99	71,2	55	80,9
Внутреннегорный Дагестан	94	46,3	67	48,2	42	61,8

В таблице 3.6 приведен объединенный спектр ведущих семейств в изученных лесах Дагестана. Семейств, в которых 5 и больше видов оказалось 12, что составляет 52,2 % (106 видов) от общего числа.

Таблица 3.6 – Спектр десяти ведущих семейств объединенной флоры лесов Дагестана с произрастанием *Taxus baccata* L.

Место во флоре	Семейство	Число родов	Число видов	% от общего числа видов
1	2	3	4	5
1	Asteraceae	16	18	8,9
2	Rosaceae	11	16	7,9
3	Poaceae	8	11	5,4
4	Orchidaceae	7	9	4,4
5	Fabaceae	4	9	4,4
6	Apiaceae	6	7	3,4

Продолжение таблицы 3.6

1	2	3	4	5
7	Lamiaceae	5	7	3,4
8	Ranunculaceae	4	7	3,4
9	Cyperaceae	1	6	3
10	Violaceae	1	6	3
Всего		63	96	47,2

Наиболее представительным оказалось семейство *Asteraceae* – 18 видов (8,9 %) из 16 родов. На втором месте семейство *Rosaceae*, в составе которого 16 вида (7,9 %) из 11 родов. Третье место заняло семейство *Poaceae*, в его составе 11 видов (5,4 %) из 8 родов.

В составе семейства *Orchidaceae* и *Fabaceae* по 9 видов (4,4 %). Далее по убывающей располагаются семейства *Apiaceae*, *Lamiaceae*, *Ranunculaceae*, *Cyperaceae*, *Violaceae*, *Scrophulariaceae*, *Rubiaceae*. Как видно спектра ведущих семейств, флора лесов Дагестана с участием тиса ягодного в основном соответствует закономерности, присущей для флоры бореальных лесов.

3.2 Биоморфологический анализ

Каждая флора имеет в своем составе виды растений, различающиеся не только по таксономической принадлежности, но и по размерам надземной части, внешнему виду, ареалам и экологии. Поэтому изучение флоры не может быть полным без анализа жизненных форм, поскольку ее биоморфологическая структура отражает характер адаптации растений к набору условий среды, сложившихся в определенных экотопах.

Известно, что жизненная форма вырабатывается в процессе длительной эволюции растений, её признаки закрепляются в генотипе и проявляются в онтогенезе растений при наличии подходящих условий (Серябряков, 1962;1964). Поэтому как выражение общих приспособительных черт к определенной среде обитания, жизненные формы растений являются важной характеристикой структуры растительного покрова и взаимодействия растительных группировок со средой обитания.

В настоящее время нет общепринятой системы жизненных форм растений, хотя попыток такой разработки имеется немало, начиная с начала XIX века и до наших дней (Серябряков, 1962; 1964; Горышина, 1979; Джамалова, 2003;). Наиболее удобными, непревзойденными по широте практического использования являются классификации, предложенные Раункиером (1934; 1937) и Серебряковым (1962; 1964).

В основу классификации Серебрякова положен признак продолжительности жизни всего растения и его скелетных осей (сложная и многоступенчатая система жизненных форм).

Система же Раункиера основана на климатически обусловленных морфофизиологических аспектах эволюции вегетативного тела растения, на степени защищенности почек возобновления и концов побегов от неблагоприятного холодного или засушливого сезонов года.

При биоморфологическом анализе лесной флоры нет необходимости в применении очень дробных единиц классификации жизненных форм, поскольку встречающиеся здесь представители видов существенно отличаются между собой независимо от типов сообществ. Принимая во внимание вышесказанное, основой для анализа жизненных форм лесной растительности с участием тиса ягодного в наших исследованиях послужила система жизненных форм К. Раункиера, где, Тг – терофиты, Кг - криптофиты, Нк – гемикриптофиты, Ph – фанерофиты, Ch – хамефиты.

В изученных нами сообществах с участием тиса ведущее положение занимают гемикриптофиты (36,5 % от общего числа видов) – многолетние травы, у которых на неблагоприятный период почки возобновления, располагаются на уровне почвы (таблица 3.7). Они защищены собственными чешуями, отмершими надземными органами растений, в том числе лесной подстилкой. Представители данной группы (*Primula macrocalyx* Bung., *Pachyphragma macrophyllum* (Hoffm.) N. Busch, *Ajuga reptans* L., *Viola reichenbachiana* Jord., *Fragaria vesca* L., *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, *Plantago major* L.) наиболее приспособлены к перенесению неблагоприятного холодного периода. В предгорных лесах доля гемикриптофитов составляет – 31 % (40 видов), во внутреннегорных лесах 45,7 % (43 вида) (Омарова, 2021).

Таблица 3.7 – Спектр жизненных форм растений лесов Дагестан с участием *Taxus baccata* L. (по Раункиеру).

Физико-географические подрайоны и районы	Ph		Ch		Нк		Кг		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
Внутригорный	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

Следующая по величине группа – криптофиты (68 видов, 33,5 %). Их почки возобновления, которых зимуют под землей на корневищах, каудексах, луковицах или клубнях

(геофиты). Крпифиты приспособлены к переживанию длительного сухого периода, вызванного засухой или морозами (*Polygonatum orientale* Desf., *Scilla siberica* Haw., *Carex sylvatica* Huds., *Vicia cracca* L., *Anemone ranunculoides* L. и др.). Количество таких видов в Предгорных районах – 44 (34,1%), во внутреннегорном – 28 (29,8%).

Терофиты – однолетние растения, переживающие неблагоприятные условия в виде покоящихся семян, составляют 5,4 % от общего числа видов (предгории – 6,2 %, внутригории – 5,3 %). Больше половины из них приурочены к засушливым и слабоувлажненным лесным полянно-опушечным местообитаниям (*Bromus commutatus* Schrad., *Lathyrus hirsutus* L., *Trifolium arvense* L., *Erigeron canadensis* L., *Galium aparine* L., *Silene italica* (L.) Pers. и др.) В лесу терофитов относительно мало, процесс терофитизации больше присущ нарушенным флорам, являясь характерной чертой деградированных территорий за счет увеличения открытых местообитаний.

Группа фанерофитов представлена 47 видами, большая доля из которых принадлежит мезофанерофитам (собственно деревьям) (23,2 %). Виды растений данной группы приспособлены к перенесению неблагоприятных условий в умеренно холодном климате, хотя их почки возобновления располагаются высоко над землей и защищены лишь только почечными чешуями (*Fagus orientalis* Lipsky, *Quercus petraea* (Matt.) Liebl., *Tilia begoniifolia* Steven, *Carpinus caucasica* Grossh., *Salix caprea* L. и др.). Росту и развитию фанерофитов благоприятствует влажный и теплый климат, в котором они господствуют (Серебряков, 1962). Доля участия в предгории – 28,7 %, во внутреннегории – 16 %).

Самой малочисленной группой являются хамефиты (3 вида -1,5 %) – невысокие кустарнички, полукустарнички и некоторые травы, у которых почки возобновления располагаются невысоко над почвой и зависят от глубины снежного покрова, который их защищает. В пределах исследуемой территории эти растения встречаются в составе лесных сообществ только во Внутреннегорном Дагестане (*Rubus saxatilis* L., *Sedum caucasicum* (Grossh.) H. Ohba, *Sedum oppositifolium* Sims).

Полученные результаты показывают, что спектр биоморф изученных лесов (рисунок 3.1) имеет высокое сходство с таковым всей флоры Дагестана, где ведущее положение занимают многолетние травянистые формы.

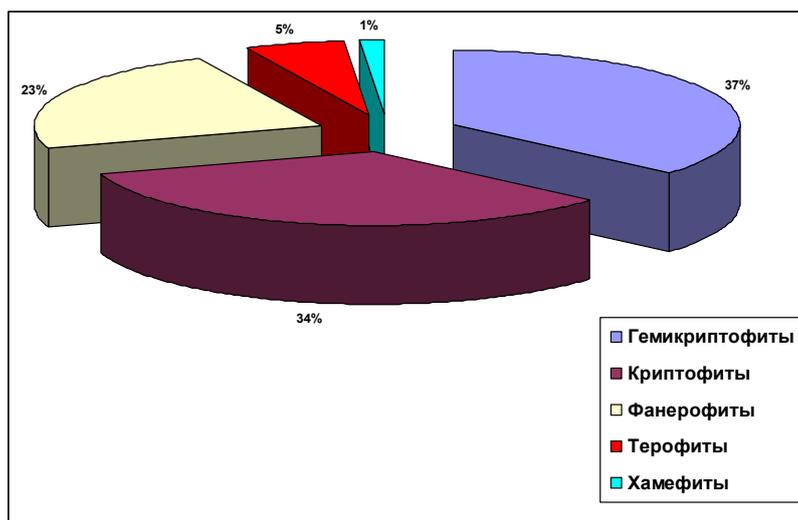


Рисунок 3.1 – Соотношение жизненных форм в лесах Дагестана с участием *Taxus baccata* L.

Общее лидирующее положение гемикриптофитов объясняется обилием в лесах, с участием *T. baccata* L. эфемероидов, использующих для своего развития ранневесенний период до облиствения крон древесных видов.

Если расположить жизненные формы изученных участков в убывающей последовательности их участия в исследуемой флоре (рисунок 3.1), получается следующий ранжированный ряд: Нк (74) – Кг (68) – Ph (47) – Th (11) – Ch (3). Данный ряд демонстрируют общий биоморфологический спектр Предгорных лесов Дагестана.

При рассмотрении спектров жизненных форм во флорах отдельных участков видно, что спектр Внутреннегорного участка очень схож со спектром всей флоры лесов Дагестана, а в предгорных районах наблюдается незначительное различия по численности криптофитов и гемикриптофитов (рисунок 3.2).

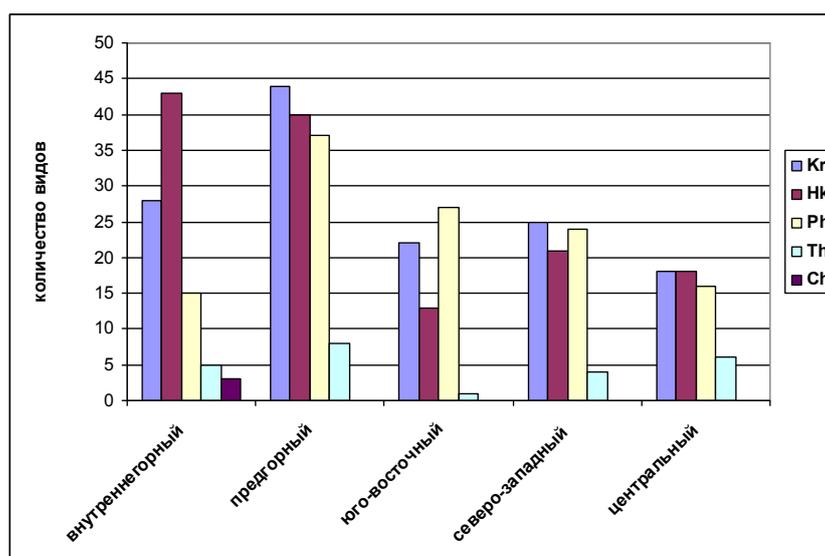


Рисунок 3.2 – Спектр биоморф лесов Дагестана с участием *Taxus baccata* L.

Незначительные различия, касающиеся доли терофитов и хамефитов в лесах с участием тиса, не вносят существенных различий в общий порядок соотношения биоморф во флоре лесов Дагестана, что указывает и на высокое сходство их экологических условий.

3.3 Географический анализ

Выделение географических элементов, т. е. подразделение исследуемой флоры на группы видов, имеющих сходное распространение, является важной составляющей анализа флоры. При этом любая флора состоит из видов, имеющих разные ареалы, как по площади, так и по географическому положению. Поэтому географический анализ базируется на определенной системе классификации, отражающей иерархию фитогеографического районирования земного шара (Портениер, 2000, 2012).

Каждый вид во флоре может быть отнесен к определенному географическому элементу, и в целом региональная флора состоит из совокупности географических элементов, отражающих положение ареала в системе выделов природного, комплексного ботанико-географического районирования Земли (Юрцев, Камелин, 1991).

Наиболее известной при географическом анализе флоры Кавказа остается система географических ареалов, разработанная А.А. Гроссгеймом (1936). На Кавказе им выделено 7 типов ареалов, которые подразделены на 18 классов и 74 группы. К основным типам отнесены: древний (третичный) лесной, бореальный, степной, ксерофильный, пустынный, кавказский и адвентивный ареалы. По мнению А.А. Гроссгейма, представленные подразделения отражают не только географическую, но и историческую сущность ареалов и являются отражением генезиса флоры.

На формирование состава географических элементов Дагестана большое влияние оказала пути миграции видов, автохтонность и длительность развития флоры (Лепехина, 2002).

В своем анализе мы руководствуемся системой географических элементов флоры Кавказа, разработанной А.А. Гроссгеймом (1936). Согласно этой системе, нами выделены 12 географических элементов, объединённых в 5 типов: древний (третичный) лесной, бореальный, степной, ксерофильный, кавказский (таблица 3.8).

В исследованных участках леса пяти физико-географических районов и подрайонов наибольшее число видов относится к бореальному типу – от 61,1 до 71,4 % от общего числа видов. Растения этого типа ареала занимают, в основном, лесную зону Северного полушария.

В предгорных лесах в группе бореальных растений преобладают геоэлементы палеарктического (35,0–27,1 %) и европейского (30,0–23,3%) классов; во внутреннегорном лесу

с участием тиса больше палеарктических (22–23,4%) геоэлементов, что в целом характерно для широколиственных лесов умеренного пояса. Некоторые различия, видимо, связаны со спецификой экологии территорий и в целом с историей флорогенеза Кавказа.

Из бореальных видов во всех изученных лесах (включая и Внутреннегорный Дагестан) преобладают виды, отнесенные к палеарктическому классу – их 52 (25,6%). Как правило, это виды, занимающие в основном лесную зону Северного полушария. В составе этого класса преобладают виды палеарктической лесной группы – 32 (15,8%), что совпадает с составом растений лесов Европы и Азии; растений нелесных местообитаний значительно меньше (*Galium odoratum* L., *Rhamnus cathartica* L., *Frangula alnus* Mill., *Cardamine impatiens* L., *Tussilago farfara* L., *Viola mirabilis* L., *Sorbus aucuparia* L. и др.). Встречаются также представители западно-палеарктической группы (18 видов, в т.ч. *Rosa canina* L., *Trifolium arvense* L., *Gentiana cruciata* L., *Viburnum opulus* L., *Polygala caucasica* Rupr., *Ajuga reptans* L. и др.), которые широко распространены в Европе, на Урале и в Западной Сибири. Из растений палеарктической лесной группы 2 вида (*Dactylis glomerata* L., *Scrophullaria nodosa* L.) имеют евро-сибирско-североамериканское происхождение.

Таблица 3.8 – 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 (объед.)	В	Общее
Малоаз.-средиземн-кий древний	4	2	5	5	2	6
Колхидский	1	2	2	2	2	4
Гирканский	4	1	5	7	-	7
Всего / % от общего	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
Всего / % от общего	71,4	67,2	60,8	57,4	6,4	61,1
Паннойский			2	2		2
Понтический	1	1	2	2	1	3
Всего / % от общего	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
Центральноазиатский горный		1	1	1	1	1
Всего / % от общего	12,7	12,1	14,9	11,6	20,2	15,8
Кавказский	7	4	4	12	15	20
Всего / % от общего	11,1	6,9	5,4	9,3	15,9	9,9
Неустановленный					1	1
Всего / % от общего					1,1	0,5

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

Следующий по численности – класс европейский, который включает 49 видов (24,1 %). Виды этого класса приурочены в основном к северной и средней частям Европы, исключая южные средиземноморские районы. Прежде всего, это виды европейской лесной и горной групп – 24 (11,8 %): *Bromus commutatus* Schrad., *Festuca pratensis* Huds., *Sorbus torminalis* (L.) Crantz, *Viola odorata* L., *Acer platanoides* L., *Sanicula europaea* L., *Dentaria bulbifera* (L.) Crantz, *Fraxinus excelsior* L., *Pyrola media* Sw., *Taxus baccata* L., *Anemone ranunculoides* L., *Allium ursinum* L., *Phyllitis scolopendrium* (L.) Newman, *Carex sylvatica* Huds. и др.; в т.ч. средиземноморско-европейской переходной группы – 12 (5,9 %): *Orchis coriophora* (L.) R.M. Bateman, Pridgeon et M.W. Chase, *Lathyrus hirsutus* L., *Laser trilobum* (L.) Borkh., *Sambucus naira* L. и др.; средне-европейской лесной группы – 5 видов (2,5%) Виды последней группы приурочены к более узкой области, чем европейские горные, а именно к территории Средней Европы (Франция, Германия, частично Австро-Венгрия): *Polygonatum verticillatum* (L.) All., *Crataegus monogyna* Jacq., *Acer campestre* L., *Laser trilobum* (L.) Borkh., *Viola reichenbachiana* Jord. ex Boreau.

Голарктический класс представлен 23 видами (11,3 %), наибольшее число которых входит в голарктически-арктическую группу (16 видов – 7,9 % от общего числа): *Polypodium vulgare* L., *Goodyera repens* (L.) R. Br., *Calystegia sepium* (L.) R. Br., *Oxalis acetosella* L., *Thalictrum minus* L., *Thalictrum foetidum* L., *Leucanthemum vulgare* Lam., *Pyrola rotundifolia* L. и др.; голарктическая лесная группа малочисленная – виды *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, *Pteridium aquilinum*, (L.) Kuhn, *Poa nemoralis* L., ареалы, которых соответствуют лесным областям Европы, Сибири и Северной Америки. Голарктическая горная группа включает виды высокогорий – *Gymnocarpium robertianum* (Hoffm.) Newman, *Asplenium trichomanes* L., *Asplenium ruta-muraria* L., распространенные от Альп Европы через горные кряжи Азии до горных систем Северной Америки.

Участие видов ксерофильного типа составляет 15,8 % (32 вида) и колеблется от 11,6 % (15 видов) до 20,2 % (19 видов). В лесах Предгорного Дагестана больше число геоэлементов средиземноморского класса (8 – 6,2 %), а во Внутреннегорном Дагестане переднеазиатского класса (15 видов – 15,9 %). Последний тип включает сложный комплекс Средиземноморской флоры и имеет обширные области распространения (Малая, Передняя Азия, Иран, северо-западная Индия, Центральная Азия).

В объединенной флоре лесов Дагестана с участием тиса переднеазиатский класс представлен двадцатью видами (9,9 %), из которых в переднеазиатскую группу входят *Mespilus*

germanica L., *Corydalis marschalliana* (Pall. ex Willd.) Pers., *Swida australis* (C.A. Mey.) Pojark. ex Grossh., *Viburnum lantana* L. (1,9 %); малоазийскую группу *Pinus kochiana* Klotzsch ex K. Koch, *Teucrium orientale* L., *Polygala anatolica* Boiss. & Heldr. (1,5 %); ирано-туранскую группу *Calycocorsus tuberosus* (Fisch. & C.A. Mey. ex DC.) Rauschert и Малоазийско-кавказскую группу *Polygonatum orientale* Desf., *Alchemilla sericea* Willd., *Ranunculus oreophilus* M. Bieb., *Centaurea phrygia* L., *Astrantia maxima* Pall., *Daphne glomerata* Lam. и др. (5,9 %).

Средиземноморский класс включает одиннадцать видов (5,4 %). Здесь представлены шесть видов средиземноморской группы (3%): *Adiantum capillus-veneris* L., *Physospermum cornubiense* (L.) DC., *Silene italica* (L.) Pers., *Cornus mas* L. и др., четыре вида восточно-средиземноморской группы (*Arum orientale* M. Bieb., *Prunus divaricata* Ehrh., *Carpinus caucasica* Grossh., *Valeriana alliarifolia* Adams и 1 вид *Poa bulbosa* L.) из средиземноморско-сарматской группы.

Центрально-азиатский класс, включает вид *Primula macrocalyx* Bung., относящийся к центрально-азиатской группе с ареалом Памиро-Алай, Тянь-Шань, Тарбагатай, южный Алтай.

Кавказский тип имеет в своем составе 20 видов – 9,9%; больше их во внутреннегорных лесах – 15 видов (15,9 %). Последнее объясняется тенденцией к увеличению эндемичных видов с ростом высоты над уровнем моря, что является характерной особенностью Кавказской флоры. В предгорных лесах кавказских видов 12 (9,3 %), с наибольшим числом в юго-восточном подрайоне – 7 видов (11,1 %). Ареалы их связаны по своему происхождению с Главным кавказским хребтом.

Из общего числа кавказских видов кавказскую группу представляют *Polygonatum glaberrimum* K. Koch, *Pyrus caucasica* Fed., *Rosa pimpinellifolia* L., *Vicia truncatula* Fisch. ex M. Bieb., *Ranunculus caucasicus* M. Bieb., *Psephellus dealbatus* (Willd.) K. Koch, *Galium valantioides* M. Bieb. и др. (9,9 %). Это группа видов общекавказского происхождения, как лесные, так и альпийские. К Дагестанской группе относится вид *Delphinium crispulum* Rupr., ареал которого связан с внутренним Нагорным Дагестаном, в основном с его известковой части. Центрально-закавказская (иберийская), включает один вид – *Corydalis angustifolia* (M. Bieb.) DC. с ареалом в Центральном Закавказье.

На долю древнего (третичного) лесного типа приходится 17 видов – 8,4 % от общего числа видов. Доля их участия в Предгорных лесах выше (14 видов), чем во внутреннегорном – 4 вида: Центральный предгорный подрайон (5 видов) уступает двум другим подрайонам (Юго-восточный: 9 видов и Северо-западный: 12 видов). Виды этого типа – представители древней лесной флоры третичного периода, сохранившиеся в определенных местах Средиземноморской области с благоприятными условиями.

В древний лесной тип включены три класса: Малоазийско-средиземноморский древний, Колхидский, Гирканский. Малоазийско-средиземноморский древний класс представлен видами двух групп – Восточно-средиземноморской древней (*Primula sibthorpii* Huds., *Fagus orientalis* Lipsky, *Rhododendron luteum* Sweet, *Dentaria quinquefolia* (M. Bieb.) Schmalh) и Средиземноморской древней (*Pteridium tauricum* V.I. Krecz., *Tamus communis* L.).

Колхидский класс в дагестанских лесах с участием тиса представлен одним единственным видом *Pachyphragma macrophyllum* (Hoffm.) N. Busch колхидской группы, и тремя видами (*Rubus caucasicus* Focke, *Vicia balansae* Boiss., *Chaerophyllum roseum* M. Bieb.) колхидско-кавказской переходной группы, которые занимают область колхидской флоры и Главного Кавказского хребта.

Гирканский класс представлен тремя видами гирканской группы: *Hedera pastuchovii* Woronow, *Veronica peduncularis* M. Bieb., *Allium paradoxum* (M. Bieb.) G. Don: это чаще лесные растения, реже растения опушек, скал или болот, область распространения сосредоточена в основном в Северном Иране. В ее состав входит колхидско-гирканская группа, это малочисленная группа, представленная лесной, горным мезофильным типом, 4 вида: *Arum consobrinum* M. Bieb., *Festuca drymeja* Mert. & W.D.J. Koch, *Acer laetum* C.A. Mey., *Atropa caucasica* Kreyer и Колхидско-кавказская группа, многочисленная группа, ареал, который обнимает область колхидской флоры и Главного Кавказского хребта в наших исследованиях включает 3 вида: *Rubus caucasicus* Focke, *Vicia balansae* Boiss., *Chaerophyllum roseum* M. Bieb.

Самым незначительным по доле участия видов является степной тип – 2,5 % (5 видов), с колебанием от 1,1 % во внутреннегорном участке до 3,1 % (4 вида) в предгорных участках. Количество видов колеблется и внутри подрайонов от 1,6 и 1,7 % (Юго-восточный и Центральный) до 5,4 % (Северо-западный). Виды этого типа имеют широкий степной ареал, простирающийся от Юго-восточной Европы к северному Казахстану и южной Сибири. Тип степных видов включает два класса: Паннонский и Понтический.

Паннонский класс представлен паннонской группой с двумя видами: *Melica picta* K. Koch, *Viola suavis* M. Bieb. Понтический класс представлен одним видом понтической основной группы – *Vincetoxicum schmalhauseni* (Kusn.) Stankov, одним видом понтичеко-кавказской переходной группы – *Scilla siberica* Haw. и одним видом понтичеко-сарматской переходной группы – *Salvia tesquicola* Klokov & Pobed. Ареал данного класса охватывает Украинско-Донскую подпровинцию Понтической провинции, являющейся основным центром развития степной флоры.

Система геоэлементов, с указанием абсолютного числа видов и их процентное участие представлены на рисунок 3.3.

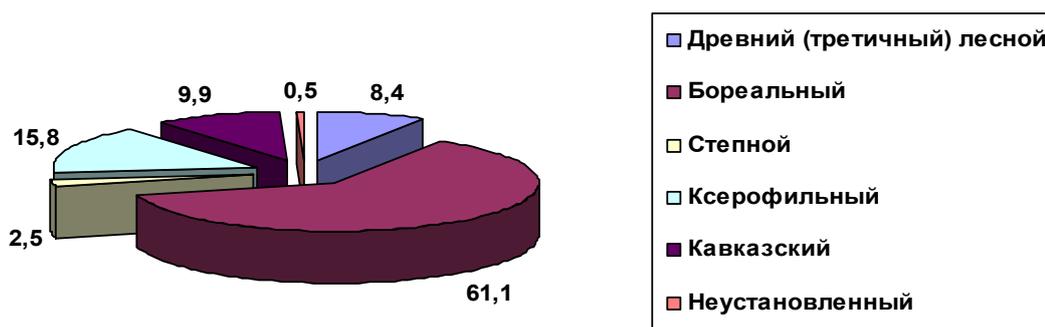


Рисунок 3.3 – Соотношение географических элементов во флоре лесов Дагестана с участием *Taxus baccata* L.

Географический анализ показал, что в формировании флоры лесов Дагестана с участием *Taxus baccata* L. принимают участие 12 географических элементов. В целом изученная флора имеет ярко выраженную бореальную основу, в которой большое место занимают палеарктические (52 вида), европейские (47 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.

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

Основы системы критериев для оценки природоохранной значимости растительных сообществ были заложены Е.М. Лавренко (1971) и развиты в ряде работ (Зеленая книга Украинской ССР..., 1987; Зеленая книга Сибири, 1996; Булохов, 2001, 2003; Мартыненко, 2009).

Для оценки природоохранной значимости растительных сообществ с участием тиса ягодного нами использована система критериев, разработанная В. Б. Мартыненко с соавторами в Лаборатории геоботаники и охраны растительности Института биологии Уфимского научного центра РАН (Ямалов и др., 2012). Как критерии оценки ими предложены восемь показателей: флористическая значимость (F) (наличие редких видов, занесенных в Красные книги, эндемиков, реликтов, видов на границе ареала), фитосоциологическая ценность (B) (уникальность флористического состава синтаксона и связь синтаксона с ареалом высшей единицы), распространение (S) (площадь сообществ и характер их распределения в

пространстве), естественность (N) (характеризует степень ненарушенности сообществ), сокращение ареала (D) (показатель современного состояния растительных сообществ и тенденции дальнейшего уменьшения занимаемой площади), восстанавливаемость (V) (показатель восстановительного потенциала сообществ; продолжительность периода, необходимого для восстановления), категория охраны (C) (общая ценность сообщества как объекта охраны), обеспеченность охраной (P) (отражает долю сообществ, которые охвачены охраной). Все критерии корректируются поправочными коэффициентами, значения которых отражают важность данной оценки для определения природоохранной значимости сообщества (Мартыненко и др., 2015).

При оценке природоохранной значимости в пяти анализированных сообществах выявлено участие 9 видов растений занесенных в Красную книгу РД (2009, 2020) – *Taxus baccata* L., *Betula raddeana* Trautv., *Lilium monadelphum* Adams, *Smilax excelsa* L., *Hedera pastuchovii* Woronow, *Acer laetum* C.A. Mey., *Cephalanthera longifolia* (L.) Fritsch, *Pyrola media* Sw., *Tilia begoniifolia* Steven и 7 видов занесенных в Красную книгу РФ (2008) – *Taxus baccata* L., *Betula raddeana* Trautv., *Hedera pastuchovii* Woronow, *Cephalanthera longifolia* (L.) Fritsch, *Tilia begoniifolia* Steven, *Woodsia fragilis* (C.A. Mey.) J. Sm., *Lathyrus cyaneus* (Steven) K. Koch.

Таблица 3.9 – 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/ Pinetum kochianaе oxalidoso-hylocomiosum	9	3	4	3	0	2	3	4	164	21	28	5
2	Буйнакская/ Fagetum carpinoso-varioherbosum	3	3	4	1	4	2	2	4	58	9	2	1
3	Казбековская/ Fagetum carpinoso-varioherbosum	9	3	4	3	0	2	3	4	57	15	4	6
4	Кайтагская/ Fagetum carpinoso-varioherbosum	6	3	4	3	0	2	2	4	37	12	1	2
5	Табасаранская/ Fagetum ilexoso-varioherbosum	9	3	4	3	0	2	3	4	30	10	1	3

Примечание. В таблице приняты следующие обозначения: F – флористическая значимость, B – фитосоциологическая ценность, S – распространение, N – естественность, D – сокращение площади, V – восстанавливаемость, C – категория охраны, P – обеспеченность охраной, n – кол-во видов на сообщество, r – реликты, э – эндемики, кр. кн. – виды, занесенные в Красные книги республики Дагестан и Российской Федерации.

В таблице 3.9 приведены результаты оценки природоохранной значимости ассоциаций. Система включает в себя 8 критериев. При этом 3 из 5 сообществ имеют очень высокие

показатели флористической значимости (F9), в них отмечены от 2 до 9 видов, занесенных в Красные Книги региона и Российской Федерации и высокий процент эндемизма и реликтовости.

По фитосоциологической ценности все изученные сообщества получили средние баллы (В 3), т.е. они являются типичными для данного типа растительности и имеют большой ареал и низкое постоянство (S4), три из них (*Pinetum kochianae oxalidoso-hylocomiosum*, *Fagetum carpinoso-varioherbosum*, *Fagetum ilexoso varioherbosum*) являются естественными с незначительной степенью нарушенности (N3):

Ассоциация *Fagetum carpinoso-varioherbosum* (N1) отнесена к синантропным, в настоящее время здесь идут первые стадии восстановительных сукцессий, где отмечено сокращение площади на 30-60% (D2). Площади остальных сообществ в настоящее время остаются стабильными, (D0) не сокращаются и не увеличиваются. Большинство исследованных сообществ восстанавливаются в течение длительного периода – более 100 лет (V2).

Высокую ценность как объекта охраны (C3) по общему количеству баллов в сумме по всем критериям имеют три ассоциации: *Pinetum kochianae oxalidoso-hylocomiosum*, *Fagetum carpinoso-varioherbosum*, *Fagetum ilexoso varioherbosum*, что связано с высокой флористической и фитосоциологической их значимостью.

Ассоциация *Fagetum carpinoso-varioherbosum*, несмотря на богатое видовое разнообразие (58 видов) получил низкие баллы по категориям охраны (C2), хотя здесь отмечены реликты (9), встречаются эндемики (1) и сам *Taxus baccata* L. занесённый в Красные книги Дагестана и Российской Федерации.

Современное состояние охраны изученных растительных сообществ с участием тиса ягодного остается неудовлетворительным. В местах произрастания сообществ с участием редких видов необходимо создание ООПТ. Некоторые сообщества хоть и не имеют нуждающихся в охране видов, но имеют высокую фитосоциологическую ценность, так как представляют редкие типы растительности Дагестана.

3.5 Послепожарная демутиация буково-тисового леса в Предгорном Дагестане

Естественные леса имеют длительный период формирования и являются сложнейшими динамическими системами (Карпачевский, 2009). В результате долгих внутривидовых и межвидовых взаимодействий в них складывается видовой состав растений, приспособленный к климату и почвенно-грунтовым условиям (Петров, 1991). При этом уже сложившиеся леса систематически подвергаются нарушениям. Эти нарушения могут иметь разные масштабы. Микро- и мезонарушения связаны с гибелью отдельных крупных деревьев и формируют

мозаику местообитаний, обеспечивающую устойчивую динамику существования всей биотической системы. Более масштабные нарушения (макронарушения) связаны с последствиями рубок, пожаров и различных катастроф.

Согласно современным представлениям, восстановительный потенциал растительного покрова является единственным механизмом эффективного поддержания стабильности экосистем после нарушений. Изучение процессов восстановления позволяет определить скорость компенсации растительными сообществами изменений, вызванных действием нарушающего фактора (Горшков, 2001). Характер демуляции растительных сообществ особенно наглядно проявляется после лесных пожаров (Шенников, 1964; Фуряев, 1979; Дапылдай, 2010;). Пожар как природное явление и периодически действующий экологический фактор играет существенную роль в формировании лесных экосистем. На существование целой группы лесных видов, связанных с пожарами, указывали Т.А. Работнов (1978), Н.С. Санникова (1977), М.Л. Карпачевский (2009).

Восстановление лесов после пожаров зависит от их географического расположения и климата, структуры ландшафта и размера гари, биологических и экологических особенностей видов деревьев, типа леса и его сукцессионной фазы, вида пожара, наличия источников и качества семян и т.д.

Многие леса очень ценны тем, что в их составе произрастают редкие, эндемичные и реликтовые виды (Омарова и др., 2010; Омарова, Асадулаев, 2012; Краснопевцева, 2012). К таким лесам относятся и предгорные буковые леса Дагестана с участием тиса ягодного.

Представлены результаты анализа начального этапа постпирогенных флористических изменений в буковом лесу Предгорного Дагестана, выявлены вторично-пионерные виды с учетом пожароустойчивости деревьев (Омарова, Асадулаев, 2016).

Работа проводилась на участке «Терменлик» (965 м. над уровнем моря) северо-восточного склона Гимринского хребта, СШ 42° 44' 77,9"; ВД 46° 59' 96,4".

Летом 2010 г. при обследовании этого леса нами был обнаружен сгоревший участок площадью около 5 га. Согласно ГОСТ 17.6.1.01-83 «Охрана природы. Охрана и защита лесов. Термины и определения» по общему состоянию деревьев и травянистой растительности пожар отнесен нами к повальному виду, охватившему все компоненты лесного биогеоценоза.

По нашим подсчетам на участке в результате пожара погибло более 500 деревьев тиса ягодного и полностью повреждена надземная часть травянистой и кустарниковой растительности. Только у деревьев первой величины (в основном, у буков) верхушки при первом осмотре оставались зелеными. Осенью того же года при повторном осмотре участка кроны у деревьев бука также были полностью высохшие.

Весной 2011 г. при маршрутном обследовании сгоревшего участка леса в травостое было обнаружено множество всходов *Fagus orientalis* Lipsky. Известно, что семена этого вида сохраняют всхожесть только один год. Обнаруженные всходы, видимо, появились в результате прорастания семян, попавших в почву с деревьев, сохранивших кроны при пожаре.

В результате возникла идея изучения здесь послепожарных восстановительных процессов. Закладка учетных площадок проведена вдоль трансекты по склону методом непрерывных площадок по 1 м², с использованием сетки Раменского (Раменский, 1971) в 10-ти кратной повторности в разные сроки и годы.

Виды в таблице геоботанических описаний ранжированы по встречаемости независимо от предыдущих описаний, приведены также и показатели проективного покрытия. Такой подход позволяет представить аспективность видов растений на участках по сезонам и годам. Изучение сгоревшего участка проведено: весной и осенью 2011 г., весной 2012 г. и летом 2013 г.

За годы наблюдений на сгоревшем участке выявлено 58 видов цветковых растений, принадлежащих к 46 родам и 32 семействам (таблица 3.10). В первую весну после пожара обнаружено 24 вида. Из них один вид – *Galium odoratum* (L.) Scop. имеет наибольшую встречаемость (60%), у двух других видов – *Dentaria bulbifera* L. и *Fagus orientalis* Lipsky. встречаемость составляет 50 %, у пяти видов – *Stellaria media* (L.) Vill, *Acer platanoides* L., *Viola odorata* L., *V. reichenbachiana* Jord. и *Scilla siberica* Haw.– 40 %. У остальных 16 видов встречаемость ниже 30%. Из 24 видов на протяжении трехлетних исследований сохранили свое присутствие на учетных площадках – *Galium odoratum* (L.) Scop., *Rubus caucasicus* Focke., *Chelidonium majus* L. У первых двух видов встречаемость и проективное покрытие по годам возрастали. У третьего вида максимальные показатели обнаружены на второй год, на третий год его присутствие на территории значительно снизилось. Снижение встречаемости и проективного покрытия *Chelidonium majus* L. можно объяснить низкими его конкурентными качествами. Из однолетников здесь представлены *Stellaria media* (L.) Vill и *Geranium robertianum* L., из двулетников – *Cirsium vulgare* (Savi) Ten.

Определенный интерес для выявления, происходящих на сгоревшей территории процессов имеют показатели суммарного проективного покрытия всех видов по учетным площадкам. В первую весну после пожара при сравнительно высоком видовом богатстве этот показатель остается весьма низким (28%). Осенью того же года проективное покрытие травянистой, растительности значительно увеличивается (116%). К весне 2012 г. данный показатель снижается до 98%, что несколько ниже летнего значения показателя 2013 г. (118%). Это и понятно, так как в весенний период надземная часть растений еще не набирает возможную в данных условиях вегетативную массу.

В целом можно констатировать, что после пожара в буковом лесу Предгорного Дагестана происходит интенсивное разрастание травянистой растительности, что связано как с биологическим потенциалом видов, так и с большей доступностью абиотических ресурсов.

Таблица 3.10 – Геоботаническое описание учетных площадок и жизненные формы растений

Вид	период исследования									Способ вос- ста- но- в- ле- ния
	06.2011 г.		10.2011 г.		05.2012 г.		08.2013 г.		Встр., %	
	встр., %	ПП, %	встр., %	ПП, %	встр., %	ПП, %	встр., %	ПП, %		
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Galium odoratum</i> L.	60	1.7	10	0.5	50	1.4	40	5.3	100	Кщ
<i>Dentaria bulbifera</i> L.	50	1.2	-	-	-	-	-	-	25	Кщ
<i>Fagus orientalis</i> Lipsky.	50	0.3	-	-	-	-	-	-	25	Пор
<i>Stellaria media</i> (L.) Vill	40	4.4	50	1.9	20	2	-	-	75	Сем
<i>Acer platanoides</i> L.	40	0.6	-	-	20	0.6	20	8.5	75	Пор
<i>Viola odorata</i> L.	40	0.6	20	0.9	30	1.6	-	-	75	Кщ
<i>Viola reichenbachiana</i> Jord.	40	0.4	10	10	40	3	-	-	75	Кщ
<i>Scilla siberica</i> Haw.	40	0.2	-	-	10	0.2	-	-	50	Лук
<i>Chelidonium majus</i> L.	30	4.1	70	45.7	70	25.5	40	2	100	Роз
<i>Polygonatum orientale</i> Desf.	30	3.7	-	-	20	5	-	-	50	Кщ
<i>Anemone ranunculoides</i> L.	30	0.3	-	-	20	0.6	-	-	50	Кщ
<i>Epilobium montanum</i> L.	30	0.2	40	7.8	-	-	-	-	50	Роз
<i>Euonymus europaeus</i> L.	20	1.4	-	-	10	6	10	3	75	Пор
<i>Rubus caucasicus</i> Focke.	20	4.3	80	10.8	80	10	70	22	100	Вер
<i>Viola canina</i> L.	20	1	20	8	40	2.9	-	-	75	Кщ
<i>Veronica crista-galli</i> Stev.	20	0.8	-	-	-	-	-	-	25	Сем
<i>Oxalis acetosella</i> L.	20	0.3	-	-	-	-	-	-	25	Роз
<i>Arum orientale</i> Bieb.	10	0.6	-	-	-	-	-	-	25	Клуб
<i>Primula macrocalyx</i> Bung.	10	0.3	10	1	10	1.5	-	-	75	Роз
<i>Carpinus betulus</i> L.	10	0.1	-	-	-	-	20	2.5	50	Пор
<i>Ajuga genevensis</i> L.	10	0.3	-	-	60	5.5	-	-	50	Роз
<i>Pachyphragma macrophyllum</i> (Huff.) N. Busch.	10	0.5	-	-	10	2	-	-	50	Кщ
<i>Urtica dioica</i> L.	10	0.3	-	-	-	-	-	-	25	Кщ
<i>Silene italica</i> (L.) Pers.	10	0.3	-	-	-	-	-	-	25	Сем
<i>Geranium robertianum</i> L.	-	-	80	1.5	60	3	10	4.7	75	Сем
<i>Scrophularia nodosa</i> L.	-	-	40	6	10	0.2	-	-	50	Кщ
<i>Sambucus nigra</i> L.	-	-	20	1.8	20	1.3	20	3.3	75	Пор
<i>Populus tremula</i> L.	-	-	20	1.4	20	0.8	20	1.5	75	Сем
<i>Cirsium vulgare</i> (Savi) Ten.	-	-	20	4	-	-	-	-	25	Сем
<i>Galium valantioides</i> Bieb.	-	-	20	0.7	-	-	-	-	25	Кщ

Продолжение таблицы 3.10

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Atropa caucasica</i> Kreyer.	-	-	10	4	-	-	-	-	25	Кщ
<i>Trifolium repens</i> L.	-	-	10	2	10	1	-	-	50	Кщ
<i>Tussilago farfara</i> L.	-	-	10	1.5	-	-	10	1.5	50	Кщ
<i>Erigeron canadensis</i> L.	-	-	10	1.5	-	-	10	8	50	Сем
<i>Lamium album</i> L.	-	-	10	1.5	10	1.5	-	-	50	Кщ
<i>Euonymus latifolius</i> (L.) Mill.	-	-	10	1	10	1	10	1	75	Пор
<i>Euonymus verrucosus</i> Scop.	-	-	10	0.5	10	1	10	1	70	Пор
<i>Acer campestre</i> L.	-	-	10	0.5	10	1	10	1.5	75	Сем
<i>Fragaria vesca</i> L.	-	-	10	0.5	-	-	-	-	25	Роз
<i>Euphorbia helioscopia</i> L.	-	-	10	0.5	-	-	-	-	25	Сем
<i>Dentaria quinquefolia</i> Bieb.	-	-	-	-	50	1.4	-	-	25	Кщ
<i>Polygonatum glaberrimum</i> C. Koch	-	-	-	-	10	5	-	-	25	Кщ
<i>Physalis alkekengi</i> L.	-	-	-	-	10	1	-	-	25	Роз
<i>Origanum vulgare</i> L.	-	-	-	-	10	0.5	-	-	25	Кщ
<i>Sonchus arvensis</i> L.	-	-	-	-	-	-	70	4.7	25	Кщ
<i>Viola sieheana</i> W.	-	-	-	-	-	-	60	5.5	25	Кщ
<i>Ajuga reptans</i> L.	-	-	-	-	-	-	60	9.2	25	Роз
<i>Erigeron orientalis</i> Boiss.	-	-	-	-	-	-	50	4.2	25	Кщ
<i>Sambucus ebulus</i> L.	-	-	-	-	-	-	20	10	25	Кщ
<i>Astragalus cicer</i> L.	-	-	-	-	-	-	10	2	25	Мн
<i>Lactuca serriola</i> L.	-	-	-	-	-	-	10	0.5	25	Пор
<i>Ulmus glabra</i> Huds	-	-	-	-	-	-	10	3.5	25	Сем
<i>Fraxinus excelsior</i> L.	-	-	-	-	-	-	10	2	25	Сем
<i>Swida australis</i> Pojark.	-	-	-	-	-	-	10	1	25	Пор
<i>Tilia cordata</i> Mill.	-	-	-	-	-	-	10	1	25	Пор
<i>Salix caprea</i> L.	-	-	-	-	-	-	10	1	25	Сем
<i>Cerasus avium</i> (L.) Moench	-	-	-	-	-	-	10	1	25	Сем
Суммарное проективное покрытие видов	-	28	-	116	-	98	-	118	-	-
Итого видов	24	-	25	-	29	-	28	-	-	-
Новых видов	24	-	16	-	5	-	13	-	-	-

Примечание. ПП – проективное покрытие, встр. – встречаемость, Кщ – корневище, Пор – поросль, Сем – семена, Роз – розетка, Лук – луковица, Клуб – клубнелуковица.

К осени первого года флористический состав территории обновился на 66%. Из 24 видов, обнаруженных весной, осталось только девять. Шестнадцать видов оказались новыми. Исчезли обильные всходы древесных видов *Fagus orientalis* Lipsky., *Acer platanoides* L., *Euonymus europaeus* L., L.Grossh. Из древесных растений сохранился только вегетативно подвижный *Rubus caucasicus* Focke., но появились единичные всходы новых древесных видов

Sambucus nigra L., *Populus tremula* L., *Euonymus latifolius* (L.) Mill., *E. verrucosus* Scop. и *Acer campestre* L. Повторное появление на участке видов *Acer platanoides* L., *Euonymus europaeus* L. и *Carpinus betulus* L. на третий год связано с образованием поросли из почек, сформировавшихся в живых тканях оснований стволов или скелетных корней.

Всходы *Fagus orientalis* Lipsky. в последующие учетные годы не обнаружены, что объясняется несколькими причинами. Во-первых, последовавшие за пожаром два года были неурожайными для этого вида. Во-вторых, плоды и семена *Fagus orientalis* Lipsky. не обладают приспособлениями для анемохории и могут быть только перемещены птицами, мелкими животными или водой (последнее, если плодоносящее растение размещены выше по склону).

Таким образом, выявленные при первом весеннем осмотре после пожара всходы *Fagus orientalis* Lipsky., попавшие сюда с крон обгоревших высокоствольных деревьев, погибают под палящим солнцем при отсутствии сомкнутого травостоя и являются препятствием для возвращения этого вида на прежнее место произрастания и восстановления широколиственных лесов Предгорного Дагестана.

Вид *Dentaria bulbifera* L., обильный (50%) в первую весну, осенью того же года уже отсутствовал, не было его и в последующие два года. Кроме того, отсутствовали и некоторые многолетние виды – *Oxalis acetosella* L., *Arum orientale* Bieb., *Urtica dioica* L., *Silene italica* (L.) Pers. Такое поведение растений этих видов можно объяснить только низкой их конкурентоспособностью, обильным появлением растений новых видов и высокими темпами стабилизации вторичного флористического состава послепожарных участков.

Дальнейшие исследования видового состава на гари проведены весной 2012 и летом 2013 г. В 2012 г. на участке общее число видов увеличилось до 29, в основном за счет многолетних растений; из однолетников сохранились *Geranium robertianum* L., *Stellaria media* (L.) Vill. Древесная растительность была представлена видами *Acer campestre* L., *Populus tremula* L., *Euonymus europaeus* L., *E. verrucosus* Scop., *Sambucus nigra* L., из которых первые два имеют семенное происхождение (путем заноса семян этих видов с других участков леса), остальные – порослевое. В конце лета третьего года после пожара флористическое богатство изменилось незначительно (28 видов). Тринадцать видов из них являются новыми для исследуемого участка.

Древесная растительность обогатилась видами *Tilia cordata* Mill., *Swida australis* Mill., *Ulmus glabra* Huds., *Fraxinus excelsior* L., *Salix caprea* L., *Cerasus avium* (L.) Moench и вновь появляется *Carpinus betulus* L. Среди этих видов первые два и последний имеют порослевое происхождение, остальные – семенное.

В конце лета третьего года из всех 24 видов, обнаруженных весной первого года, остались только *Galium odoratum* L., *Chelidonium majus* L., *Euonymus europaeus* L., *Rubus*

caucasicus Focke., *Carpinus betulus* L., *Acer platanoides* L., т.е. произошла почти полная замена видового состава растительности.

При анализе постпирогенной демутации флоры важно оценить также способы сохранения произраставших здесь раннее видов и вселения новых растений в зависимости от их жизненных форм. Выявлено, что большая часть видов сохраняется после пожара за счет подземных вегетативных органов (таблица 3.10): корневищ (23 вида), порослевых побегов (10 видов) и розеток (8 видов). При помощи семян вселяются 13 видов. Таким образом, в травянистом покрове пирогенного участка леса преобладают многолетние растения способные к вегетативному размножению, что вполне объяснимо большей устойчивостью их подземных образований к воздействию пожара.

Часть древесных растений восстанавливается за счет поросли (10 видов), другие проникают при помощи семян (6 видов). При этом образование поросли у сгоревших деревьев наблюдается лишь на второй или третий год после пожара, что определяется продолжительностью формирования адвентивных почек в живых тканях стволов и корней, прикрытых почвой. Три вида (*Fagus orientalis* Lipsky., *Acer platanoides* L., *Galium odoratum* L.) в первую весну после пожара представлены на участке сеянцами, которые к осени выпали. Последние два вида возобновили свое присутствие на сгоревшем участке леса через один и два года благодаря образованию поросли. У усохших после пожара деревьев бука порослеобразование не наблюдалось. Таксономический спектр послепожарной флоры букового леса представлен в таблице 3.11.

Таблица 3.11 – Соотношение пионерных систематических групп растений на сгоревшем участке широколиственного леса Предгорного Дагестана

№ n/n	Семейства	Родо в	Видов	№ n/n	Семейства	Родов	Видов
1	2	3	4	5	6	7	8
1	Asteraceae	5	6	17	<i>Betulaceae</i>	1	1
2	Lamiaceae	3	4	18	<i>Ulmaceae</i>	1	1
3	Brassicaceae	2	3	19	<i>Salicaceae</i>	1	1
4	Rosaceae	3	3	20	<i>Ranunculaceae</i>	1	1
5	Caryophyllaceae	2	2	21	<i>Primulaceae</i>	1	1
6	Solanaceae	2	2	22	<i>Geraniaceae</i>	1	1
7	Fabaceae	2	2	23	<i>Oxalidaceae</i>	1	1
8	Onagraceae	2	2	24	<i>Euphorbiaceae</i>	1	1
9	Scrophullariaceae	2	2	25	<i>Araceae</i>	1	1
10	Violaceae	1	4	26	<i>Gyacinthaceae</i>	1	1
11	Celastraceae	1	3	27	<i>Papaveraceae</i>	1	1
12	Sambucaceae	1	2	28	<i>Urticaceae</i>	1	1
13	Convallariaceae	1	2	29	<i>Oleaceae</i>	1	1

Продолжение таблицы 3.11

1	2	3	4	5	6	7	8
14	Rubiaceae	1	2	30	Cornaceae	1	1
15	Aceraceae	1	2	31	Tiliaceae	1	1
16	Fagaceae	1	1	32	Salicaceae	1	1
Итого						46	58

Многовидовыми родами оказались семейства *Asteraceae* (6), *Lamiaceae* (4), *Violaceae* (4), *Brassicaceae* (3), *Rosaceae* (3) и *Celastraceae* (3). По 2 вида представлено в девяти семействах. Одновидовых семейств 17.

В таксономическом спектре флоры сгоревшего участка леса происходит некоторое смещение семейств по сравнению со спектром ведущих семейств флоры Дагестана (Муртазалиев, 2009). Семейства *Poaceae* и *Fabaceae* со второго и третьего места смещены семействами *Lamiaceae* и *Brassicaceae*. Семейство *Poaceae* на сгоревшем участке вовсе не представлено, что объясняется спецификой таксономического спектра широколиственных полностойных лесов с преобладанием теневыносливых и тенелюбивых видов и экологией представителей указанного семейства. Представители семейства *Fabaceae* также больше приурочены к открытым пространствам, что привело к их незначительному участию. Представительность семейств *Lamiaceae* и *Brassicaceae* мы связываем с биоэкологической способностью видов, осваивать нарушенные местообитания в качестве эксплерентов.

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

4.1 Оценка возрастного состава ценопопуляций

Структурные особенности популяций проявляются в морфологических признаках, в возрастном составе и жизненном состоянии особей (Rabotnov, 1950; Злобин, 1980). Климатические и эдафические факторы территорий влияют на эти особенности, которые отражают обобщенную статистическую характеристику распределения особей.

Для оценки состояния и перспективы существования популяций редких видов важно выявление возрастной структуры.

Taxus baccata L. является теневыносливой и медленно растущей породой, которая достигает возраста – 3000–4000 лет. Крупные деревья тиса в лесу, по мнениям некоторых лесоводов (Капер, 1954), достигают 1000-1500 лет и более. В дагестанских популяциях деревья таких предельных возрастов нами не обнаружены, максимальный возраст – 500 лет (Омарова, 2018).

Taxus baccata L. вступает в генеративную фазу в разном возрасте в зависимости от пола и условий произрастания. На открытых участках мужские особи в 25–30 лет, женские в 30–35 лет, в лесу в 70–100 лет и позже (Капер, 1954). Образование ариллуса у тиса происходит до глубокой старости.

Деревья всех четырех популяций по возрастам деревьев разделены нами на три группы: до 100 лет (v и g^1 возрастные состояния), до 200 лет (g^2 возрастное состояние) и старше 200 лет (g^3 возрастное состояние). Верхний возрастной порог для первой группы выбран по предельному сроку (100 лет) вступления деревьев *T. baccata* L., произрастающих в лесу, в генеративную фазу; g^2 и g^3 возрастные состояния выделены по уровню формирования шишкочегод или семеношению и состоянию деревьев. Самое большое количество особей *Taxus baccata* L. до 100 лет обнаружено во Внутреннегорной - хунзахской популяции (95,8%) (таблица 4.1). Количество особей с возрастом до 200 лет здесь мало (4,2%), а деревья старше 200 лет вовсе отсутствуют, что указывает на молодость популяции.

Доля особей первой возрастной группы в трех других популяциях несколько ниже по сравнению с хунзахской популяцией, но остается относительно высокой при сравнении с двумя другими возрастными группами деревьев генеративного возраста. При этом наблюдается постепенное снижение доли деревьев первой группы с верхнего уровня произрастания (1532 м

над ур моря) к более низким уровням. В казбековской популяции (1044 м) доля особей до 100 лет составляет 67,6 %, в буйнакской (977 м) – 63,4 %, в кайтагской (800 м) – 45,2 %.

Таблица 4.1 – 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 абсолютных возрастов, min-max	22–328		2–419		6–509		14–108	

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

Снижение числа особей более старшей возрастной группы с нижних высотных уровней к верхним, может означать более позднее проникновение растений *T. baccata* L. из Низменного в Предгорный и Внутреннегорный Дагестан, а в будущем, возможно, его произрастание и в Высокогорном Дагестане. Полученные результаты показывают, что дагестанские популяции с участием *T. baccata* L. являются относительно молодыми и чем выше над уровнем моря, тем популяция моложе.

При оценке изученных популяций по процентному соотношению особей разных возрастных состояний картина несколько меняется (табл.4.1). Онтогенетические состояния деревьев оценены на основе показателей жизненности и с учетом их абсолютных возрастов. Диапазон абсолютных возрастов в буйнакской популяции колеблется от 2 до 419 лет. Тут основное количество особей находится в зрелом (g₂) генеративном состоянии (45,4%). Число особей молодого генеративного (g₁) состояния несколько ниже (32,8%).

В казбековской популяции соотношение растений g₂ и g₁ возрастных состояний примерно одинаковое – 35,1 и 31,1% соответственно. Диапазон возрастов здесь шире, чем в буйнакской популяции и составляет 6–509 лет. Этот разброс и в целом предельный возраст особей в популяциях незначительный, если учесть известную продолжительность жизни деревьев тиса до 4000 лет.

В кайтагской популяции основная масса особей также находится в зрелом генеративном состоянии (57,1%), хотя максимальный возраст составляет всего 328 лет. В хунзахской популяции при максимальном возрасте до 110 лет возрастной спектр по возрастным состояниям приближается к спектрам других изученных популяций.

По полученным данным, можно отметить, что в дагестанских популяциях *T. baccata* L. в основном представлены особи молодого генеративного состояния (g_2), которым соответствует наибольшая семенная продуктивность и наиболее мощная вегетативная масса, что важно для самоподдержания вида в природе.

4.2 Анализ возрастных особенностей методами дендрохронологии

Дендрохронология как раздел экологической науки (Методы дендрохронологии, 2000) и как технология изучения годичных колец, широко используется в археологии, при изучении истории лесных фитоценозов (Румянцев, 2010), для раскрытия долгосрочной динамики и циклов изменчивости климата (Fritts, 1976; Ловелиус, 2015; Ruibo, 2016), выявления механизмов формирования древесины в онтогенезе (Блохина, 2012). Данные годичных колец деревьев помогают идентифицировать неизвестные ранее события (Ruibo, 2016), используются для изучения синхронности изменений окружающей среды в пространстве и времени, скорости и сроков геоморфологических процессов (Fritts, 1976).

В литературе по дендрохронологии представлено множество работ по изменчивости качественных и количественных характеристик слоев древесины и десятки эффективных методов и подходов по выявлению и интерпретации скрытой в годичных кольцах деревьев информации (Ваганов, 1977; Архангельская, 2004; Ваганов, 2008; Силкин, 2009; Антюфеев, 2012; Ruibo, 2016). Изменчивость дендрохронологических показателей в онтогенезе связывают при этом, с возрастом и влиянием климатических факторов (Рунова, 2011), а для оценки влияния климата на рост древесины наиболее пригодными считают деревья, произрастающие в экстремальных условиях (Fritts, 1976; Ваганов, 2008; Румянцев, 2010). Оценено также пролонгированное влияние на радиальный прирост древесины условий прошлых лет и вегетационного периода (Fritts, 1976; Кирдянов, 2006; Ваганов, 2008).

Часть работ посвящена оценке динамических процессов, происходящих в лесных экосистемах и прогнозу возможных в них изменений в будущем по показателям годичных приростов древесины (Ваганов, 1996; Тишин, 2006). Работы, в которых, на основе изменчивости показателей годичных колец древесины, анализированы внутривидовые процессы у древесных видов, отсутствуют (Румянцев, 2015), хотя считают, что такие данные представляют теоретический и практический интерес и важны для дендроэкологического мониторинга (Мазуркин, 2014).

Анализ годичных приростов древесины деревьев *T. baccata* L. в популяции, произрастающей в местности Терменлик Предгорного Дагестана, проведен с целью поиска надежных мерных признаков, отражающих внутривидовые индивидуальные изменения

и возможность использования показателей этих признаков для выявления зависимости состояния популяции от климатических факторов в связи с редкостью данного вида.

Согласно литературным данным из-за твердости древесины и несимметричности ствола *T. baccata* L. в дендрохронологии традиционно используется мало (Bernabei, 2006). Кроме того, у деревьев *T. baccata* L. часто наблюдается выпад годичных колец (Thomas, 2003), порослеобразование и слияние нескольких стволов (Yadav, 2002), что приводит к трудностям в перекрестном датировании и путанице при определении их возраста. Указанные трудности, можно преодолеть, выбирая для дендрохронологических целей подходящие деревья с определенными одиночными стволами. Последнее показано в сравнительных исследованиях, проведенных в Иране, на деревьях из западных Гималаев (Yadav, 2002), в Ирландии (Perrin, 2002; Galvin, 2014), Польше, Италии, Греции, Британии.

В восточной и западной Польше (Iszkuło, 2011; Cedro, 2015) по дендрохронологическим данным установлено положительное влияние температуры в зимний период и осадков в июле текущего года на рост как мужских, так и женских растений *T. baccata* L. При этом уменьшение суммы атмосферных осадков в пределах ареала приводит к изменению половой структуры популяций, снижению численности женских особей, что связывают, прежде всего, с неравнозначным репродуктивным усилием и различием требований к местообитаниям у растений разных полов.

В центральной Италии и Греции (Katsavou, 2012) также выявлены экологические различия и пространственная разобщенность особей разных полов *T. baccata* L. в связи с большей требовательностью деревьев женского пола к влажности и другим ресурсам почвы.

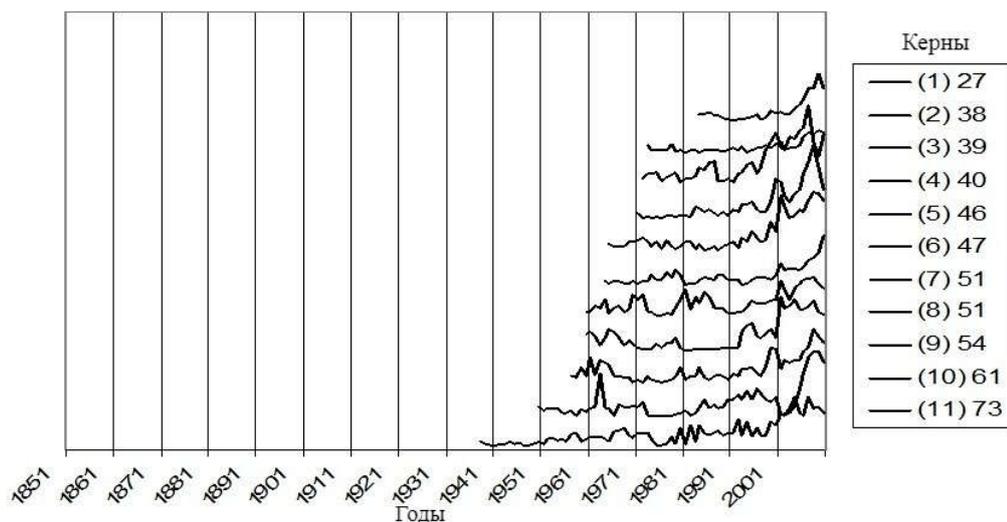
Перспективность исследования годичных колец в дендроклиматологии показана и при изучении деревьев *T. baccata* L. из дворца Хэмптон-Корт в Лондоне (Moir, 1999), где выявлена сильная взаимосвязь их роста с осадками и поздней летней температурой.

Проведенный анализ литературных источников подтверждает значительный дендроклиматический потенциал тиса наряду с дубом и сосной с долговечной древесиной.

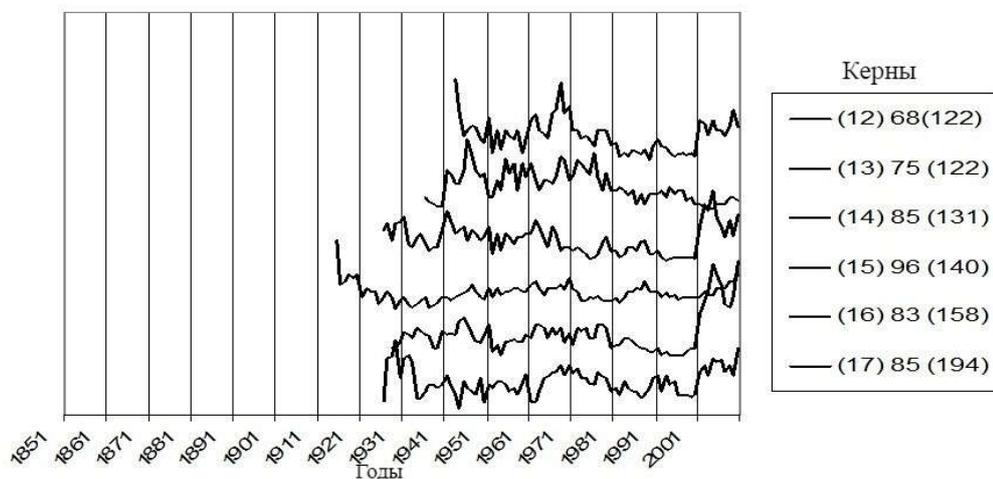
Изученные нами деревья тиса ягодного по показателям кернов разделены на три возрастные группы: до 100 лет (рисунок 4.1 А), до 200 лет (рисунок 4.1Б) и старше 200 лет (рисунок 4.1 В) (Асадулаев, Омарова, Рамазанова, 2018). Верхний возрастной порог для первой группы выбран по среднему сроку (100 лет) вступления произрастающих в лесу деревьев *T. baccata* L. в генеративную фазу (Красная..., 2008).

В первую группу (до 100 лет) вошли 11 деревьев в возрасте от 27 до 73 лет. Толщина годичных колец у деревьев этой группы варьирует в широких пределах – от 349,2 до 1155,9 мкм, размах составляет 806,7 мкм (таблица 4.2).

А



Б



В

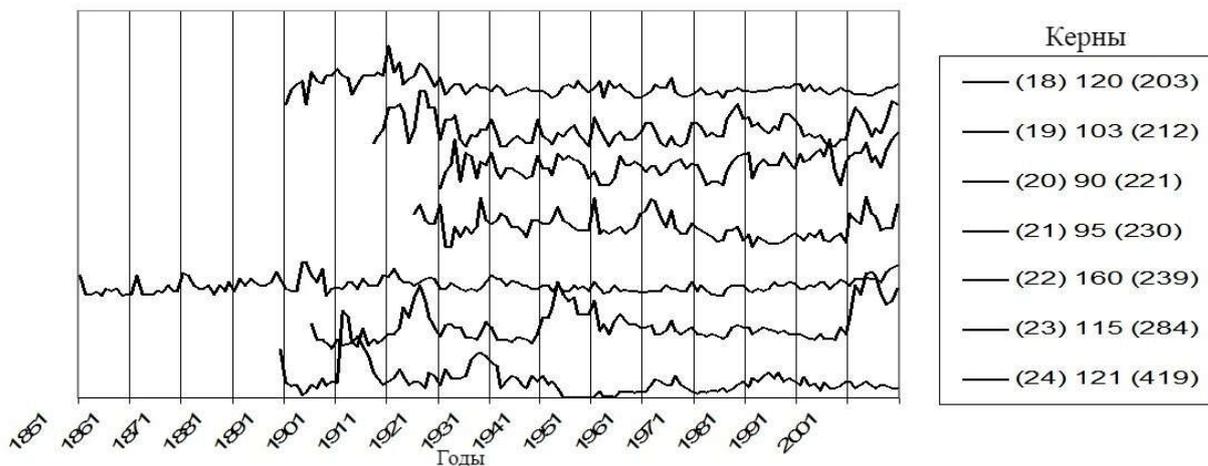


Рисунок 4.1 – Древесно-кольцевые хронологии 24-х деревьев *Taxus baccata* L.

Примечание: Первый столбец (цифры в скобках) – номера деревьев (кернов). Второй столбец – числа годичных колец. Третий столбец (цифры в скобках) – возраст дерева, вычисленный по индексу годичного прироста и диаметру ствола дерева.

Разница между максимальным и минимальным показателями годовых приростов у деревьев второй группы (от 100 до 200 лет) в 2,4 меньше, чем у деревьев первой группы и составляет всего 355,3 мкм. У деревьев старше 200 лет амплитуда показателей прироста вновь увеличивается – 729,0 мкм.

Коэффициент вариации показателей годовых колец у деревьев первой группы высокий (CV 64,7–106,6%), что можно считать признаком большей чувствительности молодых деревьев к климатическим факторам (Ваганов, 2008).

Таблица 4.2 – Средние показатели годовых колец древесины за период с 1983 по 2010 гг. и их изменчивость в зависимости от возраста деревьев *Taxus baccata* L. в буйнакской популяции

Возрастные группы	№№ деревьев	Возраст деревьев, лет	\bar{X} , мкм	Sx	CV, %
Первая (до 100 лет)	1	27	525,6	105,48	104,3
	2	38	349,2	43,71	77,2
	3	39	1155,9	140,68	76,0
	4	40	756,3	124,87	104,4
	5	46	845,0	116,37	93,4
	6	47	471,3	62,39	90,8
	7	51	769,0	69,65	64,7
	8	51	762,0	102,21	95,8
	9	54	689,8	75,99	81,0
	10	61	665,7	90,87	106,6
	11	73	785,3	62,47	68,0
Σ			715,5	28,5	91,4
Вторая (от 100 до 200 лет)	12	122	845,9	61,26	59,7
	13	122	845,5	54,15	55,5
	14	131	730,4	46,73	59,0
	15	140	654,8	28,34	42,4
	16	158	941,1	63,63	61,6
	17	194	1010,1	44,22	40,4
Σ			833,0	20,9	55,6
Третья (старше 200 лет)	18	203	632,5	24,29	42,1
	19	212	821,3	39,54	48,9
	20	221	1216,3	38,00	29,6
	21	230	801,3	37,41	45,5
	22	239	487,3	16,60	43,1
	23	284	750,2	48,81	69,8
	24	419	530,7	40,73	84,4
Σ			714,6	15,2	60,3
Первая – вторая	t критерий		1,2		
Вторая – третья			1,1		
Первая – третья			0,008		

Примечание: \bar{X} – среднее арифметическое значение, в мкм; Sx – ошибка средней арифметической; CV, % - коэффициент изменчивости

У деревьев старше 100 лет изменчивость снижается (во второй группе 40,4–61,6% и в третьей группе 29,6–84,4%), что можно объяснить меньшей зависимостью более крупных деревьев по сравнению с деревьями меньших размеров того же вида в однотипных условиях среды от температуры, влажности почвы и элементов минерального питания в связи с увеличением объема используемого пространства, ресурсов, улучшением общего состояния деревьев (Шитт, 1968). Связь между возрастом и CV отрицательная, достоверная ($r = -0,51$). t-критерий тоже не выявил различий между группами, что может быть связано и с условностью выделения возрастных групп (с интервалом 100 лет), которые не отражают реальные возрастные особенности деревьев в популяции.

У большинства изученных деревьев годы с максимальными и минимальными приростами (за период с 1927 по 2010 гг.) совпадают: максимальные значения приходятся на 1962–64 и 2007–10 гг., минимальные — на 1975–76 и 1998–2000 гг.

Аппроксимированные кривые хронологий годичных колец деревьев тиса ягодного в первые сто лет жизни соответствуют общепринятым представлениям роста растений в онтогенезе (кроме дерева № 2), что на примере 46 летнего дерева (№5 рисунок 4.1А) представлено на рисунке 4.2. Обособленность показателей дерева под № 2 можно объяснить его индивидуальными особенностями (угнетенное состояние и т.д.), так как все деревья произрастали в пределах 200 метров высоты над уровнем моря, внешне одинаковых условиях под пологом деревьев бука и граба.

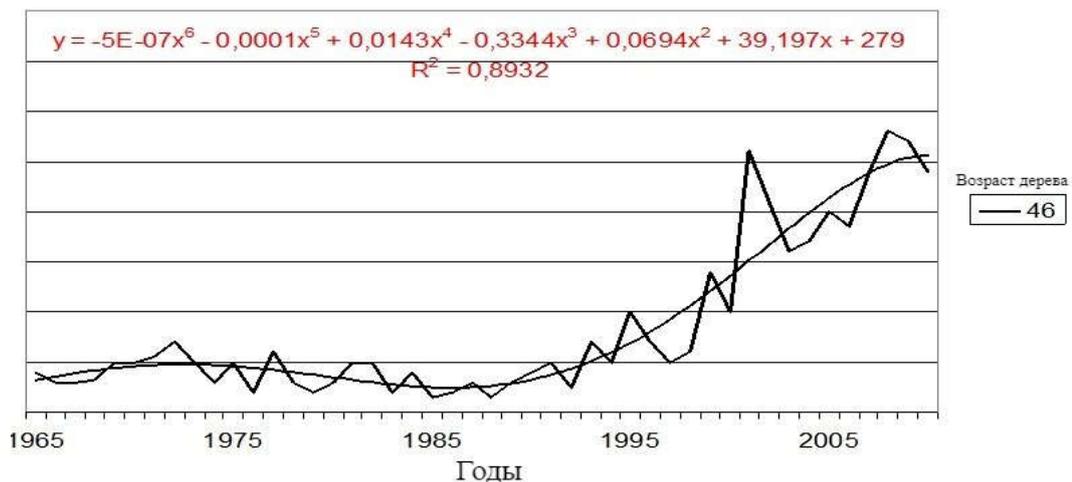


Рисунок 4.2 – Аппроксимированная кривая годичных приростов 46-летнего дерева *Taxus baccata* L.

Дендрохронологии большинства деревьев первой возрастной группы (кроме № 2 и № 10) показывают резкое увеличение толщины годичных колец в 2001 году. Интенсивность нарастания толщины сохраняется и в последующие годы. У деревьев двух последующих возрастных групп (рисунок 4.1Б и 4.1В) динамика древесно-кольцевой хронологии иная; наблюдается общее снижение темпа нарастания и амплитуды толщины прироста. Однако во всех хронологиях (кроме деревьев №№ 15; 18; 22) наблюдаются некоторые циклы усиления и снижения нарастания ширины годичных колец.

Синхронность этих циклов явилось основанием для объединения индивидуальных древесно-кольцевых хронологий в обобщенную хронологию (рисунок 4.3) по 1823 показателям годичных приростов для 24 деревьев за период с 1851 по 2010 годы. Считаем, что общий положительный тренд увеличения показателей прироста древесины отражает состояние молодости популяции, где максимальный возраст дерева составил 419 лет.

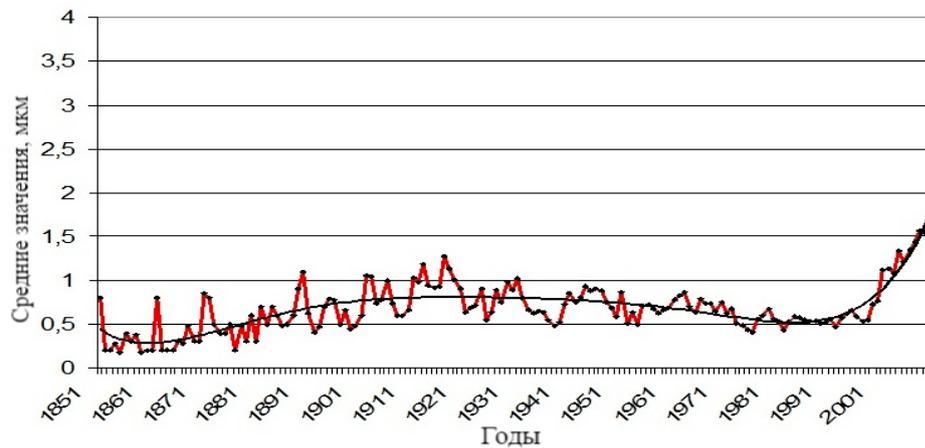


Рисунок 4.3 – Обобщенная хронология приростов годичных колец (мкм) у 24-х деревьев *Taxus baccata* L.

Однофакторный дисперсионный анализ показал достоверность различий между показателями годичных приростов деревьев (межиндивидуальные) на высоком уровне значимости ($P < 0,01$), внутрииндивидуальные различия не доказаны (таблица 4.3). Отсутствие достоверных внутрииндивидуальных различий означает, что, несмотря на некоторое несходство при визуальном сравнении хронологий представленных на рисунке 4.1 (А, Б, В) и независимо от возрастных особенностей, внутренняя реакция на климатические факторы каждого дерева в пределах доступных измерений подвержена меньшим колебаниям, чем те же показатели у разных индивидов. Наличие различий между деревьями отражает специфичность реакции деревьев тиса ягодного на комплекс внешних факторов.

Таблица 4.3 – Результаты однофакторного дисперсионного анализа показателей годовичных приростов деревьев *Taxus baccata* L.

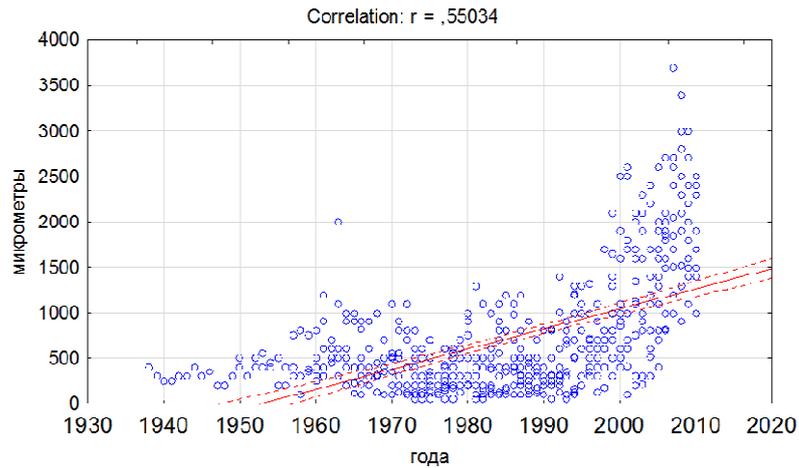
Источник вариации	df	MS	F
Первые 27 годовичных колец кернов			
Межиндивидные	23	2208446	14,7**
Внутрииндивидные	624	150214,9	–
Последние 27 годовичных колец кернов			
Межиндивидные	23	2612928	7,8***
Внутрииндивидные	624	334453,2	–
За 90 лет у третьей возрастной группы			
Межиндивидные	6	6537914	58,7*
Внутрииндивидные	623	111468,0	–

Примечание: MS – дисперсия; F – критерий Фишера; df – число степеней свободы.

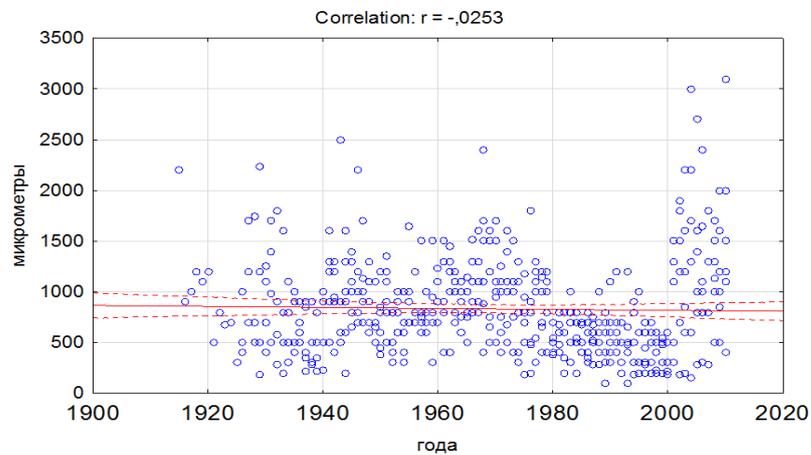
Уровень значимости - *-P <0,05; **-P <0,01; ***-P <0,001

Одной из характерных черт древесных хронологий является наличие регулярных многолетних и устойчивых циклов колебания прироста годовичных колец (Румянцев, 2010). Выявление этих колебаний позволяет определить связи между приростом и изменениями внешних условий или другими причинами. На рисунке 4.4 представлены тренды изменения ширины годовичных приростов древесины у трех возрастных групп деревьев тиса ягодного в буйнакской популяции. В первые 100 лет жизни наблюдается наиболее интенсивное нарастание диаметра ствола ($r = 0,55$). В последующие 100 лет нарастание диаметра ствола снижается ($r = -0,025$), что, в силу долговечности деревьев тиса не может быть связано со старением деревьев. В этом случае решающее влияние на снижение темпа нарастания прироста должны иметь климатические составляющие внешней среды (влажность, температура). У деревьев старше 200 лет ширина годовичных колец вновь увеличивается, хотя и незначительно ($r = 0,097$). По дендрохронологиям, представленным на рисунках 1 и 4, мы можем предположить о существовании в местности Терменлик, где произрастает тис ягодный, долголетних (примерно 100 лет) циклов нарастания диаметра ствола. При отсутствии таких циклов регрессии представленные на рисунке 4.4 (А, Б, В) имели бы сходный тренд. У деревьев в возрасте от 122 до 194 лет наблюдается явное снижение темпов утолщения стволов что, невозможно объяснить физиологическими причинами роста деревьев или особенностями биологии хвойных. В последующем (209–419 лет) совокупный темп нарастания толщины ствола приобретает незначительный, но положительный тренд, что, можно объяснить улучшением условий места произрастания и долговечностью, и относительной молодостью изученных деревьев тиса ягодного.

А



Б



В

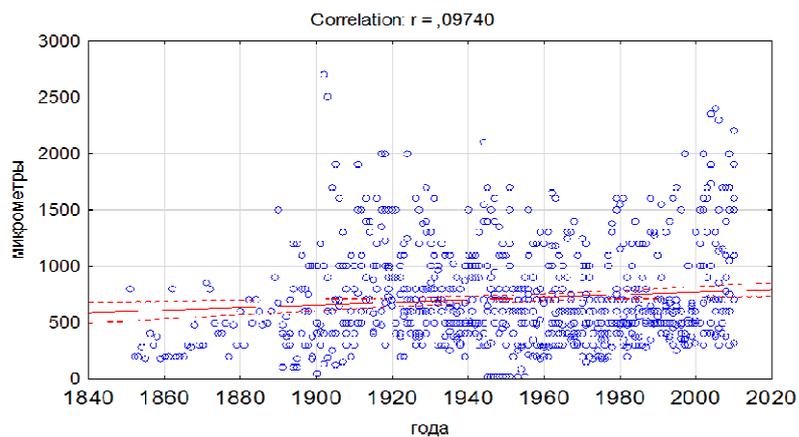


Рисунок 4.4 – Тренд изменения ширины годичных приростов древесины у деревьев трех возрастных групп *Taxus baccata* L. А – 27–73 года, Б – 122–194 лет, В – 203–419 лет.

Анализ изменения средней годовой температуры за период с 1953 по 2010 гг. (таблица 4.3) показал значительный общий положительный тренд ($r = 0,476$), в частности за последнее десятилетие (Б), и повышение, хотя и незначительное, среднегодовых осадков ($r = 0,169$) (А).

Полученные данные являются основанием для объяснения увеличения прироста годичных колец (рисунок 4.2, 4.3 и 4.4) у деревьев тиса ягодного за период с 2000 по 2010 годы в связи с общим улучшением условий для этого вида. Т.е., увеличение температуры воздуха и количества осадков за указанный период времени благоприятно повлияло на общее состояние и ростовые характеристики тиса ягодного в местности «Терменлик» Предгорного Дагестана, что для сохранности вида, занесенного в Красные книги России и Дагестана, является положительным моментом.

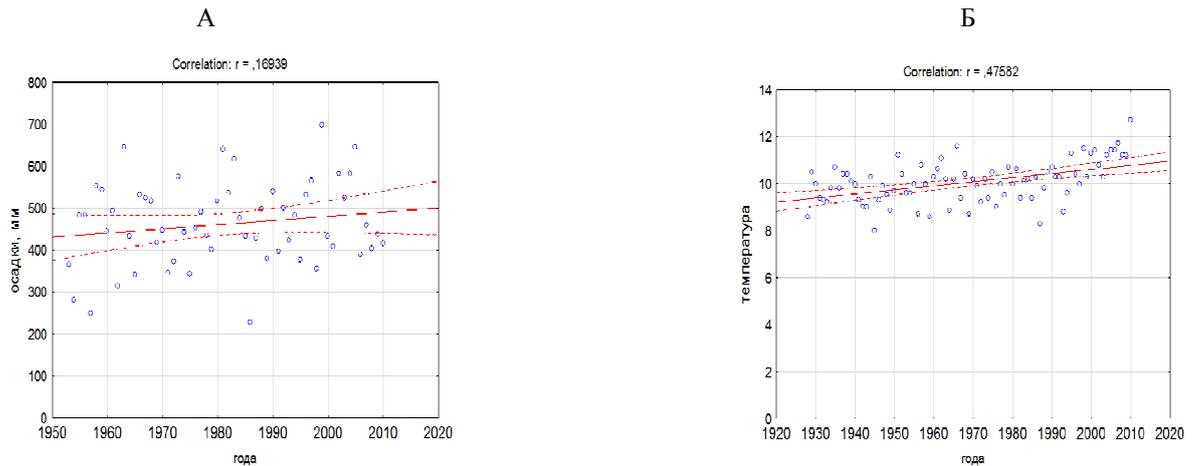


Рисунок 4.5 – Линейный тренд изменения осадков (А) и температуры (Б) за период с 1953 по 2010 гг. в условиях Центрального Предгорного Дагестана (данные по г. Буйнакск)

В таблице 4.4 представлены показатели отклика годичных приростов древесины тиса ягодного на изменение среднемесячной температуры воздуха и атмосферных осадков по месяцам за период с 1953 по 2010 гг. Выявлена значительная зависимость толщины годичных колец деревьев тиса ягодного от температурного фактора и отсутствие такой зависимости от количества атмосферных осадков (рисунок 4.5.) В июле влияние осадков оказалось даже отрицательным (-0,29*). Отсутствие связи прироста годичных колец с осадками за гидрологический год объясняется тем, что изученная популяция произрастает на северном макросклоне Гимринского хребта, где годовое количество осадков (более 600 мм) достаточно для произрастания здесь влаголюбивых широколиственных деревьев. Тис ягодный предпочитает тенистые места под пологом бука или граба (доминантов) с избыточным почвенным увлажнением и с учетом пролонгированного влияния почвенных условий осадки не лимитируют здесь рост его деревьев. Колебание количества осадков по годам также незначительное. Более высокая статистически доказанная положительная зависимость прироста от среднемесячной температуры воздуха выявлена в марте, августе и сентябре.

Отсутствие связи с температурой в апреле-мае может быть связано с затратами

энергопластических веществ не на радиальный рост, а на размножение (в этот период происходит опыление).

Таблица 4.4 – Зависимость толщины годичных колец *Taxus baccata* L. от температуры воздуха и атмосферных осадков (г) за период с 1953 по 2010 гг.

	Месяцы											
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Температура, °С	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

Проведен также анализ синхронности изменения показателей толщины годичных колец у разновозрастных (27–419 лет) деревьев тиса ягодного в период с 1983 по 2010 гг. и первых 27 показателей кернов у этих же деревьев в разные периоды (таблица 4.5) Из 288 возможных вариантов в 192 случаях в последние 27 лет жизни (нижняя часть таблицы 4.5) связи оказались достоверными, что составляет 66,6%, из которых только 8,3 % – отрицательные. Высокая синхронность этих изменений мы связываем с типичностью реакции деревьев на сходные климатические условия независимо от возраста.

При оценке синхронности годичных приростов древесины у тех же деревьев в более молодом возрасте (по первым 27 показателям кернов), которые приходятся на разные годы, картина корреляционных связей совершенно другая. Количество достоверных связей снизилось до 17,7% (10,5 – положительные, 7,2 – отрицательные), что объясняется отсутствием общего тренда у разновозрастных деревьев и различием климатических условий разных лет.

Анализ корреляционных связей еще раз подтверждает значительное влияние климата (в нашем случае температуры с июня по октябрь) на изменение годичных приростов древесины тиса ягодного независимо от возрастных особенностей деревьев в данной популяции.

Таблица 4.5 – Анализ синхронности приростов годичных колец разновозрастных деревьев *Taxus baccata* L. в период с 1983 по 2010 гг. (нижняя половина) и первых 27 показателей кернов в разные периоды (верхняя половина, цифры курсивом)

	27	38	39	40	46	47	51	51	54	61	68	73	75	83	85	85	90	94	96	103	115	120	121	160	
27		0,39*	0,54*	0,65*			0,51*	0,50*			0,54*	0,55*									0,41*				
38	0,90*										0,62*							0,42*							
39	0,59*	0,64*		0,55*		0,45*	0,48*																		
40	0,82*	0,85*	0,72*			0,61*	0,69*					0,58*			0,45*				0,43*		0,46*			0,44*	
46	0,78*	0,80*		0,86*					0,51*												0,46*				
47	0,84*	0,84*		0,67*	0,80*		0,62*																	0,47*	
51	0,57*	0,60*		0,73*	0,91*	0,63*		0,41*	0,40*						0,49*				0,58*						
51	0,77*	0,73*		0,83*	0,86*	0,72*	0,79*						0,52*	0,43*		0,45*									
54	0,84*	0,82*		0,88*	0,83*	0,72*	0,67*	0,70*							0,40*			0,41*			0,45*		0,42*	0,27	
61	0,80*	0,74*		0,63*	0,51*	0,63*			0,67*														0,51*		
68	0,67*	0,66*		0,66*	0,85*	0,73*	0,80*		0,58*					0,43*						0,50*					
73	0,69*	0,62*		0,72*	0,82*	0,68*	0,83*		0,68*	0,43*	0,80*								0,43*		0,53*		0,42*		
75				0,39*	0,52*	0,40*	0,56*				0,53*	0,54*								0,47*			0,40*		
83	0,65*	0,60*		0,59*	0,79*	0,78*	0,79*		0,60*		0,84*	0,82*													
85	0,54*	0,56*		0,57*	0,75*	0,69*	0,76*		0,52*		0,81*	0,67*		0,87*			0,41*				0,45*				
85	0,43*			0,45*	0,68*	0,63*	0,74*		0,43*		0,80*	0,76*		0,91*	0,77*										
90						0,54*	0,39*				0,50*			0,46*	0,51*	0,45*									
94	0,43*	0,45*		0,44*	0,73*	0,64*	0,82*		0,46*		0,77*	0,71*		0,88*	0,89*	0,83*	0,44*								
96	0,67*	0,55*		0,40*	0,38*	0,68*			0,45*	0,51*	0,45*			0,51*	0,50*	0,41*	0,39*						0,57*		
103	0,45*				0,43*	0,62*					0,61*			0,52*	0,52*	0,58*	0,48*	0,42*	0,69*		0,39*				
115	0,60*	0,52*		0,59*	0,76*	0,66*	0,78*		0,58*		0,80*	0,81*		0,96*	0,83*	0,90*		0,84*	0,45*	0,46*		0,53*		0,57*	
120							0,42*					0,42*					-0,40*		0,42*			0,43*			
121		0,47*		0,39*	0,54*		0,57*		0,49*		0,38*				0,46*			0,43*							
160	0,80*	0,72*		0,62*	0,75*	0,83*	0,61*		0,77*	0,59*	0,65*	0,57*	0,39*	0,70*	0,62*	0,56*	0,44*	0,60*	0,62*	0,61*	0,63*				

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

Изучение анатомии хвои тиса ягодного ряд исследователей проводили по разным направлениям. Общие сведения по ее строению даются в работе Р.П. Барыкиной и др. (1979). Авторы показали, что на верхней стороне хвои тиса хлорофиллоносные клетки несколько вытянуты по вертикали, чем на нижней стороне, а складчатый мезофилл отсутствует. Ими отмечено присутствие в хвое тиса смоляного канала вблизи флоэмной части единственного проводящего пучка, но без механической обкладки, с двух сторон от которого находится трансфузионная ткань.

По результатам других исследователей (Ругузов, Куликов, 1972; Куликов, Ругузов, 1973; Орлова, 1978; Эзау, 1980; Ворошилолва, 1984; Гумбатов, 1989) в хвое у *Taxus* смоляные ходы, гиподерма, механические волокна и склереиды не приводятся.

Отсутствие склереид в хвое многих форм тиса ягодного установили в своих работах и Rao и Malaviya (1963; 1964 а, б; 1965). Они отмечают, что у одних деревьев тиса склереиды образуются, у других отсутствуют.

Некоторые сведения по анатомическому строению различных органов тиса приводятся также в работе Лотовой Л.И и Тимонина К.К. (1989).

При изучении физиологической роли воска эпидермы хвойных Дальнего Востока В.Д. Чернышев (1984) пришел к выводу, что при недостаточном количестве воды в почве и при сильной инсоляции на поверхности их листьев откладывается более толстый слой воска, а транспирация при этом снижается. Эти данные могут помочь объяснить различную степень отложения воска на хвое тиса ягодного при изменении условий произрастания.

Изучению устьиц тисовых и других голосеменных растений посвящены работы R. Florin (1931, 1933, 1951). Многие исследователи используют его данные для сравнительной анатомии голосеменных и покрытосеменных. Им было установлено, что для зрелой хвои голосеменных характерны два структурных типа устьичных аппаратов:

- моноциклический, когда устьице окружено только побочными клетками, образовавшимися путем непосредственного превращения в них материнских побочных клеток;
- амфициклический, когда устьице окружено побочными и вечноными клетками. Последние могут быть расположены в 1-2 или в несколько кругов, часто неполных. Последний тип характерен и для представителей семейства тисовых.

Большое внимание строению эпидермальных структур, классификации устьиц и номенклатуре эпидермальных структур вымерших голосеменных растений уделили

Свешникова, 1952; 1963; Мейен, 1965; Сашина, 1965; Красилов, 1968; 1978; Самылина, 1980.

Так как устьичный аппарат и окружающие его эпидермальные клетки являются важным диагностическим признаком А.Л. Тахтаджяном (1966) впервые было предложено вести термин «стоматография». В дальнейшем, в одной из работ И.Н. Свешниковой (1978) было установлено, что строение и форма замыкающих клеток устьиц постоянны для каждого рода и являются устойчивым диагностическим признаком, который можно использовать при решении вопроса о родственных связях таксонов.

Некоторые исследователи (Кондрашева, Веселкова, 1984) обратили внимание, что сроки сбора хвои тиса имеет большое значение для точного описания ее структуры.

Гистологическое строение однолетней хвои тиса ягодного в горных лесах Осетии на разных высотах дано в работе А. Б. Базаева (2006). По его данным однолетняя хвоя тиса имеет однослойный эпидермис со слоем кутикулы. Основной объем в хвоинке занят мезофиллом, состоящим из палисадной и губчатой паренхимы. Смоляные ходы отсутствуют. Проводящий пучок отделен от мезофилла одним слоем клеток паренхимной обкладки. Паренхимная обкладка окружает трансфузионную ткань, в которую погружен проводящий пучок, разделенный радиальными рядами паренхимных клеток. Флоэма в пучках состоит из радиальных рядов ситовидных клеток с утолщенными оболочками.

С двух сторон по краям флоэма указаны альбуминовые клетки.

В некоторых работах уделено внимание развитию гистологических элементов хвои тиса в зависимости от места произрастания, местоположения в кроне дерева, освещенности и возраста растения (Марсо, 1939; Сашина, 1965). Полученные данные показывают, что с увеличением высоты над уровнем моря средняя высота клеток, число слоев палисадной паренхимы и площадь сечения проводящего цилиндра уменьшаются. Изменяется и размещение устьиц – они располагаются только на нижней поверхности хвои по обе стороны жилки полосками.

Встречаются работы с информацией о длительности функционирования эпидермы, о развитии перидермы (Базаев, 2006), вторичной флоэмы у тиса ягодного (Эзау, 1969). В работах А.А. Цымека, А.А. Яценко-Хмелевского (1954 а, б), П. Грегуша (1963), Л.В. Рыфы (1965), Е.С. Чавчавадзе (1979), Л.И. Лотовой (1987, 1989), приводится описание строения древесины видов тиса.

В.М. Еремин (1972, 1976, 1984 а), сравнивая анатомическое строение коры тиса ягодного и тиса остроконечного, пришел к выводу, что строение этого комплекса тканей обоих видов во многом сходно. Есть различия только в структуре наружной и вторичной перидермы, мощности

их развития, наличия или отсутствия склерифицированных элементов в коре молодых побегов и первичных лубяных волокон.

Лист является самым чувствительным вегетативным органом растений, реагирующим на условия окружающей среды и определяющим рост и развитие других органов (Правдин, 1964). При этом анатомические и морфологические особенности листьев, являясь устойчивыми таксономическими признаками вида, тем не менее, изменяются в зависимости от условий внешней среды и состояния самого растения в значительных пределах (Асадулаев, Рамазанова, 2014).

Хвоя большинства хвойных растений живут в течение нескольких лет. Это позволяет рассматривать, происходящие в них изменения в зависимости не только от условий года, но и от собственного возраста хвои (Окроев, 1975). Продолжительность жизни хвои тиса ягодного – объекта нашего исследования – согласно литературным источникам (Артмамонов, 1989) может составлять 10 лет.

В естественном состоянии тис ягодный занимает обширный ареал: Средняя и Южная Европа, Средиземноморье, Юго-Западная Азия (Турция, Иран, Сирия), Крым, Кавказ. Популяции этого вида имеют очаговое распространение, что обусловлено его экологическими предпочтениями к высокой влажности воздуха и почвы, низкой освещенности, стабильному снежному покрову в зимний период и карбонатным почвам.

Дагестанские популяции тиса ягодного являются краевыми в его обширном ареале. Краевые территории ареала обычно характеризуются некоторым смещением параметров среды от оптимума, что приводит к морфофизиологическим смещениям признаков и свойств в пределах генетической нормы. Разнообразные факторы, действующие на растительный организм, определяют и разнообразие адаптивных механизмов, направленных на сохранение их устойчивости. При этом строение хвои всегда связано с изменением его функционального состояния (Сытник, 1978). Такой подход к изучению хвои тиса ягодного важен для понимания их морфолого-анатомических возрастных особенностей при адаптации к конкретным условиям среды.

По мнению ряда авторов (И.А. Ругуз, Г.В. Куликов, 1972; Г.В. Куликов и И.А. Ругуз, 1973) на Кавказе условия среды для тиса ягодного хуже, чем в других частях ареала, что привело к ксероморфности строения его хвоинок и соответственно сокращению продолжительности их жизни.

Изучение анатомического строения пятилетней хвои тиса ягодного показало следующее (Асадулаев, Омарова, Рамазанова, 2015). Кутикула хвоинок развитая, на верхней и нижней эпидерме толщина ее практически одинаковая. На поперечном срезе высота клеток нижней эпидермы несколько больше верхней (15,1 и 16,5 мкм соответственно) (рисунок 4.6).

Палисадная ткань двурядная, общая мощность которой составляет 93,8 мкм. Губчатая ткань пяти-, реже четырех-, шестирядная. Толщина ее составляет 275 мкм. Клетки губчатой ассимиляционной паренхимы слегка удлиненные, крупнее клеток палисадной ткани. Проводящий пучок окружен трасфузионной тканью (41,3 мкм), отделенной от мезофилла одним слоем клеток паренхимной обкладки (56,1 мкм). Структурные элементы флоэмы плохо различимы, а ксилема образована 26–30 радиальными рядами трахеид (рисунок 4.7). По бокам с двух сторон к флоэме примыкают 3 слоя альбуминовых клеток.

Таким образом, структура поперечного сечения хвои тиса ягодного дагестанской популяции в целом соответствует описанию, представленной в литературе по хвое растений этого вида из лесов Осетии (Базаев, 2006).



Рисунок 4.6 – Поперечный срез хвои

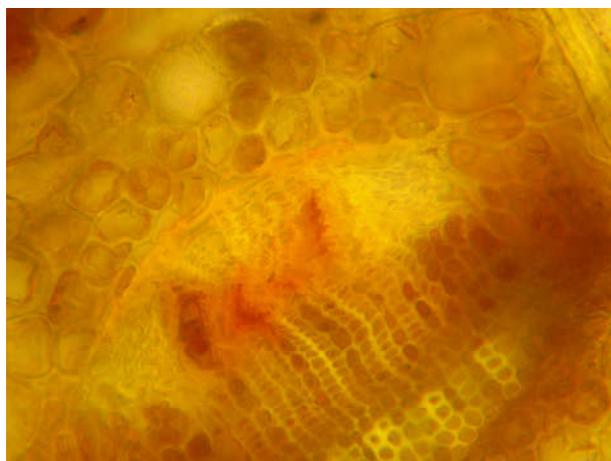


Рисунок 4.7 – Проводящий пучок хвои

С возрастом у хвоинок тиса элементы внутренней анатомической структуры тканей претерпевают некоторые изменения (таблица 4.6, 4.7). Существенные преобразования (в сторону увеличения) наблюдаются у губчатой ткани, колленхимы, нижней эпидермы, паренхимной обкладки и флоэмы. Размеры ксилемы, трахеид и альбуминовых клеток при этом снижаются, что также может означать снижение водоснабжения и лизиса в связи с процессами старения. Различия эти статистически достоверны на 5-процентном уровне значимости. Достоверно увеличиваются к 5 году жизни хвои размеры флоэмы, что может быть объяснено некоторым усилением функции этой ткани при увеличении нисходящего транспорта веществ в связи со старением листьев.

Таблица 4.6 – Возрастные анатомические изменения тканей хвои *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 хвои	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

Увеличение толщины колленхимы с возрастом можно рассматривать как проявление защитной функции к воздействию различных механических и физических воздействий на хвою. Достоверное утолщение нижней эпидермы при увеличении разброса показателей (увеличение CV) можно связать с естественными процессами старения клеток и снижения интенсивности транспирации.

Самой пластичной тканью хвои считают губчатую паренхиму, которая чувствительна к любым изменениям факторов внешней среды и особенно чутко она реагирует на водоснабжение хвои (Василевкая, 1954). Ее утолщение на пятом году жизни хвои связываем с увеличением показателя изодиаметричности (таблица 4.7) ее клеток и с изменением доли ее участия в процессах ассимиляции.

На пятом году жизни существенно увеличиваются и общие показатели поперечного среза и проводящего пучка хвои.

Важным показателем, отражающим состояние изучаемых признаков, является коэффициент вариации (CV). Анатомические признаки хвои по этому показателю в зависимости от возраста нами разделены на три группы: стабилизирующиеся признаки, у которых CV с возрастом снижается – колленхима, флоэма и паренхимная обкладка; неустойчивые признаки, у которых CV с возрастом увеличивается – верхняя кутикула, нижняя эпидерма, трансфузионная ткань, альбуминовые клетки; консервативные признаки, у которых CV с возрастом не изменяется – ксилема, палисадная ткань, губчатая ткань и нижняя кутикула (таблица 4.6).

Таблица 4.7 – Возрастные характеристики клеток хвои *Taxus baccata* L.

Признаки клеток, мкм		Возраст					
		1 год			5 лет		
		X±Sx	КИ	CV, %	X±Sx	КИ	CV, %
Верхняя эпидерма	в	27,4±1,14		22,7	24,9±1,15		25,3
	ш	16,6±0,52	0,605	17,2	15,2±0,53	0,610	19,2
Палисадная ткань	в	52,6±1,57		16,3	58,8±1,86*		17,3
	ш	21,6±0,63		16,0	23,8±1,35		31,0
Губчатая ткань	в	75,5±3,25		23,6	80,9±2,23		15,1
	ш	41,0±1,68	0,543	22,4	61,0±1,89***	0,754	16,9
Колленхима	в	33,5±1,73		28,2	43,1±1,67***		21,3
	ш	26,6±1,24		25,6	35,7±1,15		17,6
Нижняя эпидерма	в	22,2±0,63		15,5	22,3±0,81		20,0
	ш	13,9±0,41		15,9	14,8±0,56		20,9
Паренхимная обкладка	в	53,9±3,23		32,8	60,9±2,41		21,7
	ш	35,1±1,53		23,8	47,2±1,81***		21,0
Трансфузионная ткань	в	18,6±0,89		26,1	22,1±0,69**		17,2
	ш	14,6±0,73		27,4	17,4±0,64		20,1
Ксилема	р	8,6±0,51		32,3	7,9±0,43		29,9
	т	6,9±0,38		30,0	5,7±0,34*		32,3
Альбуминовые клетки	в	24,6±1,24		27,5	23,5±1,54		35,8
	ш	19,6±0,94		26,3	16,2±1,16		39,1
Поперечный срез	р	2530,2±101,48		6,9	2739,2±128,90		8,2
	т	566,8±25,92		7,9	652,3±20,77***		5,5
Пучок	р	209,6±14,95		12,4	236,0±16,53		12,1
	т	103,2±2,40		4,0	145,6±7,63***		9,1

Примечание: в – высота, ш – ширина клеток тканей, р – радиальный диаметр, т – тангентальный диаметр, КИ – коэффициент изодиаметричности.

Стабилизация CV у признаков первой группы связано с функциональными особенностями этих тканей. Их формирование имеет более широкие временные рамки и определяется механическими нагрузками, складывающимися в конкретных условиях (колленхима), водно-световыми и температурными условиями и КПД фотосинтеза (флоэма), и завершением внутренних дифференциаций тканей с возрастом листа (паренхимная обкладка). Колленхима и паренхимная обкладка, как правило, с возрастом утолщаются, приобретая стабильные характеристики, и вариабельность показателей этих признаков соответственно снижается. Увеличение размеров и стабилизация CV флоэмы к 5 году жизни хвои, возможно, связано с накоплением в них фенольных соединений и терпеноидов (Загоскина, 2007). Кроме того, флоэма и альбуминовые клетки функционально связаны, их возрастные изменения имеют противоположные направления, что указывает на снижение у флоэмы с возрастом проводящей и усиление запасающей функций.

Верхняя кутикула контактирует с внешней средой, и многие факторы влияют на ее толщину (Джунипер, 1986). Поэтому увеличение вариабельности показателей данного признака

логично. Нижняя эпидерма к пятому году жизни также претерпевает значительные изменения функциональной нагрузки, что приводит к изменению состояния клеток этой ткани и увеличению CV. С возрастом показатели CV трансфузионной ткани и альбуминовых клеток также существенно увеличиваются.

Ксилема, доставляющая тканям хвоинок воду и минеральные вещества, с возрастом не претерпевает существенных изменений. Ее формирование происходит относительно быстро, клетки рано приобретают окончательные размеры и лигнифицируются. Кроме того, развитие ксилемы непосредственно связано с формированием палисадной и губчатой тканей. Как было показано нами ранее (Асадулаев, Рамазанова, 2014), генетическая предопределенность развития структуры последних и определяет развитие ксилемы, соответственно и изменчивость ее показателей.

Нижняя кутикула не подвергается столь мощным внешним воздействиям как верхняя кутикула, в силу чего ее показатели также сохраняют первоначальную амплитуду изменчивости.

Результаты наших исследований показывают, что в структуре хвои *Taxus baccata* L. с возрастом происходят количественные адаптивные морфолого-анатомические изменения, которые имеют у разных групп признаков разную направленность. Направленность этих изменений, во-первых, зависит от последовательности и скорости дифференциации анатомических структур и их функциональной значимости на каждом этапе развития хвои. Во-вторых, при естественном старении и при воздействии экстремальных факторов в хвое происходят однотипные процессы, связанные со снижением функциональной активности тканей. На это указывают в своих работах В.О.Казарян (1969), А.Г. Юсуфов, М.Г. Алиев (2010). Процессы старения хвои связывают с активацией перекисного окисления липидов (Мерзляк, 1981), с повреждением хлоропластов, накоплением кислородных радикалов (Жиров, 2007) и фенольных соединений в тканях (Загоскина, 2007).

Отмеченные выше возрастные количественные особенности строения хвои тиса ягодного, произрастающего в местности Терменлик Предгорного Дагестана, являются показателями их старения и причиной наблюдаемого нами сокращения продолжительности жизни хвоинок от 10 возможных до 5 лет (Рамазанова, Асадулаев, Омарова, 2016). Таким образом, можно полагать, что места произрастания тиса ягодного в Дагестане находятся на границе его ареала и не являются для него оптимальными.

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

5.1 Внутрипопуляционная изменчивость признаков ариллуса

Важнейшим этапом изучения биологического разнообразия является исследование изменчивости признаков природных популяций растений, результаты которых применяются для решения целого ряда вопросов теоретического и ресурсного направлений (Потемкин, 1998).

Необходимость изучения природных популяций *T. baccata* L. в Дагестане связана с поиском критериев их разграничения и оценки влияния фрагментарности массивов на дисперсию основных признаков, отражающих адаптивные микроэволюционные тенденции.

Данные об изучении изменчивости признаков ариллуса у растений *T. baccata* L. отсутствуют не только для Дагестана, но и для других регионов.

Приведены итоги сравнения изменчивости морфологических признаков ариллуса внутри трех наиболее крупных ценопопуляций (буйнакской, казбековской и кайтагской) Предгорного Дагестана, а также между двумя изолированными (предгорной и внутреннегорной) участками *T. baccata* L.

Буйнакская популяция

Возрастной диапазон деревьев тиса ягодного женского пола в этой популяции составляет 92 года (от 68 до 160 лет) (Омарова, Асадулаев, 2013). Разброс этот незначительный, если учесть известную продолжительность жизни деревьев тиса до 4000 лет. Прежде всего, по полученным данным просматривается увеличение показателей ариллуса до определенного возраста (в данном случае до 121 года) и низкие показатели признаков (кроме диаметра воронки) у самого взрослого дерева (таблица 5.1).

В связи с выявленной тенденцией было выдвинуто предположение о том, что у деревьев тиса ягодного ближе к 160 годам происходят существенные морфологические возрастные преобразования. Для подтверждения этого предположения показатели ариллуса деревьев были объединены в две группы. В первую группу включены показатели ариллуса деревьев в возрасте до 121 года, во вторую группу - показатели ариллуса 160-летнего дерева. Показатели этих двух групп были оценены по t-критерию (таблица 5.2).

Таблица 5.1 – Изменчивость признаков ариллуса *Taxus baccata* L. буйнакской популяции в зависимости от возраста деревьев

Возраст деревьев	Длина ариллуса, мм	Ширина ариллуса, мм	Масса ариллуса, мг	Диаметр воронки, мм	Ширина семени (узкая), мм	Длина семени, мм	Масса семени, мг
68	7,8±0,14	7,9±0,12	441,0±8,87	5,4±0,07	4,3±0,06	5,7±0,06	74,1±1,58
84	7,6±0,13	7,8±0,14	406,7±9,50	5,1±0,08	4,2±0,04	5,9±0,09	82,7±1,06
85	8,0±0,14	8,6±0,11	468,6±11,35	5,2±0,10	4,5±0,03	5,9±0,07	82,8±1,57
94	7,1±0,14	7,8±0,13	428,5±15,80	5,9±0,13	4,5±0,06	6,2±0,06	97,3±3,42
115	7,6±0,13	7,4±0,16	373,7±8,54	4,9±0,10	4,2±0,02	6,1±0,07	83,1±0,95
120	8,6±0,16	8,7±0,14	530,2±13,20	5,7±0,12	4,4±0,03	5,7±0,07	84,4±1,27
121	9,9±0,44	8,2±0,15	590,2±16,91	6,5±0,12	4,2±0,02	5,7±0,09	78,4±0,91
160	7,3±0,13	7,2±0,12	372,2±12,10	6,4±0,14	4,2±0,02	5,8±0,07	72,2±1,12
$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	8,1±0,09	8,0±0,06	451,4±6,32	5,6±0,05	4,3±0,02	5,9±0,03	81,9±0,75

Таблица 5.2 – Оценка различий признаков ариллуса у деревьев двух возрастных групп

Возраст	Длина ариллуса, мм	Ширина ариллуса, мм	Масса ариллуса, мг	Диаметр воронки, мм	Ширина семени (узкая), мм	Длина семени, мм	Масса семени, мг
до 121	8,1±0,10	8,1±0,06	462,7±6,66	5,5±0,05	4,3±0,02	5,9±0,03	83,3±0,79
160	7,3±0,13	7,2±0,12	372,2±12,10	6,4±0,14	4,2±0,02	5,8±0,07	72,2±1,12
t-крит	4,72***	6,18***	6,55***	6,1***	5,2***	1,78	8,066***

Примечание: n = 30, уровни значимости по t-критерию – *-P <0,05; **-P <0,01; ***-P <0,001

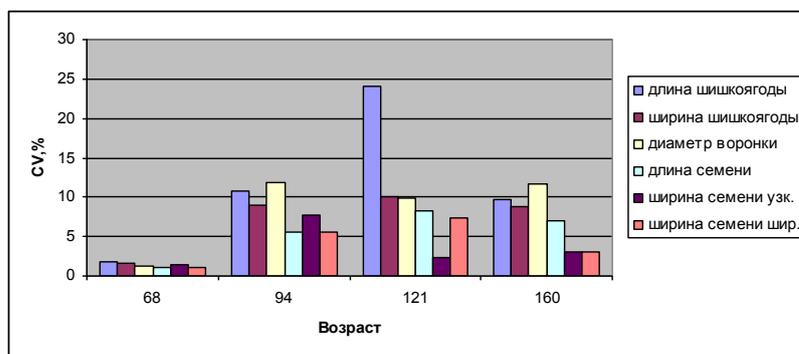
Результаты оценки показали, что различия между всеми показателями признаков ариллуса и массы семени (кроме признака «длина семени») доказаны на высоком уровне значимости. Выявленные различия позволяют подтвердить предположение о том, что у деревьев тиса к 160 годам жизни происходят возрастные изменения, которые отражаются и на показателях признаков ариллуса. Такое состояние связано с изменением интенсивности энергопластических процессов с возрастом деревьев и ослаблением листо-корневого баланса продуктов метаболизма (Казарян, 1973). Т.е. возрастная дифференциация особей, которая лежит в основе структуры и динамики популяций является важной и для оценки изменчивости показателей генеративных органов.

Отсутствие достоверных различий между линейными показателями семян свидетельствует о более выраженной генетической их детерминированности и приоритетном поступлении веществ, необходимых для реализации, прежде всего, их ростовых потенциалов.

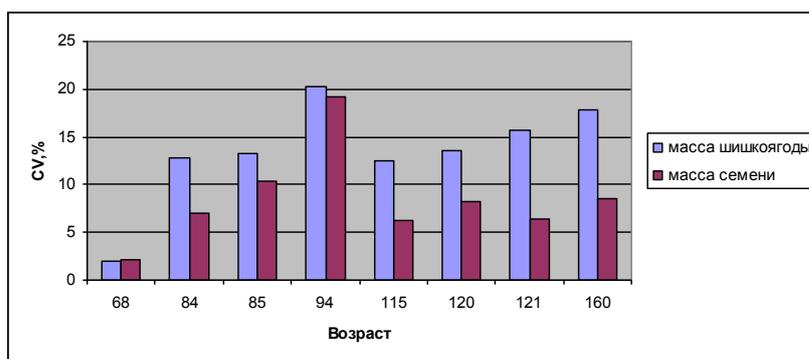
Важным статистическим показателем, отражающим состояние изучаемых признаков, является коэффициент вариации (CV). У генеративных органов большинства хвойных, по

мнению многих исследователей, этот показатель варьирует на очень низком уровне (Кузьмина, 1978; Николаева, Кузнецов 2010), что подтверждено и нашими исследованиями. Наиболее стабильными оказались показатели у самого молодого в выборке дерева (68 лет). Наибольшую изменчивость имеет признак «длина ариллуса» у дерева в возрасте 121 год (рисунок 5.1). В целом, можно утверждать, что линейные признаки ариллуса тиса ягодного имеют относительно стабильные показатели на уровне 3–12% и с возрастом деревьев изменяются незначительно.

Несколько иная картина наблюдается при оценке изменчивости весовых признаков ариллуса и семян. В целом, в буйнакской ценопопуляции весовые признаки имеют тенденцию к возрастанию изменчивости с увеличением возраста деревьев. Особенно это проявляется по массе ариллуса. Такая картина вполне объяснима, так как с возрастом у деревьев усиливается конкуренция за ресурсы между структурными элементами кроны, что и приводит к неравномерному накоплению запасных питательных веществ в генеративных органах структур разной иерархии.



А



Б

Рисунок 5.1 – Изменчивость размерных (А) и весовых (Б) признаков ариллуса *Taxus baccata* L. буйнакской популяции.

Известно, что на изменчивость параметров генеративных образований помимо возрастных особенностей деревьев, оказывает влияние и неоднородность среды, в которой они произрастают (Потемкин, 1998). Отсюда, уровень внутрипопуляционной изменчивости зависит от комплекса взаимодействующих друг с другом факторов, в том числе и от степени ее наследственной гетерогенности. Для получения более полной информации о степени

внутрипопуляционных различий по всем признакам нами использованы процедуры дисперсионного и регрессионного анализов. Первоначально с помощью однофакторного дисперсионного анализа оценены внутрипопуляционные межкросные различия.

Результаты выявили высокий уровень достоверности таких различий по всем учетным признакам генеративной сферы (таблица 5.3). То есть, подтверждается мнение о том, что в каждый момент времени любой организм характеризуется специфическим набором морфологических признаков, совокупность которых определяется, в том числе и воздействием возрастного состояния.

Таблица 5.3 – Результаты однофакторного дисперсионного анализа по количественным признакам ариллуса *Taxus baccata* L. в буйнакской популяции

Источник вариации	df	MS	F
Длина ариллуса			
Межкросная	7	24,05	19,85***
Внутрикросная	232	1,21	
Ширина ариллуса			
Межкросная	7	8,24	15,46***
Внутрикросная	232	0,54	
Масса ариллуса			
Межкросная	7	174466,34	37,92**
Внутрикросная	232	4600,70	
Диаметр воронки			
Межкросная	7	10,78	30,670***
Внутрикросная	232	0,35	
Ширина семени узкая часть			
Межкросная	7	0,55	12,42 ***
Внутрикросная	232	0,04	
Ширина семени широкая часть			
Межкросная	7	2,53	22,15 ***
Внутрикросная	232	0,11	
Длина семени			
Межкросная	7	0,99	6,30***
Внутрикросная	232	0,16	
Масса семени			
Межкросная	7	1776,08	21,19 ***
Внутрикросная	232	83,83	

Примечание: MS – дисперсия; F – критерий Фишера; df – число степеней свободы; Уровень значимости*-P <0,05; **-P <0,01; ***-P <0,001

Для оценки вклада индивидуальных различий кустов в общую вариацию вычислены компоненты дисперсии по методу ожидаемых средних квадратов (рисунок 5.2).

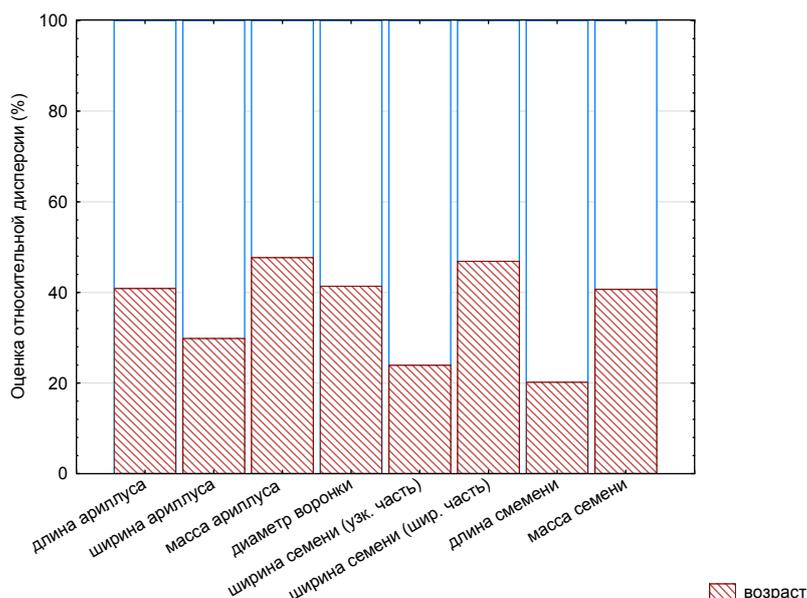


Рисунок 5.2 – Относительные компоненты дисперсии по итогам дисперсионного анализа для признаков генеративных органов *Taxus baccata* L.

Наибольший вклад во внутривидовые различия вносят признаки: «масса ариллуса» и «диаметр воронки», наименьший – «длина семени» и «ширина семени», что также объясняется большей генетической обусловленностью последних.

Влияние возраста на каждый из признаков, составляющих внутривидовые индивидуальные особенности, выявлено и при помощи дисперсионного анализа по итогам регрессии, связь и доля которого на отдельные признаки ариллуса отражают коэффициенты корреляции и детерминации (таблица 5.4).

Таблица 5.4 – Коэффициенты корреляции и детерминации для признаков ариллуса *Taxus baccata* L. буйнакской популяции по итогам регрессионного анализа в зависимости от возраста деревьев

Признаки	h^2 , %	r^2 , %	r_{xy}
Длина ариллуса	38,9	0,6	0,08
Ширина ариллуса	32,5	3,4	-0,19**
Масса ариллуса	55,2	0,05	-0,02
Диаметр воронки	49,7	19,9	0,44***
Ширина семени (узкая)	27,6	6,8	-0,26***
Ширина семени (широкая)	41,4	0,3	-0,06
Длина семени	15,0	1,0	-0,10
Масса семени	40,2	3,2	-0,18**

Примечание: h^2 – сила влияния фактора; r^2 – коэффициент детерминации; R_{xy} – корреляция между изучаемым признаком и возрастом деревьев.

Показатель силы влияния фактора (h^2) в данном случае отражает, общие отличия, имеющиеся между деревьями, g^2 показывает долю возраста в межгрупповой изменчивости, связанную с линейной моделью воздействия возраста, а разница между двумя этими показателями обусловлена причинами, не связанными с возрастом.

Полученные данные показывают, что наиболее сильное положительное влияние (рисунок 5.3) возрастные особенности деревьев тиса ягодного оказывают на диаметр воронки ариллуса (19,9%), ширину семени в узкой части (6,8%) (рисунок 5.4) и ширину ариллуса (3,4%). В двух последних случаях доказана также тенденция к уменьшению их показателей с возрастом. Влияние возрастных особенностей деревьев на показатели остальных признаков еще ниже, хотя по массе семян это влияние и достоверное.

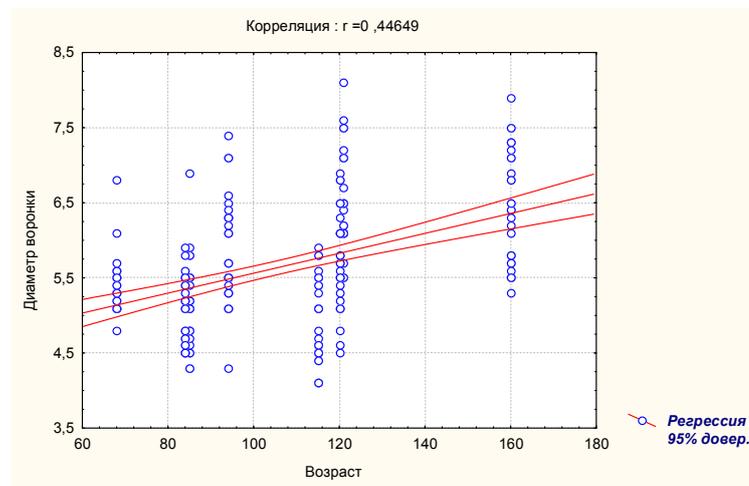


Рисунок 5.3 – Регрессия показателей диаметра воронки ариллуса *Taxus baccata* L. с возрастом деревьев в буйнакской популяции.

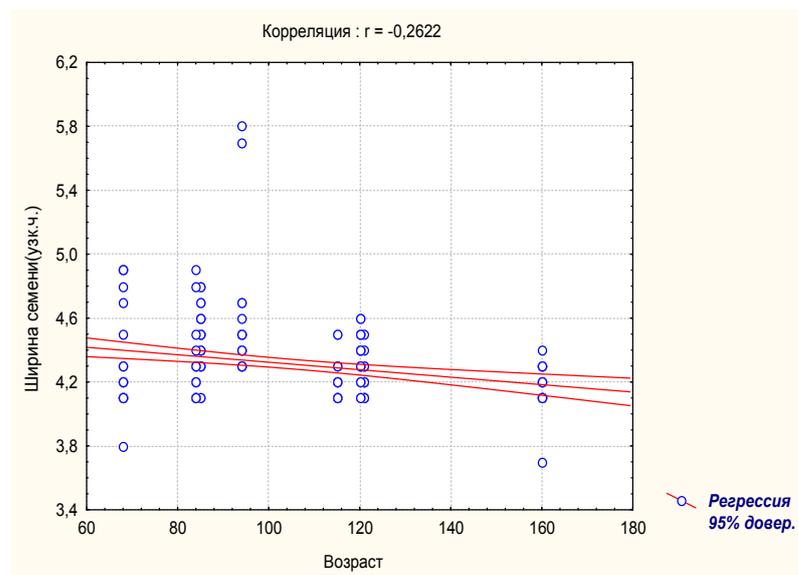


Рисунок 5.4 – Регрессия показателей ширины семени (узк. части) ариллуса *Taxus baccata* L. с возрастом деревьев в буйнакской популяции

Казбековская популяция

Возрастной диапазон выделенных для учета женских деревьев в этой популяции значительно шире, чем в буйнакской и составляет 459 лет. Здесь также при сравнении средних значений обнаружена тенденция к увеличению показателей признаков генеративных органов до определенного возраста (в данном случае это 239 лет). У деревьев в возрасте 509 лет показатели вновь несколько снижаются (таблица 5.5). По большинству признаков наименьшие значения наблюдаются в возрасте 95 лет (Омарова, 2018).

Таблица 5.5 – Изменчивость признаков ариллуса *Taxus baccata* L. казбековской популяции в зависимости от возраста деревьев.

Возраст деревьев	Длина ариллуса, мм	Ширина ариллуса, мм	Масса ариллуса, мг	Диаметр воронки, мм	Ширина семени (узкая), мм	Длина семени, мм	Масса семени, мг
50	6,7±0,12	7,9±0,11	319,9±14,79	4,8±0,07	4,1±0,02	4,9±0,06	64,1±0,97
95	6,8±0,13	7,3±0,09	280,6±10,72	4,8±0,09	3,6±0,05	5,0±0,04	53,7±0,57
104	7,6±0,12	8,5±0,11	411,5±12,41	4,8±0,08	4,1±0,03	5,7±0,07	72,0±1,51
239	8,5±0,19	8,4±0,15	466,7±16,72	4,6±0,08	3,7±0,02	5,3±0,02	57,9±2,06
509	7,5±0,09	8,2±0,09	388,3±11,79	4,9±0,07	4,2±0,04	5,8±0,07	75,4±1,39
$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	7,4±0,08	8,0±0,06	373,4±8,04	4,8±0,04	3,9±0,03	5,3±0,04	65,0±0,81

Для оценки различий, связанных с возрастом, показатели ариллуса деревьев разных календарных возрастов объединены в три группы. В первую группу вошли показатели деревьев в возрасте 50, 95 и 104 года, во вторую – 239-летнего дерева и в третью – 509-летнего дерева. Различия показателей этих групп оценены по t-критерию (таблица 5.6).

Таблица 5.6 – Оценка различий признаков ариллуса деревьев *Taxus baccata* L. трех возрастов казбековской популяции

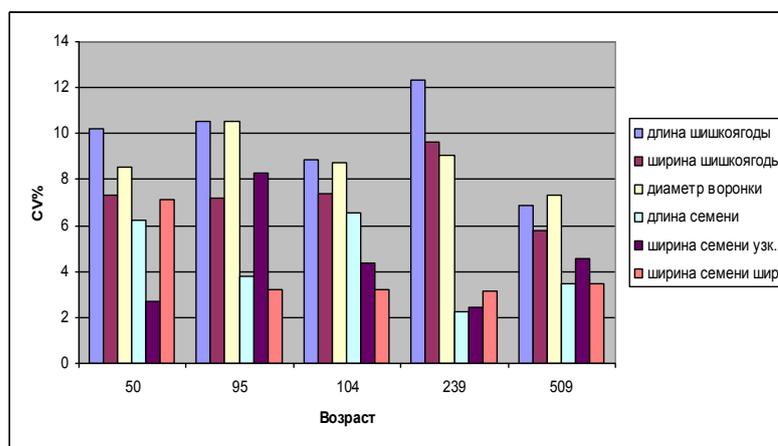
Возраст	Длина ариллуса, мм	Ширина ариллуса, мм	Масса ариллуса, мг	Диаметр воронки, мм	Ширина семени (узкая), мм	Длина семени, мм	Масса семени, мг
50–104	7,03±0,09	7,88±0,08	337,32±9,32	4,77±0,05	3,93±0,03	5,20±0,05	63,28±1,01
239	8,46±0,19	8,35±0,15	466,67±16,72	4,63±0,07	3,65±0,02	5,31±0,02	59,53±0,67
509	7,54±0,09	8,20±0,09	388,27±11,79	4,86±0,06	4,17±0,03	5,77±0,07	75,40±1,40
t-крит 1	6,9***	2,8**	6,8***	1,6	7,6***	2,0*	3,1***
t-крит 2	4,3***	0,9	3,8***	2,3*	13,5***	6,1***	10,3***

Примечание: n = 30, уровни значимости по t-критерию – *-P <0,05; **-P <0,01; ***P <0,001

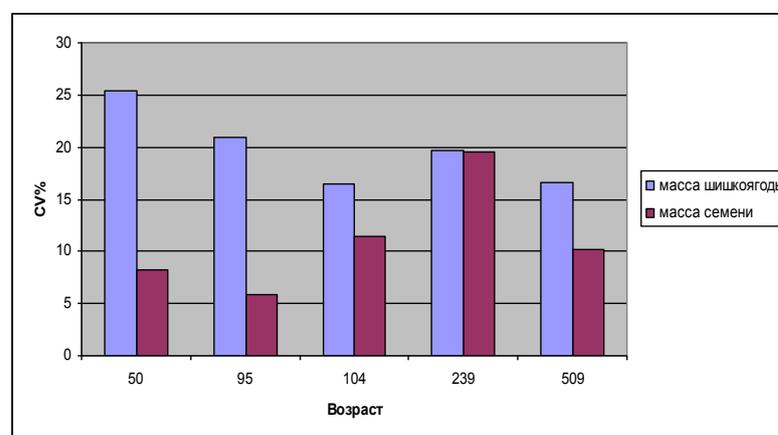
Обнаружены достоверные различия показателей признаков ариллуса, кроме признака «ширина ариллуса» между деревьями 239 и 509 лет, и признака «диаметр воронки» между

деревьями моложе 104 года и 239 лет. Эти признаки, видимо, отличаются большей зависимостью от условий питания в структуре многолетних элементов кроны. Полученные различия подтверждают влияние возрастных особенностей деревьев тиса ягодного на большинство показателей признаков ариллуса.

При оценке изменчивости (CV) линейных признаков (рисунок 5.5, А) более низкие показатели обнаружены у ариллуса самого взрослого дерева (509 лет). Наибольшую изменчивость имеет признак «длина ариллуса» у дерева в возрасте 239 лет. В целом, линейные признаки ариллуса тиса ягодного казбековской популяции также имеют относительно стабильные (2–13%) показатели, которые с возрастом деревьев изменяются незначительно.



А



Б

Рисунок 5.5 – Изменчивость размерных (А) и весовых (Б) признаков ариллуса *Taxus baccata* L. в казбековской ценопопуляции

По весовым признакам ариллуса и семян одинаковая изменчивость выявлена только у деревьев в возрасте 239 лет. Масса ариллуса имеет наибольшую изменчивость в возрасте 50 лет и с увеличением возраста деревьев несколько стабилизируется, а различие в массе семян между деревьями, наоборот, несколько возрастает. В буйнакской популяции Предгорного Дагестана с увеличением возраста деревьев было отмечено увеличение изменчивости весовых признаков,

как семян, так и ариллуса. Обнаруженное различие в изменчивости одних и тех же признаков в разных популяциях подтверждает мнение о том, что показатели признаков внутри популяции зависят не только от наследственной гетерогенности организмов, но и от воздействия целого ряда трудно прогнозируемых факторов.

Результаты дисперсионного и регрессионного анализов в казбековской популяции выявили высокий уровень достоверности различий между признаками генеративной сферы (кроме признака «диаметр воронки») (таблица 5.7). Т.е. последний является самым не прогнозируемым признаком, показатели которого имеют широкий разброс внутри крон деревьев.

Таблица 5.7 – Результаты однофакторного дисперсионного анализа по количественным признакам ариллуса *Taxus baccata* L. казбековской популяции

Источник вариации	df	MS	F
Длина ариллуса			
Межкроновая	4	15,744	28,417***
Внутрикroновая	145	0,554	
Ширина ариллуса			
Межкroновая	4	6,203	16,593***
Внутрикroновая	145	0,374	
Масса ариллуса			
Межкroновая	4	163886,3	30,126***
Внутрикroновая	145	5440,083	
Диаметр воронки			
Межкroновая	4	0,219	1,228
Внутрикroновая	145	0,178	
Ширина семени узкая часть			
Межкroновая	4	2,311	64,913**
Внутрикroновая	145	0,036	
Ширина семени широкая часть			
Межкroновая	4	1,027	25,971***
Внутрикroновая	145	0,040	
Длина семени			
Межкroновая	4	4,651	53,260***
Внутрикroновая	145	0,087	
Масса семени			
Межкroновая	4	2366,060	66,380**
Внутрикroновая	145	35,644	

Примечание: MS – дисперсия; F – критерий Фишера; df – число степеней свободы; Уровень значимости *-P<0,05; **-P<0,01; ***-P<0,001

Вклад фактора «возраст деревьев» в общую дисперсию оценен через компоненты дисперсии по методу ожидаемых средних квадратов (рисунок 5.6). Наибольший вклад во

внутрипопуляционную дифференциацию выявлен у признаков «ширина семени узкой части», «масса семени», «длина семени», наименьший вклад у признака «диаметр воронки».

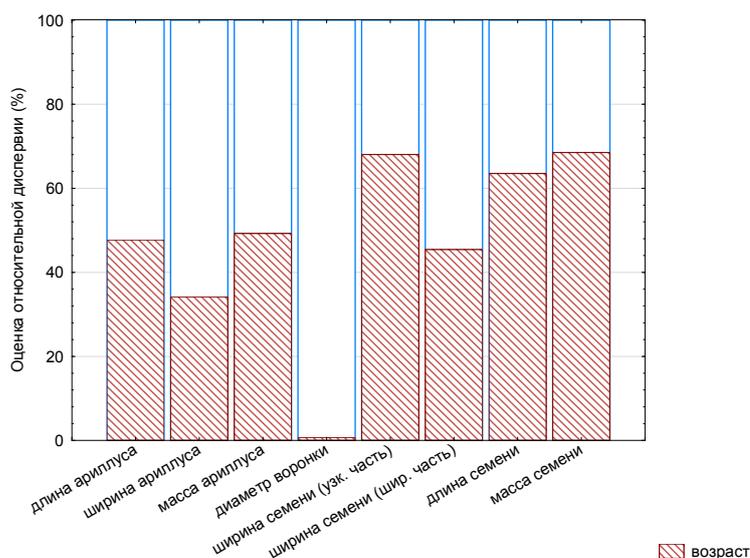


Рисунок 5.6 – Относительные компоненты дисперсии по итогам дисперсионного анализа для признаков генеративных органов *Taxus baccata* L.

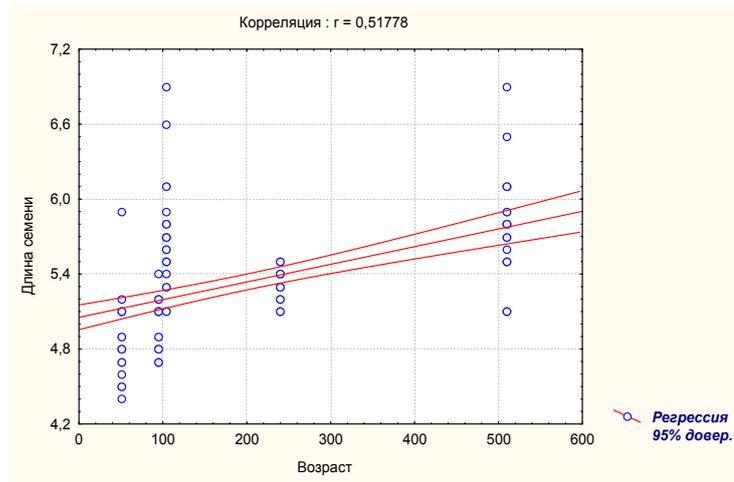
Кроме того, полученные данные показывают, что все признаки, в отличие от буйнакской популяции, имеют положительную связь с возрастными особенностями деревьев, хотя у большинства признаков эти связи незначительные (таблица 5.8).

Таблица 5.8 – Коэффициенты корреляции и детерминации для признаков ариллуса *Taxus baccata* L. казбековской популяции по итогам регрессионного анализа в зависимости от возраста деревьев

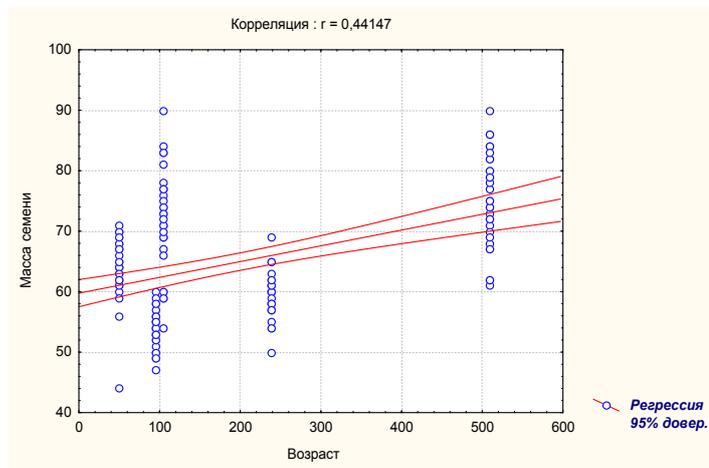
Признаки	h^2 (%)	r^2 , %	r_{xy}
Длина ариллуса	47,8	8,2	0,29***
Ширина ариллуса	34,2	4,2	0,21
Масса ариллуса	49,3	7,4	0,27***
Диаметр воронки	0,8	0,4	0,07
Ширина семени узк. часть	68,1	4,8	0,22**
Ширина семени шир. часть	45,4	0,5	0,07
Длина семени	63,5	26,8	0,52***
Масса семени	68,5	19,4	0,44***

Примечание: h^2 – сила влияния фактора; r^2 – коэффициент детерминации; R_{xy} – корреляция между изучаемым признаком и возрастом деревьев

Возраст деревьев тиса ягодного более заметное влияние оказывает на длину семени (26,8%), и массу семени (19,4%) (рисунок 5.7). Некоторое влияние возраста обнаружено на длину (8,2) и массу (7,4) ариллуса.



А



Б

Рисунок 5.7 – Изменение длины семени (А) и массы (Б) семени ариллуса *Taxus baccata* L. с возрастом деревьев в казбековской популяции

Кайтагская популяция

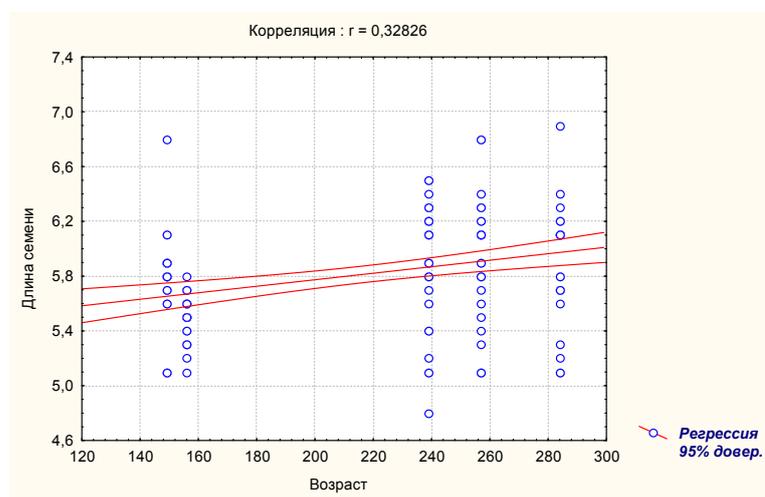
Расхождение календарных возрастов учтенных женских деревьев в кайтагской популяции несколько больше, чем в буйнакской популяции и значительно меньше, чем в казбековской популяции и составляет 135 лет (Омарова, 2018). В отличие от предыдущих популяций здесь наибольшие значения признаков ариллуса наблюдаются у самого молодого дерева выборки (149 лет), для признаков семян, наоборот, обнаружено некоторое увеличение показателей с возрастом деревьев (таблица 5.9; рисунок 5.8).

Более сильное положительное влияние возрастные особенности деревьев тиса ягодного оказывают на длину семян (10,7%) и массу семян (6,6%). Некоторое влияние возраста обнаружено и на массу ариллуса (9,5%) и длину ариллуса (5,2%). В последних случаях это влияние обратное и отрицательное, т. е. с увеличением возраста деревьев масса ариллуса и их

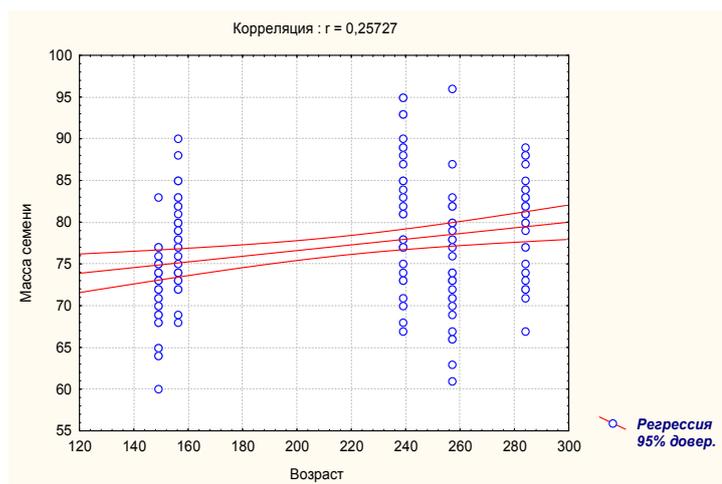
длина несколько снижается. Влияние возрастных особенностей деревьев на изменчивость показателей остальных признаков еще ниже.

Таблица 5.9 – Изменчивость признаков ариллуса *Taxus baccata* L. кайтагской популяции в зависимости от возраста деревьев

Возраст деревьев	Длина ариллуса мм	Ширина ариллуса, мм	Масса ариллуса, мг	Диаметр воронки, мм	Ширина семени (узкая), мм	Длина семени, мм	Масса семени, мг
149	8,1±0,27	8,4±0,14	485,1±17,70	5,1±0,10	4,1±0,03	5,8±0,06	71,3±0,87
158	7,4±0,11	8,1±0,15	394,10±13,78	5,3±0,13	4,3±0,02	5,5±0,03	78,4±0,99
239	7,6±0,13	7,3±0,15	363,7±12,94	4,8±0,10	4,2±0,04	5,9±0,08	81,1±1,53
257	7,5±0,12	8,3±0,11	372,9±15,30	4,7±0,07	4,2±0,04	5,9±0,08	75,21,35
284	7,5±0,10	8,2±0,10	398,4±9,28	5,1±0,12	4,3±0,00	5,9±0,07	79,8±1,03
X±Sx	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



А



Б

Рисунок 5.8 – Изменение длины (А) и массы (Б) семени *Taxus baccata* L. с возрастом деревьев в кайтагской популяции

Для оценки зависимости учетных признаков от возрастных особенностей деревьев их показатели объединены в две группы. В первую группу вошли показатели ариллуса деревьев в

возрасте до 160 лет, во вторую группу выделены показатели ариллуса от 239 до 284. Показатели этих двух групп были оценены по t-критерию (таблица 5.10).

Таблица 5.10 – Оценка различий признаков ариллуса деревьев *Taxus baccata* L. двух возрастных групп кайтагской популяции

Возраст	Длина ариллуса, мм	Ширина ариллуса, мм	Масса ариллуса, мг	Дм. воронки, мм	Ширина семени (узкая), мм	Ширина семени (широкая), мм	Длина семени, мм	Масса семени, мг
до 160	7,7±0,15	8,2±0,10	440,0±12,66	5,2±0,08	4,2±0,02	4,8±0,03	5,6±0,03	74,8±0,80
до 290	7,5±0,06	7,9±0,08	379,6±7,45	4,8±0,05	4,2±0,01	4,7±0,02	5,9±0,04	78,7±0,79
t-крит	1,2	2,09*	4,1***	3,2***	0	0,89	4,63***	4,06***

Примечание: n = 30 Уровень достоверности по t-критерию – *-P <0,05; **-P <0,01; ***-P <0,001

Показатели выделенных групп имеют высокий уровень достоверности различий признаков шишкоягод и семени, кроме признаков «длина ариллуса» и «ширина семени», что также подтверждают выявленные в предыдущих популяциях различия, связанные с возрастными изменениями. Линейные показатели семян имеют незначительные изменения, и отсутствие достоверных различий свидетельствуют о более выраженной генетической их детерминированности, о чем было сказано и выше.

Наибольшую изменчивость (CV) линейных признаков имеет «длина ариллуса» у дерева в возрасте 149 лет (рисунок 5.9 А). Линейные признаки ариллуса тиса ягодного здесь также имеют относительно стабильные показатели (2–13%) и с возрастом деревьев, как и в двух предыдущих популяциях изменяются незначительно.

У весовых признаков наблюдается другая картина. Масса плода практически у всех возрастов имеет сходные значения CV, с минимумом для дерева в возрасте 284 лет. На наш взгляд, весовые признаки имеют тенденцию к большим колебаниям с увеличением возраста деревьев, что показано нами на примере буйнакской популяции и подтверждена здесь у деревьев от 149 до 257 лет. Показатели дерева в возрасте 284 года противоречат общей тенденции, что, видимо, обусловлено его индивидуальными особенностями.

Результаты дисперсионного анализа выявили высокий уровень достоверности влияния межкрупных различий на показатели признаков генеративной сферы при отсутствии внутрикрупных различий (таблица 5.11).

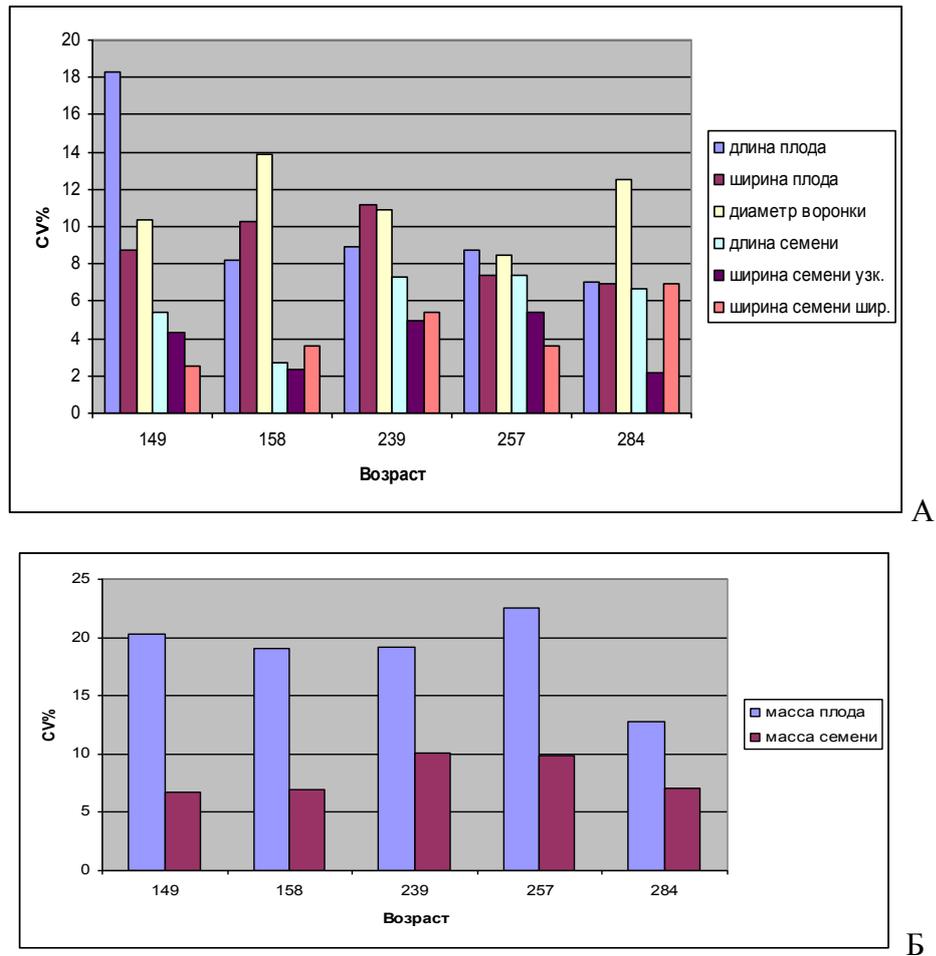


Рисунок 5.9 – Изменчивость размерных (А) и весовых (Б) признаков ариллуса *Taxus baccata* L. кайтагской популяции

Таблица 5.11 – Результаты однофакторного дисперсионного анализа по количественным признакам ариллуса *Taxus baccata* L. кайтагской популяции

Источник вариации	df	MS	F
1	2	3	4
Длина ариллуса			
Межкроновая	4	7,638	7,965*
Внутрикroновая	145	0,959	
Ширина ариллуса			
Межкroновая	4	5,414	10,328***
Внутрикroновая	145	0,524	
Масса ариллуса			
Межкroновая	4	67237,73	11,136***
Внутрикroновая	145	6037,640	
Диаметр воронки			
Межкroновая	4	1,912	5,745***
Внутрикroновая	145	0,333	
Ширина семени узкая часть			
Межкroновая	4	0,200	6,719***
Внутрикroновая	145	0,298	

Продолжение таблицы 5.11

1	2	3	4
Ширина семени широкая часть			
Межкроновая	4	0,903	17,876***
Внутрикroновая	145	0,051	
Длина семени			
Межкroновая	4	1,023	7,667***
Внутрикroновая	145	0,133	
Масса семени			
Межкroновая	4	467,627	11,404***
Внутрикroновая	145	41,004	

Примечание: MS – дисперсия; F – критерий Фишера; df – число степеней свободы; Уровень значимости*-P <0,05; **-P <0,01; ***-P <0,001

Для оценки вклада фактора «возраст дерева» в общую вариацию вычислены компоненты дисперсии по методу ожидаемых средних квадратов (рисунок 5.10).

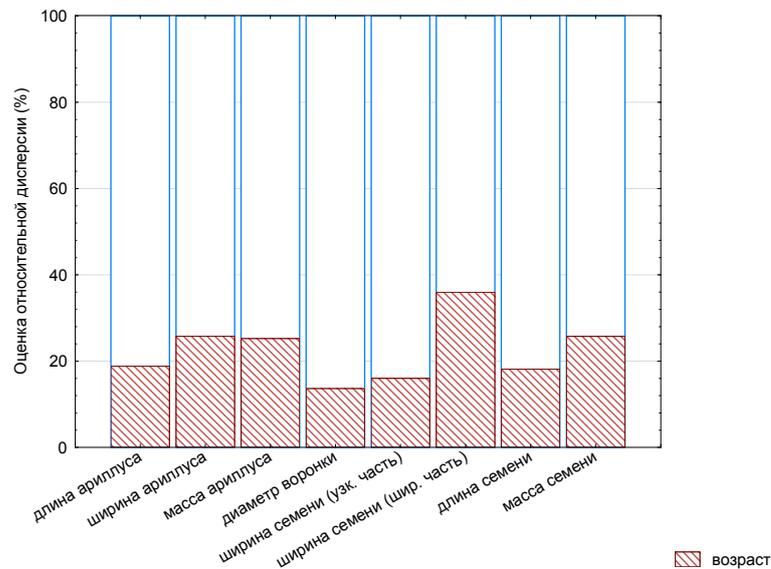


Рисунок 5.10 – Относительные компоненты дисперсии по итогам дисперсионного анализа для признаков генеративных органов *Taxus baccata* L.

Влияние индивидуальных особенностей на каждый из признаков, составляющих внутривидовую изменчивость, выявлено при помощи дисперсионного анализа по итогам регрессии, связь и доля влияния которого на отдельные признаки ариллуса отражают коэффициенты корреляции и детерминации (таблица 5.12). Наибольший вклад во внутривидовую дифференциацию выявлен у признака ширина семени (широкая часть), наименьший – у признака «длина ариллуса».

Таблица 5.12 – Коэффициенты корреляции и детерминации для признаков ариллуса *Taxus baccata* L. кайтагской популяции по итогам регрессионного анализа в зависимости от возраста деревьев

Признаки	h^2 (%)	r^2 , %	r_{xy}
Длина ариллуса	18,8	5,2	-0,23**
Ширина ариллуса	23,7	0,9	-0,09
Масса ариллуса	25,3	9,5	-0,31***
Диаметр воронки	13,7	4,0	-0,20*
Ширина семени узк. часть	16,0	0,17	0,04
Ширина семени шир. часть	36,0	0,03	-0,02
Длина семени	18,2	10,7	0,33***
Масса семени	25,8	6,6	0,26**

Примечание: h^2 – сила влияния фактора; r^2 – коэффициент детерминации; R_{xy} – корреляция между изучаемым признаком и возрастом деревьев

Хунзахская популяция

По календарным возрастам учтенных женских деревьев хунзахская популяция самая молодая. Наибольшие показатели признаков семян здесь наблюдаются у дерева с возрастом 91 год, наименьшие у самого молодого (42 года), а показатели ариллуса (длина и масса), напротив, наибольшие у молодого дерева (таблица 5.13) (Омарова, 2018).

Таблица 5.13 – Изменчивость признаков ариллуса *Taxus baccata* L. хунзахской популяции в зависимости от возраста деревьев.

Возраст	Длина ариллуса, мм	Ширина ариллуса, мм	Масса ариллуса, мг	Диаметр воронки, мм	Ширина семени (узкая), мм	Длина семени, мм	Масса семени, мг
42	6,64±0,090	8,49±0,091	470,23±10,383	5,05±0,106	3,96±0,020	5,8±0,04	70,0±1,01
49	6,46±0,077	7,70±0,118	418,73±11,672	5,33±0,059	4,26±0,027	5,9±0,04	82,7±1,62
59	6,35±0,044	7,58±0,090	322,23±6,868	5,23±0,053	4,19±0,013	5,6±0,03	77,0±1,05
73	6,81±0,055	7,83±0,116	403,93±9,838	5,49±0,071	4,37±0,014	5,9±0,06	88,2±0,84
87	6,28±0,085	7,72±0,117	432,70±12,636	5,67±0,085	4,43±0,020	6,0±0,04	90,5±1,25
91	6,38±0,097	8,12±0,068	420,63±7,676	5,45±0,056	4,71±0,018	6,5±0,03	108,3±0,77
$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	6,5±0,03	7,9±0,05	411,4±5,25	5,4±0,03	4,3±0,02	6,0±0,03	86,1±1,01

В данной популяции диаметр воронки ариллуса имеет относительно стабильные показатели и слабо связан с другими признаками. Линейные признаки ариллуса относительно стабильны (3–11%) и с возрастом деревьев изменяются незначительно, из которых наибольшую изменчивость имеет «диаметр воронки» у дерева в возрасте 42 года (рисунок 5.11 А). Вес ариллуса относительно стабилен, а масса семени с возрастом имеет тенденцию к снижению (рисунок 5.11 Б).

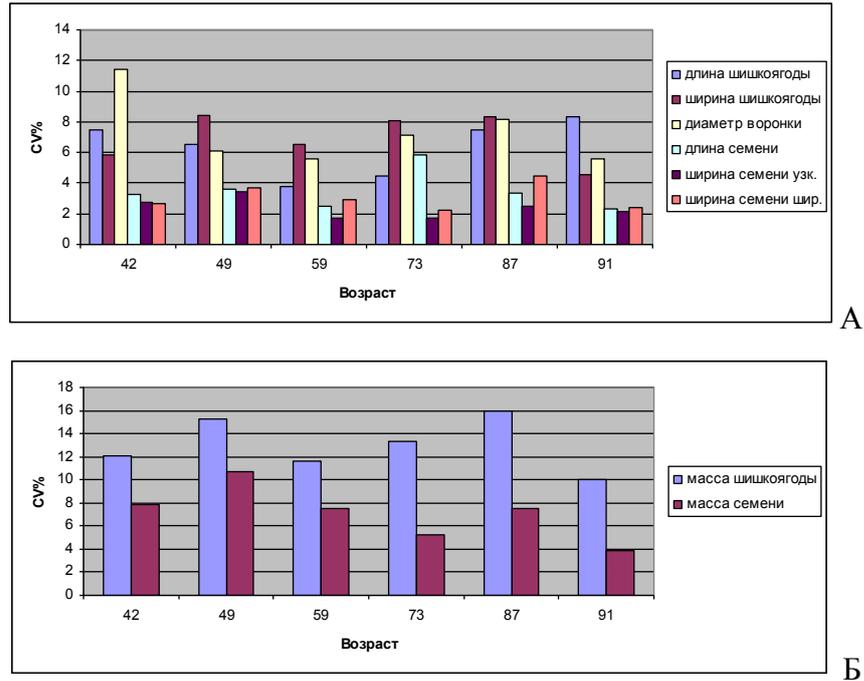


Рисунок 5.11 – Изменчивость размерных (А) и весовых (Б) признаков ариллуса *Taxus baccata* L. хунзахской популяции.

В целом выявлен высокий уровень достоверности влияния различий между деревьями на средние показатели всех учтенных признаков генеративной сферы (таблица 5.14).

Таблица 5.14 – Результаты однофакторного дисперсионного анализа по количественным признакам ариллуса *Taxus baccata* L. хунзахской популяции

Источник вариации	df	MS	F
1	2	3	4
Длина ариллуса			
Междугрупповая	5	1,22	6,83***
Внутригрупповая	174	0,18	
Ширина ариллуса			
Междугрупповая	5	3,48	11,21***
Внутригрупповая	174	0,31	
Масса ариллуса			
Междугрупповая	5	72363,17	23,86***
Внутригрупповая	174	3032,87	
Диаметр воронки			
Междугрупповая	5	1,42	8,67***
Внутригрупповая	174	0,16	
Ширина семени узкая часть			
Междугрупповая	5	1,93	173,12**
Внутригрупповая	174	0,01	
Ширина семени широкая часть			
Междугрупповая	5	3,15	132,60**
Внутригрупповая	174	0,02	

Продолжение таблицы 5.14

1	2	3	4
Длина семени			
Междугрупповая	5	2,80	58,03**
Внутригрупповая	174	0,05	
Масса семени			
Междугрупповая	5	5203,56	137,04**
Внутригрупповая	174	37,97	

Примечание: MS – дисперсия; F – критерий Фишера; df – число степеней свободы; Уровень достоверности *-P <0,05; **-P <0,01; ***-P <0,001

Компоненты дисперсии, связанные с возрастными особенностями деревьев вычислены по методу ожидаемых средних квадратов (рисунок 5.12). Наибольший вклад во внутрипопуляционную дифференциацию вносят ширина семени, длина семени и масса семени, наименьший вклад длина ариллуса и диаметр воронки.

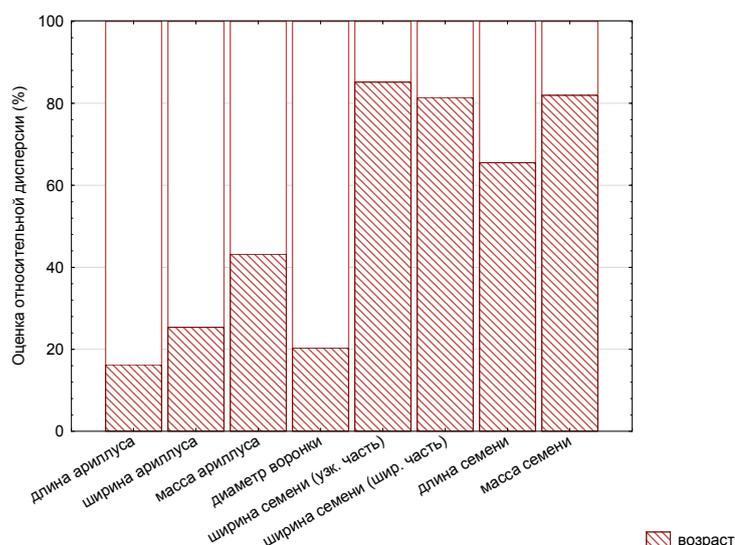


Рисунок 5.12 – Относительные компоненты дисперсии для признаков генеративных органов *Taxus baccata* L.

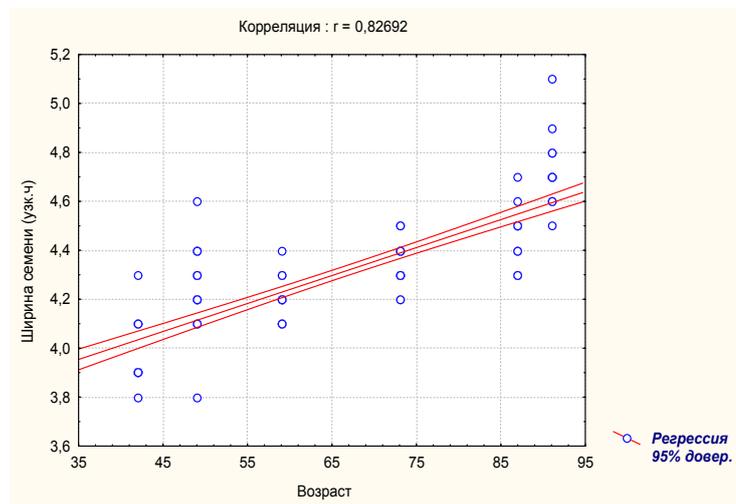
Влияние возраста деревьев на каждый из признаков, составляющих внутрипопуляционную изменчивость, выявлено и при помощи дисперсионного анализа по итогам регрессии, связь и доля влияния которого на отдельные признаки ариллуса отражают коэффициенты корреляции и детерминации (таблица 5.15).

Полученные данные показывают, что сильное положительное влияние изменения связанные с возрастом деревьев тиса ягодного оказывают на ширину семени ($r = 0,83$) (рисунок 5.13 А), длину семени (0,55) и массу семени (0,79) (рисунок 5.13 Б). С другими признаками связь при этом незначительная, отрицательная и доказана только для длины ариллуса.

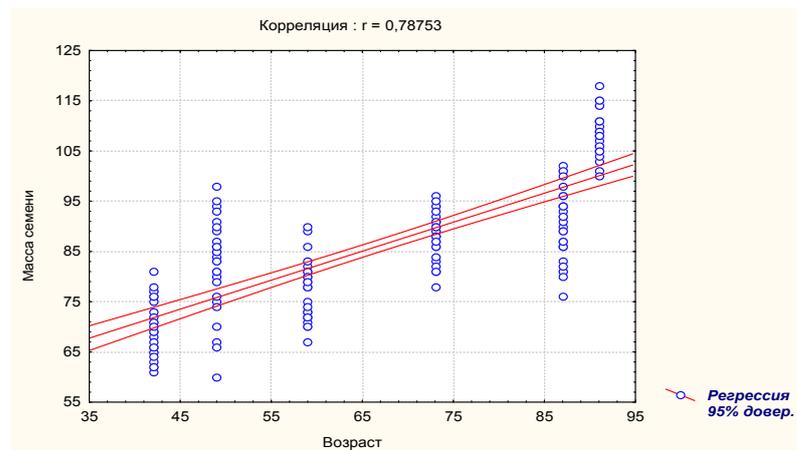
Таблица 5.15 – Коэффициенты корреляции и детерминации для признаков ариллуса *Taxus baccata* L. хунзахской популяции по итогам регрессионного анализа в зависимости от возраста деревьев

Признаки	h^2 , %	r^2 , %	r_{xy}
Длина ариллуса	16,3	1,9	-0,14*
Ширина ариллуса	25,4	10	-0,10
Масса ариллуса	43,3	0,1	-0,04
Диаметр воронки	20,4	14,2	0,38***
Ширина семени узк. часть	85,2	68,4	0,83***
Ширина семени шир. часть	81,4	67,4	0,82***
Длина семени	65,5	29,9	0,55***
Масса семени	81,9	62,0	0,79***

Примечание: h^2 – сила влияния фактора; r^2 – коэффициент детерминации; r_{xy} – корреляция между изучаемым признаком и возрастом деревьев



А



Б

Рисунок 5.13 – Зависимость ширины (А) и массы (Б) семени и возраста деревьев *Taxus baccata* L. в хунзахской популяции.

5.2 Межпопуляционная изменчивость признаков ариллуса

При изучении популяций видов растений большое внимание должно быть уделено выявлению различий по структуре изменчивости признаков (Семериков, 1981; Гриценко, 1989), позволяющей установить влияние условий на характер микроэволюционных адаптаций, связанных с изоляцией или разнообразием эколого-географических условий (Майр, 1974; Soule, 1982).

При оценке изменчивости признаков объединенной выборки выявлены достоверные различия по семи признакам ариллуса и семян не только между изученными популяциями, но и деревьями внутри популяций (таблица 5.16) При этом в межпопуляционные различия наибольший вклад вносит признак «диаметр воронки ариллуса» по сравнению шириной, длиной и массой ариллуса, прежде всего, в силу их значительных абсолютных показателей в буйнакской популяции (рисунок 5.14) (Омарова, Асадулаев, 2015).

Таблица 5.16 – 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.

Показатели ариллуса, с одной стороны, зависят от общего развития околоплодника, который в буйнакской популяции имеет большую длину и вес. С другой стороны, диаметр воронки ариллуса, на наш взгляд, очень тесно связан с формой ариллуса. В нашем случае индекс формы ариллуса в популяциях, в соответствии с их размещением в таблице 5.16, имеет следующие значения: 0,94; 1,01; 0,93; 0,80 (значения индекса больше единицы указывает на

вытянутую их форму). В хунзахской популяции этот показатель соответствует более уплощенной форме. Буйнакской и хунзахской популяциям характерен и большой размер воронки.

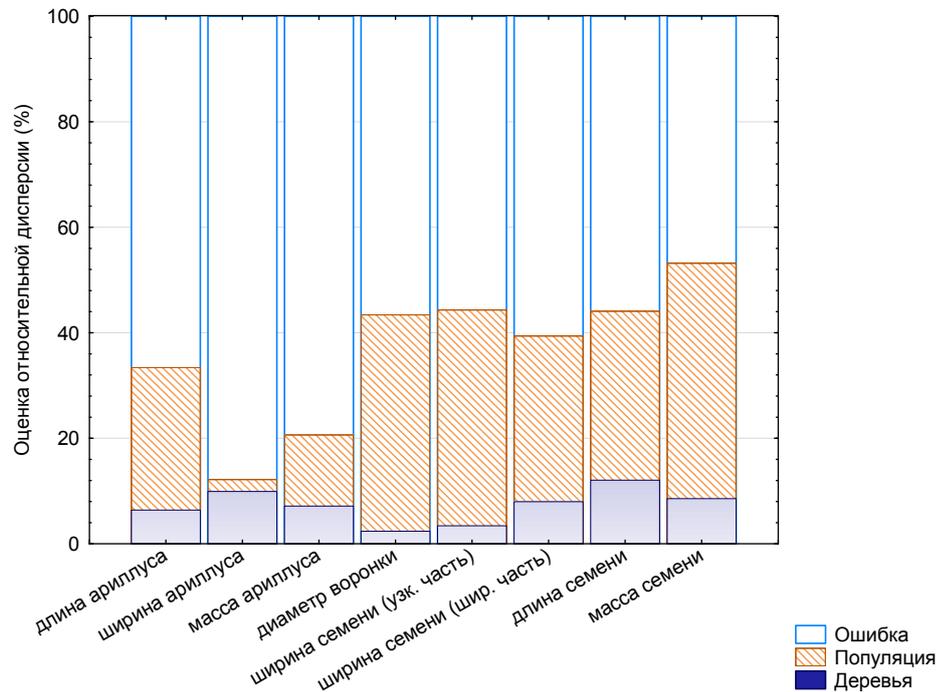


Рисунок 5.14 – Относительные компоненты дисперсии по итогам двухфакторного дисперсионного анализа для признаков генеративных органов *Taxus baccata* L.

Для выявления соотносительного роста элементов ариллуса при органогенезе нужны специальные аллометрические исследования, которые не входят в задачу настоящей работы. Однако общий анализ развития ариллуса в разных популяциях позволяет сделать заключение о некоторой положительной зависимости между длиной, шириной и диаметром воронки ариллуса; эти связи существенны и усиливаются при улучшении условий произрастания деревьев тиса ягодного (таблица 5.18). В целом ариллусы с деревьев, произрастающих в Предгорных районах Дагестана на высотах 800–1044 м над уровнем моря, оказались несколько крупнее ариллус с деревьев внутреннегорной популяции (1532 м).

Выявленные различия зависят от степени наследственной гетерогенности, условий произрастания, фитоценологических взаимовлияний, возрастной неоднородности, и многих факторов, тесно взаимодействующих друг с другом, хотя признаки генеративной сферы у хвойных деревьев считаются более устойчивыми (Петров, 1978; Кузьмина, 1978; Николаева, 2010).

В нашем случае, низкая вариабельность средних значений признаков генеративных органов тиса ягодного (кроме массы ариллуса) свидетельствует, с одной стороны, о высокой генетической детерминированности их линейных признаков, с другой стороны, о стабильности

почвенно-климатических условий мест произрастания независимо от физико-географических показателей этих же мест.

На фоне общей изменчивости признаков, несколько выше оказались показатели изменчивости массы ариллуса, что, видимо, определяется условиями питания, освещения, места прикрепления в кроне. Низкие показатели CV признаков ариллуса хунзахской популяции по сравнению с показателями других популяций мы объясняем меньшими их размерами, т.е. при уменьшении средних арифметических значений признаков, CV, характеризующая эти средние, также снижается (Маллалиев, Асадулаев, 2014).

Ранее было показано, что у разных видов, произрастающих в более суровых по климатическим показателям условиях, размеры плодов и шишкочкагод уменьшаются. Такая закономерность выявлена для *Juniperus virginiana* L. (Flake, von Rudloff, Turner, 1969), *Mimusulus longiflorus* (Nutt.) A. L. Grant (Beeks, 1962), *Pinus sibirica* Du Tour, *Picea obovata* Ledeb., *Pinus sylvestris* L. (Мамаев, 1973), *Juniperus oblonga* M. Bieb. (Асадулаев, Садыкова, 2011). У тиса ягодного по показателям признаков такая тенденция также подтверждается (таблица 5.16), если считать, что с высотой над уровнем моря в горах Дагестана условия для произрастания этого вида ухудшаются.

Для признаков семян картина несколько иная. В хунзахской популяции семена, напротив, крупнее. Оценить показатели семян в зависимости от оптимальности или не оптимальности условий произрастания растений сложно. Развитие генеративных органов растений зависит не только от климатических и почвенных условий, но и от возраста деревьев, их жизненности, конкуренции со стороны сопутствующих растений и т.д. Однако стабильность показателей массы семян, относительно крупные их размеры и более приплюснутая форма шишкочкагод хунзахской популяции позволяет нам сделать заключение, во-первых, о наличии определенных генетически закрепленных отличий между внутреннегорной и предгорными популяциями. Во-вторых, о более высокой десимиационной активности внутреннегорной популяции с целью самосохранения, может быть и в связи с менее благоприятными, не характерными для данного вида условиями. При этом межпопуляционные различия по признакам семян выражены сильнее, чем различия по признакам шишкочкагод.

В целом можно признать, что межпопуляционные различия чаще обусловлены действием общих условий места произрастания на микроэволюционные адаптивные преобразования, а внутривидовые – больше зависят от генетических и возрастных особенностей каждой особи. Все учтенные признаки ариллуса *T. baccata* L., кроме признака «ширина ариллуса», характеризуются значительным вкладом в межпопуляционную и несколько низким, но достоверным вкладом во внутривидовую изменчивость, так как условия экологических ниш в популяциях тиса весьма стабильны, хотя и специфичны. В

объединенной выборке наибольшей изменчивостью характеризуется «масса ариллуса» (23,2%). Изменчивость других признаков, как в популяционных, так и в объединенной выборке варьирует на низком и среднем уровнях (от 6,9 до 26,4% у признаков ариллуса; от 4,4 до 18,1% у признаков семян) и не имеют определенной закономерности. Наибольший вклад в межпопуляционную изменчивость вносят признаки «диаметр воронки» (41,0%), «ширина семени» (узкая часть) (40,9%), «масса семени» (44,6%), а минимальный – «ширина ариллуса» (2,2%). Во внутривидовую изменчивость наибольшим вкладом характеризуются признаки «ширина ариллуса» (9,9%), «длина семени» (12,1%) и «масса семени» (8,6%) (рисунок 5.14).

Оценку влияния комплекса экзогенных факторов на признаки ариллуса и семян изучаемых популяций проводили с применением двухфакторного дисперсионного анализа (h^2), а долю в этом влиянии, обусловленную различием межпопуляционных условий, определяли по коэффициенту детерминации (r^2) (таблица 5.17).

Таблица 5.17 – Результаты дисперсионного и однофакторного регрессионного анализов для признаков ариллуса *Taxus baccata* L.

Признаки	Фактор	h^2 , %	r^2 , %	r_{xy}
Длина ариллуса	дерево	6,4		
	популяция	27,1	16,1***	-0,40***
Ширина ариллуса	дерево	9,9		
	популяция	2,2	0,4	-0,06
Масса ариллуса	дерево	7,2		
	популяция	13,5	3,1***	-0,18***
Диаметр воронки	дерево	2,4		
	популяция	41,0	2,7***	0,17***
Ширина семени (узкая)	дерево	3,4		
	популяция	40,9	2,4***	0,16***
Ширина семени (широкая)	дерево	8,0		
	популяция	31,0	1,2**	0,11**
Длина семени	дерево	12,1		
	популяция	32,0	3,6***	0,19***
Масса семени	дерево	8,6		
	популяция	44,6	8,7***	0,30***

Примечание. r_{xy} – коэффициент корреляции между высотой над уровнем моря и изучаемым признаком.

Полученные данные показывают, что более сильному влиянию условий места произрастания подвержены длина ариллуса ($r^2=16,1\%$) и масса семени ($r^2=8,7\%$). В первом случае отмечена отрицательная связь с высотой над уровнем моря, а во втором – положительная, то есть с высотой над уровнем моря длина ариллуса уменьшается, а масса

семени увеличивается. Для остальных признаков отмечена меньшая зависимость от условий мест произрастания популяций (r^2) при достаточно высоких показателях h^2 , что говорит о значительном влиянии прочих факторов на характеристики изучаемых признаков. Самое незначительное и отрицательное влияние условий места произрастания отмечено на ширину ариллуса ($r^2=0,4\%$), и это влияние статистически не доказано. В целом, диаметр воронки, ширина семени (узкая и широкая части), длина семени, и масса семени имеет тенденцию к увеличению, а длина и ширина ариллуса к уменьшению с высотой над уровнем моря (таблица 5.17).

Для изучения взаимовлияния и взаимосвязи между признаками ариллуса в зависимости от условий места произрастания популяций был применен корреляционный анализ. При этом изменение связей признаков ариллуса в меняющихся условиях среды, как показано в работах Ростовской (2002), связывают с включением регуляторных механизмов, которые контролируют процессы роста и морфогенеза при адаптации.

Корреляционный анализ выявил статистическую достоверность связей между большинством пар признаков ариллуса (таблица 5.18). Достоверная положительная корреляция, как на внутривидовом, так и в объединенной выборке наблюдается во всех популяциях между массой, длиной, шириной ариллуса и массой семян. Это и понятно, так как эти признаки имеют взаимозависимости близкие к функциональным. Между длиной и шириной ариллуса и диаметром воронки связи также, в основном, положительные и достоверные. При положительной зависимости между массой ариллуса и массой семян, в некоторых популяциях (800 м и 977 м) связи эти очень слабые и не достоверные. Достоверность других связей доказана лишь на 0,5% уровне значимости.

Средние положительные корреляционные связи наблюдаются между массой ариллуса, массой семян и длиной ариллуса, а также между шириной ариллуса, диаметром воронки и массой семян. Слабая, но положительная связь доказана между длиной ариллуса и диаметром воронки. Признаки «длина ариллуса» и «масса семян», «ширина ариллуса» и «масса семян», и «ширина ариллуса» и «диаметр воронки» характеризуются очень слабой не доказанной и противоречивой корреляционной зависимостью. Независимы друг от друга признаки «ширина ариллуса» и «диаметр воронки».

Наиболее сильные и достоверные связи массы, длины и ширины ариллуса наблюдается в популяции, произрастающей на высоте 1040 м над уровнем моря.

В популяции с высоты 1532 м над уровнем моря у всех признаков (кроме длины ариллуса и массы семян) связи достоверные, положительные, но несколько ниже, чем в других популяциях, что объясняется низкими абсолютными показателями всех признаков ариллуса и большей стабильностью признаков семян.

Недостовверная связь между длиной ариллуса и массой семян во всех популяциях является доказательством функциональной и иной независимости этих признаков.

Таблица 5.18 – Коэффициенты корреляции для признаков ариллуса *Taxus baccata* L.

Признаки	Высота над уровнем моря				Общая
	800	977	1040	1532	
Масса ариллуса – длина ариллуса	0,72*	0,66*	0,80*	0,41*	0,64*
Масса ариллуса – ширина ариллуса	0,41*	0,51*	0,78*	0,46*	0,50*
Масса ариллуса – диаметр воронки	0,22*	0,28*	-0,05	0,39*	0,33*
Масса ариллуса – масса семян	0,08	0,15	0,38*	0,44*	0,28*
Длина ариллуса – ширина ариллуса	0,23*	0,34*	0,62*	0,17*	0,35*
Длина ариллуса – диаметр воронки	0,17*	0,25*	0,06	0,20*	0,17*
Длина ариллуса – масса семян	0,08	-0,04	0,18	0,10	-0,10*
Ширина ариллуса – масса семян	-0,04	0,14	0,50*	0,41*	0,11*
Ширина ариллуса – диаметр воронки	0,12	0,03	-0,01	0,23*	0,01
Диаметр воронки – масса семян	0,22*	-0,04	0,09	0,24*	0,29*

Результаты дискриминантного анализа подтвердили наибольшее разграничение популяций по диаметру воронки и длине ариллуса, малоинформативным оказался признак «ширина семени широкой части», который является одновременно показателем полноценности семян в зависимости от условий их питания и созревания, и изменяется в несколько больших пределах, чем показатели узкой части семян (таблица 5.19).

Таблица 5.19 – 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 5.20). 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 внутреннегорной и предгорными популяциями.

Таблица 5.20 – 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

Наименьшее сходство имеют казбековская и хунзахская популяции соответственно с высот 1040 и 1532 м над ур. моря, что подтверждено и по расстоянию Махаланобиса между заданной точкой с центром масс, с учетом рассеивания показателей признаков в эллипсоидном пространстве (таблица 5.21). Дистанцируются также буйнакская и казбековская популяции. Одну общую группу составляют кайтагская и буйнакская популяции.

Таблица 5.21 – Мера сходства популяций по расстоянию Махаланобиса

Популяции	800	977	1040
977	2,95		
1040	2,49	8,28	
1532	4,07	3,32	9,18

Расположение всех объектов в пространстве двух канонических корней по итогам дискриминантного анализа (рисунок 5.15) также подтверждает отмеченную выше близость или удаленность популяций по совокупности их признаков.

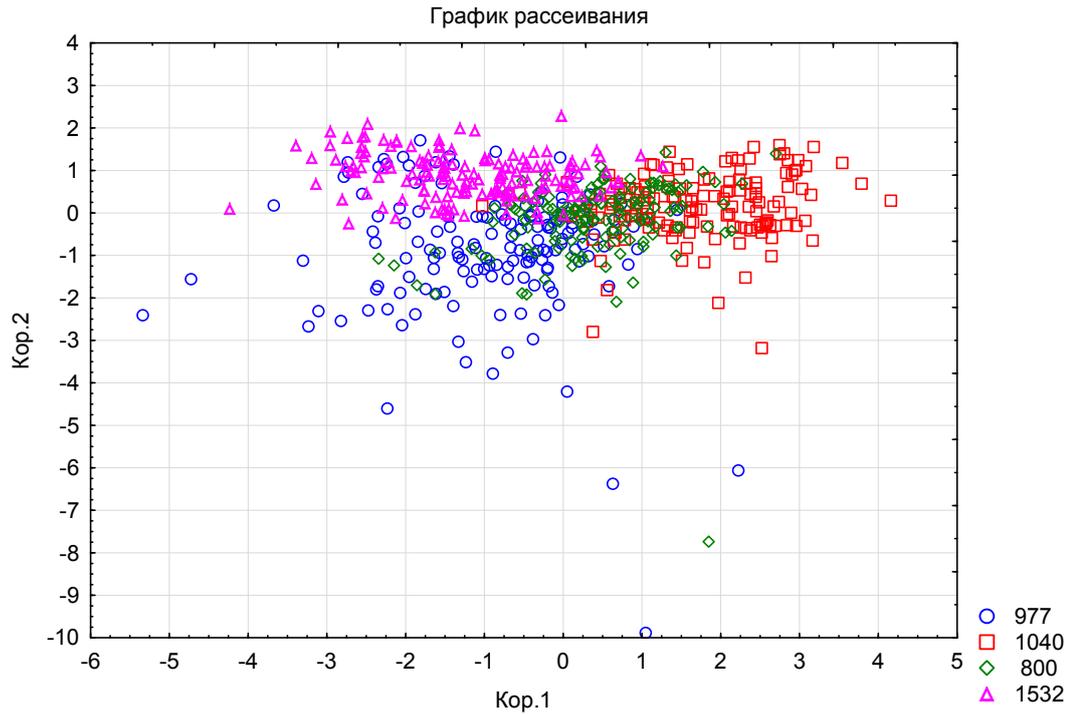


Рисунок 5.15 – Рассеивание объектов в пространстве двух канонических корней.

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

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

6.1 Особенности вегетативного и семенного размножения при интродукции

Вегетативное размножение

Вегетативное размножение, как одно из основополагающих биологических проявлений растений, основанное на способности к регенерации имеет особое значение как для самосохранения растений в природе, так и для решения научных и прикладных задач. Оно является также одним из действенных приемов сохранения и организации массового разведения ценных природных форм или сортов растений в наиболее короткие сроки.

В настоящее время при вегетативном размножении хвойных пород применяют два способа: прививка и черенкование (Докучаев, 1967).

Черенкование – самый продуктивный, но и достаточно сложный способ размножения, основанный на укоренении побегов, отделенных от маточного растения. Из всех видов хвойных, в основном используемых в озеленении, лучше поддаются черенкованию представители семейств кипарисовых и тисовых.

Декоративные формы тиса размножают только черенками: у пирамидальных форм их предложено нарезать из верхушечных побегов, а у кустовидных – используют и боковые побеги. Наилучший период нарезки и высадки на укоренение – осень (сентябрь-октябрь), когда побеги вызрели. При весенней посадке черенки укореняют в полутеплом парнике (Алтухов, 1983).

Установлено, что укореняемость тиса уменьшается с возрастом маточных растений. Поэтому при использовании побегов со старых деревьев следует обрабатывать материал стимуляторами роста.

Наши исследования по черенкованию тиса ягодного проведены в 2010–2013 гг. (Омарова, 2019).

Побеги, для нарезки черенков заготовлены в четырех популяциях (казбековская, кайтагская, буйнакская, хунзахская) без ущерба для природных растений. С одного дерева для черенкования срезали по одной пятилетней ветви из средней части кроны.

Боковые двух-трех годичные побеги отделяли от ветви с «пяткой» для сохранения на нижней части черенка более взрослой древесины. Осевые побеги нарезали длиной 12–15 см под годичными наружными кольцами. Основания черенков перед посадкой осторожно очищали от хвои на глубину посадки – до 3 см.

Из регуляторов роста для обработки черенков использовали порошок «Корневин» и 0,02% водный раствор гетероауксина. Корневин использовали для припудривания среза черенков перед посадкой. Раствор гетероауксина наливали в пластмассовые ванны, куда на 16 часов опускали черенки, связанные пучками по 10 штук.

Контрольные (без обработки) и опытные черенки были посажены рядами в защищенном от ветра месте на Гунибской экспериментальной базе (ГЭБ) (1650 м над уровнем моря). Всего в опыте использовано более 4 тыс. черенков. Результаты приживаемости за два года представлены в таблице 6.1.

Таблица 6.1 – Укореняемость одревесневших черенков *Taxus baccata* L. из разных популяций в условиях ГЭБ (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.

Результаты исследований показали низкую корнеобразовательную способность черенков тиса ягодного в горных условиях. Предобработка ауксинсодержащими регуляторами не оказала достоверного влияния на их жизнеспособность. Так, при предобработке регуляторами выживаемость к 2012 г. у черенков тиса казбековской популяции оказалась несколько выше (5 %). Лучший результат (20,3 %) получен в варианте без предобработки регуляторами роста у черенков из буйнакской популяции, а самый низкий – у черенков из кайтагской популяций (1,7 %), как и при предобработке.

Черенки разных популяций обнаруживают разную выживаемость. Эти различия сохраняются и при предобработке их ауксиноподобными веществами. Так, выживаемость у черенков тиса ягодного из хунзахской популяции в варианте без предобработки регуляторами также выше (12,7%). А у черенков тиса ягодного из казбековской популяции выживаемость отличалась незначительно как при предобработке, так и без нее (5 и 4,5 %).

Прижившиеся черенки были высажены под пологом леса для дальнейшего роста и развития (рисунок 6.1).



Рисунок 6.1 – Укоренившиеся черенки *Taxus baccata* L. на ГЭБ

Второй этап опыта по укоренению черенков проведен в условиях с туманообразующей установкой (под пленкой) летом 2013г. на окраине г. Махачкалы (100 м над ур. моря.) в КФХ «Питомник». Черенки заготовлены с двух популяций (таблица 6.2).

Таблица 6.2 – Укоренение черенков *Taxus baccata* L. с применением туманообразующей установки в условиях г. Махачкалы (2013 г.)

Популяция	2013 г.	
	Черенковано 10 июня, шт.	Укореняемость, %
Буйнакская	270	2,2
Хунзахская	280	11,8
Итого	550	7,1

Как видим, при черенковании в условиях тумана, также получены низкие показатели укореняемости. В дальнейшем в условиях Махачкалы черенки полностью высохли. Мы полагаем, что засушливость воздуха и высокая температура после перевода черенков в режим ручного полива привели к таким последствиям.

В связи с низкой укореняемостью черенков тиса ягодного в условиях без тумана и при искусственном тумане было важно оценить регенерационный потенциал его эксплантов в условиях *in vitro* (Магомедалиева, Омарова, 2013).

При размножении *in vitro* использовали микрочеренки с растений буйнакской популяции.

У узловых эксплантов зеленых побегов тиса ягодного морфогенез *in vitro* зависит от обработки ИМК, БАП и состава питательной среды. В первой серии опытов культивирование проводили без обработки регуляторами роста. На среде без регуляторов роста и с ними с добавлением активированного угля и флуконозола экспланты характеризовались высокой выживаемостью (100 %), но процессы морфогенеза не наблюдались (таблица 6.3, рисунок 6.2.1; 6.2.3) в варианте с ИМК и БАП (0,5 мг/л:2,5 мг/л) на 30-е сутки экспланты характеризовались высокой жизнеспособностью (100 %) и у 50 % из них наблюдалась закладка плотного каллуса светло-бежевого цвета на раневой поверхности. Заложка корней, почек и побегов не отмечена (табл. 6.3, рис. 6.2.2). Экспланты на средах МС + ИМК (1 мг/л) и БАП (5 мг/л), МС + БАП (5 мг/л) характеризовались заложкой каллуса (70 %) и высокой выживаемостью (100 %) (рисунки 6.2.4; 6.2.5).

Таблица 6.3 – Каллусогенез (1) и выживаемость (2) узловых эксплантов *Taxus baccata* L. без обработки регуляторами роста – РР (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

Примечание. Здесь и под рисунками обозначения вариантов: 1 – контроль – среда МС, 2 – среда МС + РР (0.5:2.5 мг/л), 3– среда МС+ РР + активированный уголь и флуконозол, 4 – среда МС + РР (1: 5 мг/г), 5 – среда МС + БАП (5 мг/л).

В дальнейших опытах культивирование эксплантов тиса ягодного проводили с их предобработкой регуляторами роста в течение 8 и 16 часов. При 16-часовой обработке эксплантов ИМК и БАП на 11-е сутки культивирования отмечена 100% их летальность, а при 8-часовой – наблюдалась закладка каллуса у 10-80% эксплантов.

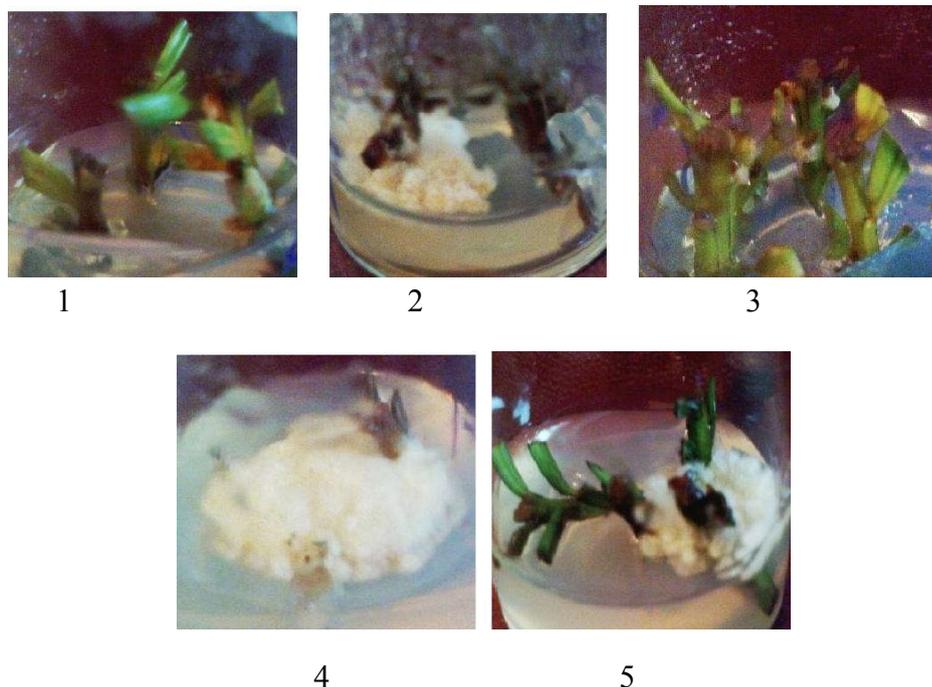


Рисунок 6.2 – Состояние эксплантов *Taxus baccata* L. в разных вариантах обработки регуляторами роста

При 8-часовой обработке БАП узловых эксплантов тиса уже на 11-е сутки культивирования по всем вариантам наблюдалась закладка плотного каллуса светло-бежевого цвета на раневой поверхности, соприкасающейся с питательной средой, с различным эффектом морфогенеза (рисунок 6.3.1; 6.3.2; 6.3.3; 6.3.4) и выживаемостью в 100 %. В варианте с РР (0.5: 2.5 мг/л) с добавлением активированного угля и флуконозола и с содержанием только БАП (5 мг/л) каллусогенез не отмечен даже на 30-е сутки культивирования при выживаемости эксплантов 100% (таблица 6.3).

Без регуляторов роста предварительная обработка БАП стимулировала закладку каллуса у 10 % эксплантов. Самый высокий процент (80%) каллусогенеза у эксплантов при обработке БАП наблюдался в варианте с ИМК и БАП (1:5 мг/г), а при снижении регуляторов роста в среде вдвое (0.5:2.5 мг/л) процессы каллусогенеза также снизились (50%).

Обработка ИМК привела к закладке у эксплантов двух типов каллуса. В варианте с БАП (5 мг/л) наблюдалась закладка рыхлого каллуса светло-бежевого цвета у основания эксплантов, соприкасающегося с питательной средой (рисунок 6.4.1) и светло-зеленого – в апикальной части (рисунок 6.4.2; 6.4.3). На среде без регуляторов роста, но с предобработкой ИМК, каллусогенез не отмечен в отличие от варианта с обработкой БАП. Наименьший каллусогенез

отмечен в варианте с ИМК и БАП в концентрации 1:5 мг/л (60 %), а при снижении концентрации (0.5: 2.5 мг/л) отмечено и снижение показателей каллусогенеза (30%). В варианте МС +РР с добавлением активированного угля и аскорбиновой кислоты каллусогенез не наблюдается.



Рисунок 6.3 – Состояние узловых эксплантов *Taxus baccata* L. с предобработкой БАП на разных вариантах среды



Рисунок 6.4 – Состояние узловых эксплантов *Taxus baccata* L. с предобработкой ИМК на разных вариантах среды

Предварительные результаты имеют значение для разработки метода управления морфогенезом эксплантов тиса ягодного. При этом предпочтение следует отдавать вариантам с

предобработкой эксплантов ИМК и БАП, где отмечены высокие показатели выживаемости и каллусогенеза.

Экспланты побегов тиса характеризуются наличием пазушных почек. Их рост не отмечен в указанных вариантах, что свидетельствует о необходимости выяснения условий для их индукции. Замечено, что хвойные в условиях *in vitro* отличаются плохой укореняемостью черенков и медленным пробуждением к росту пазушных почек (Юсуфов, 1982).

В целом, экспланты узловых побегов тиса ягодного показали ограниченные возможности к росту и морфогенезу, поэтому их микрклональное размножение нуждается в разработке адаптированной технологии.

Семенное размножение

Всхожесть семян является важной характеристикой жизнеспособности популяции, зависящая от множества эндогенных и экологических факторов (Аджиев, Онипченко, 2011), а особенности роста и развития семенного потомства служит в условиях интродукции надежным методом проверки адаптивного потенциала вида (Некрасов, 1993).

При этом географические и экологические условия обитания растений в немалой степени определяют глубину покоя и характер прорастания семян (Некрасов, 1985; Алексеев, 1996; Николаева, 1999).

В литературных источниках имеются данные по результатам наблюдений семенной возобновляемости тиса ягодного в природе в пределах естественного ареала (Артамонов, 1989). Исследования семенной возобновляемости тиса за пределами их естественного произрастания не проводились.

Для редких и исчезающих растений возобновление семенами имеет решающее значение, так как достоверно установлено, что генеративное размножение является более эффективным и обеспечивает лучшую адаптацию к новым условиям произрастания (Некрасов, 1980).

Одновременно для успеха необходимо принять во внимание ряд биологических и экологических особенностей семян, в частности температурные условия их стратификации, ритмы прорастания, индивидуальные особенности прохождения латентного периода. Некоторые сведения об этом имеются у М.Г. Николаевой и др. (1985).

В наших экспериментах по размножению тиса семенами были поставлены следующие задачи: во-первых, оценить влияние предпосевной подготовки (со стратификацией и без) на прорастание семян *T. baccata* L. в осенний и весенний периоды. Во-вторых, сравнить всхожесть семян различного географического происхождения в экологически однородных условиях. В-третьих, сравнить всхожесть семян отдельной особи, посеянных в различных условиях двух экспериментальных баз Горного ботанического сада на высотах 1100 и 1700 м над ур. моря.

Собранные в четырех популяциях (рисунок 6.5) ариллусы, чтобы исключить брожение, были очищены сразу после сбора (II декада октября, 2010 г.). Подсушенные в течение нескольких часов семена были перемешаны с песком для стратификации, так как есть указания на то, что свежие семена, посеянные без стратификации, не прорастают 3–4 года (Артамонов, 1989).

Перед посевом в грунт жизнеспособность семян изучена в лабораторных условиях. Для этого по 20 семян были препарированы и рассмотрены под биноклем (ЛОМО МСП-2) на предмет наличия полноценных зародышей. При этом было выявлено, что семена имеют развитые зародыши.

Дополнительно полноценность семян оценена и путем сравнения вариативности средней массы 100 семян из случайной выборки (таблица 6.4).

Таблица 6.4 – Масса 100 семян *Taxus baccata* L. в популяциях Дагестана

Популяция	Масса семян, мг	CV, %
Буйнакская	84,0±1,54	18,3
Казбековская	60,4±0,72	12,0
Кайтагская	76,6±0,67	8,8
Хунзахская	85,3±1,10	12,9

Сравнительно низкие показатели изменчивости массы ста семян всех четырех популяций (8,8–18,3%) подтверждают равномерную полновесность семян и, соответственно, их жизнеспособность.

Всего нами подготовлено и посеяно в почвенно-песчанную смесь, перемешанную в соотношении 1:1 свыше 2500 семян тиса ягодного. Часть семян была посеяна в грунт осенью, а часть весной.

Опыты заложены по указанной ниже схеме. При этом в каждом варианте по 200 семян были подвергнуты следующим воздействиям:

- обработаны 30 мин. концентрированной серной кислотой и промыты водой;
- обработаны горячей водой при $t_{ре}$ 80 °С;
- скарифицированы наждачной бумагой;
- стратифицированы 6 месяцев при t 4–5 °С
- посеяны без обработки в открытое место в два срока по 1000 семян: III декада октября и II декада апреля;
- посеяны под пологом леса без обработки (III декада октября).

Посев произведен в весенний и осенний периоды на Гунибской (1650 м над ур. моря) и Цудахарской (1100 м.) экспериментальных базах.

Известно, что семена тиса ягодного прорастают очень медленно и могут находиться в почве, как было сказано выше, сохраняя всхожесть на протяжении четырех лет. В нашем опыте семена тиса, независимо от предпосевных воздействий, не дали всходов в первый год посева.

В дальнейшем также общая всхожесть семян *T. baccata*, посеянных на экспериментальных базах, оставалась очень низкой. Единичные всходы дали весной второго года семена из кайтагской популяции. Но впоследствии, из-за холодной зимы, появившиеся всходы погибли. В дальнейшем сохранились всходы только семян из хунзахской популяции (рисунок 6.5).

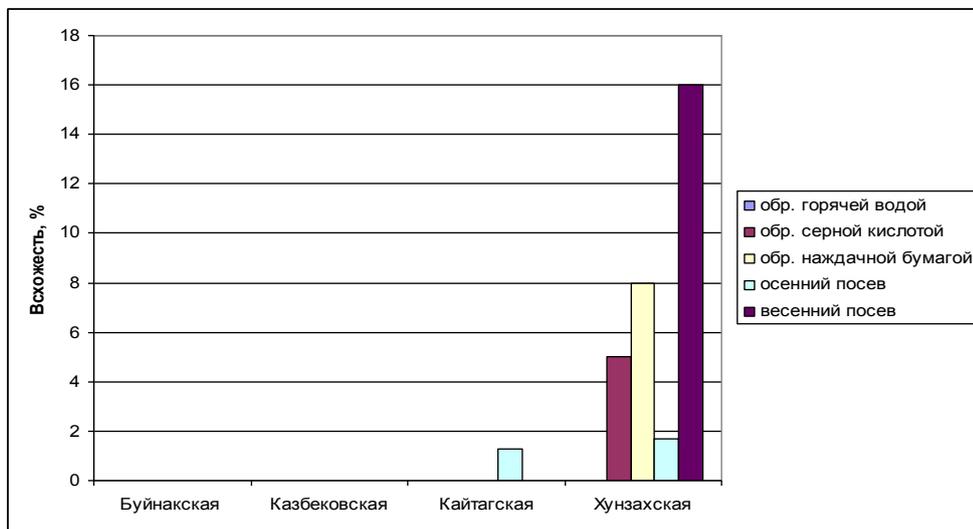


Рисунок 6.5 – Показатели прорастания *Taxus baccata* L. в результате опыта, различными обработками

При этом лучшие показатели были в варианте – весенний посев без обработки. Семена, обработанные горячей водой, не проросли вовсе.

К концу второго года жизни средняя высота сеянцев в варианте без обработки составила в среднем 4,7 см, в варианте с обработкой серной кислотой (5 шт.) – 5,7 см. (рисунок 6.6). Рост побегов начинается в апреле, а в октябре практически прекращается.



Рисунок 6.6 – Трехлетние сеянцы *Taxus baccata* L. на опытных участках.

Сеянцы *T. baccata* в не типичных условиях Гунибского плато очень чувствительны к весенним возвратным морозам, часто наступающим после длительных оттепелей. В результате возвратных морозов и обильных снегопадов особенно страдают годовичные побеги. Таким же отрицательным фактором является засуха во второй половине лета, которая останавливает рост побегов.

6.2 Способ восстановления численности природных ценопопуляций

Хвойные растения в основном представлены вечнозелеными деревьями и кустарниками. Многие из них можно размножить зелеными, полуодревесневшими или одревесневшими черенками. В целом, некоторые хвойные плохо поддаются черенкованию и размножают их семенами или, в особых случаях, прививкой.

Методы прививки различных древесных пород (как один из эффективных способов их вегетативного размножения) стали широко разрабатываться с момента создания семенных

плантаций. За последние 30–40 лет прививки хвойных древесных пород получили в лесоводстве широкое признание как один из приемов селекции (Кузнецова, 2007).

Среди работ по созданию семенных прививочных плантаций особое место принадлежит прививкам кедровых сосен на сосне обыкновенной. Ряд работ проведен с целью разработки методов прививки, выявления лучшего подвоя, изучения роста прививок, их семеношения с целью внедрения кедра сибирского в районы, где он естественно не произрастает (Северова, 1957; Рябчинская, 1961; Рубаник, Жеронкина, 1963; Камалтинов, 1980; Киргизов, 1986; Дроздов, 1989; Алимбек, 1991). Кроме того, были разработаны рекомендации по размножению кедровых сосен прививкой для целей семеноводства и создания семенных плантаций (Храмова, 1964; Докучаева, 1967; Титов, 1985; Решетников, Хиров, 1987).

Результаты исследований методов прививок успешно внедряются в производство (Череповский, 1999; Горошкевич, 2001). Создание коллекционно-маточных прививочных плантаций рассматривается по зарубежной классификации как формирование банка генов. Помимо сохранения вегетативного потомства плюсовых деревьев, на этих плантациях можно сохранить ценные редкие формы деревьев (Кузнецов, 2007).

Для популяций двудомных видов растений, в том числе и тиса ягодного, характерны изменения в соотношении полов под влиянием колебаний экологических факторов. Оказалось, что мужские особи более приспособлены к неблагоприятным и засушливым условиям почвенного увлажнения (Шахов, 1956; Дьямянова, 1979; 1987; 1990).

В популяциях с неравномерным соотношением особей разных полов, особенно, где число женских особей меньше, затрудняется перекрестное опыление, что уменьшает образование большого количества семян. Кроме того, низкие репродуктивные особенности популяций: медленное развитие всходов и длительный период покоя семян увеличивают амплитуду или период семенного возобновления популяций.

Исходя из того, что тис в природных условиях в основном размножается семенами (Одынец, 1982; Кусильман, 1994; Дьякова, 2001) нами, для увеличения числа женских особей, эффективности диссеминации и естественного возобновления популяции тиса ягодного в Дагестане, разработан метод прививки в крону мужских растений черенков женских экземпляров (и получен патент).

Оригинальность работы заключается в обосновании возможности перепрививки тиса ягодного, как одного из методов для ускоренного восстановления популяций редких и исчезающих двудомных видов древесных растений.

Прежде чем приступить к экспериментам по прививке в апреле 2011 г. нами была изучена регенерационная способность деревьев тиса при повреждениях (Омарова, Асадулаев, 2013).

Особенности регенерационных процессов у различных видов растений представлены широко (Юсуфов, 1982). Однако у хвойных растений способность к регенерации низкая (Фаустов, 1987). О способности деревьев тиса ягодного в природных условиях к восстановлению поврежденных частей кроны из литературных источников не известны. Для оценки регенерационной способности нами были применены различные варианты обрезки: А – удаление боковых ветвей и сохранение терминального побега, Б – укорачивание боковых ветвей и удаление терминального побега, В – укорачивание боковых ветвей и сохранение терминального побега.

Анализ полученных данных (таблица 6.5) показывает наличие значительных различий в количестве пробудившихся почек в вариантах. В варианте А число пробудившихся почек в пять раз выше, чем в варианте Б и в 10–18 раз выше, чем в варианте В. Такие различия обусловлены, на наш взгляд, массовым пробуждением спящих почек у основания боковых ветвей при их полном удалении в варианте А. В вариантах Б и В меристематические очаги у основания скелетных ветвей остаются пассивными в силу проявления эффекта апикального доминирования при пробуждении боковых почек на укороченных ветвях. В вариантах А и В, где были сохранены терминальные побеги, длина годовичного прироста значительно выше (20 и 30 см соответственно) по сравнению с вариантом, где терминальный побег был удален (6 см).

Таблица 6.5 – Регенерационная активность кроны дикорастущих деревьев *Taxus baccata* L. при обрезке

Варианты	Даты	Показатели						
		Высота дерева, см	Дм. осн. ствола, см	Длина годовичного прироста, см	Число укороченных побегов, шт.	Число живых побегов, шт.	Число пробудившихся почек, шт.	Средняя длина прироста, см.
А	19.04.2011 г.	1,80	2,5	–	–	–	–	–
	11.10.2011 г.	1,97	2,5	17	–	–	110	4,5
	12.05.2012 г.	2,00	2,5	20	–	–	165	4,1
Б	19.04.2011 г.	1,67	1,8	–	46	46	–	–
	11.10.2011 г.	1,70	1,8	3	46	26	24	4,5
	12.05.2012 г.	1,73	2,0	6	46	26	48	4,2
В	19.04.2011 г.	2,20	3,5	–	45	45	–	–
	11.10.2011 г.	2,32	3,5	12	45	14	6	6,5
	12.05.2012 г.	2,50	4,0	30	45	14	16	6,3

Различие по высоте кроны между деревьями вариантов А и В к концу эксперимента несколько увеличилось (на 10 см), что может быть объяснено перераспределением энергопластических веществ на рост пробудившихся почек вдоль центрального проводника в варианте А. Незначительная длина годовичного прироста (6 см) восстановленного верхушечного побега в варианте Б может быть связано с большей ростовой активностью живых боковых

побегов, число которых в варианте Б (26 шт.) почти в два раза выше по сравнению с вариантом В (14 шт.).

Таким образом, полученные данные позволили нам сделать вывод о том, что деревья тиса ягодного, произрастающие в природных условиях Предгорного Дагестана, способны к образованию новых побегов из спящих почек или к их новообразованию из меристем для восстановления кроны независимо от типа повреждений в т.ч. и прививок.

Результаты, полученные по прививке деревьев тиса ягодного различными способами в природных условиях, представлены в таблице 6.6.

Прививки черенком проводили четырьмя способами: за кору (ЗК), простой копулировкой (ПК), в расщеп (ВР) и в приклад (ВП).

Работа выполнялась в несколько этапов: 1) выделение женских деревьев в природных популяциях и их этикетирование – октябрь; 2) выделение мужских растений молодого возраста и их этикетирование – март; 3) заготовка черенков женских растений для прививки – март; 4) прививка черенков на мужские растения в период активности камбия – апрель; 5) оценка приживаемости черенков – июнь и октябрь.

Таблица 6.6 – 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

Из четырех способов лучшие результаты по приживаемости черенков получены при прививке «в расщеп» и «за кору». Два других способа оказались менее результативными. Например, черенки, привитые «в приклад» прижились лишь на 50 %. В целом полученные результаты по прививкам черенков от женских растений на молодые мужские растения позволяют заключить, что данный подход может быть успешно применен для реставрации популяций (по терминологии Ю.Н. Горбунова) двудомных древесных растений, занесенных в Красные книги.

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. Межвидовые 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. Рекомендуется 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.

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ

РД – Республика Дагестан

Кр. кн. РД – красная книга Республики Дагестан

окр. – окрестность

Хср. – среднее арифметическое значение

Sx – ошибка средней арифметической;

CV, % - коэффициент изменчивости

t – температура воздуха °С

MS – дисперсия

F – критерий Фишера

df – число степеней свободы.

*-P <0,05; **-P <0,01; ***-P <0,001 – Уровень значимости

h^2 – сила влияния фактора

r^2 – коэффициент детерминации

R xy – корреляция между изучаемым признаком и возрастом деревьев

ПП – пробные площадки

встр. – встречаемость

СШ – северная широта

ВД – восточная долгота

Ц – Центральный

С-З – Северо-западный

Ю-В – Юго-восточный

П – Предгорный

В – Внутреннегорный

Тг – терофиты

Кг – криптофиты

Нк – гемикриптофиты

Ph – фанерофиты

Ch – хамефиты

F – Флористическая значимость

В – Фитосоциологическая ценность

S – Распространение

N – Естественность

D – Сокращение ареала

V – Восстанавливаемость
С – Категория охраны
Р – Обеспеченность охраной
v – Виргинильное возрастное состояние
 g^1 – молодое генеративное возрастное состояния
 g^2 – зрелое генеративное возрастное состояние
 g^3 – старое генеративное возрастное состояние
в – высота клеток тканей
ш – ширина клеток тканей
р – радиальный диаметр
т – тангентальный диаметр
КИ – коэффициент изодиаметричности
Г – гетероауксин
МС – среда Мурасиге-Скуга
РР – без обработки регуляторами роста
ИМК – Индолил-3-масляная кислота
БАП – Бензиламинопурин
ЗК – за кору
ПК – простая копулировка
ВР – в расщеп
ВП – в приклад

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абдурахманов, Г.М. Третичные леса Самура и Талыша (сравнительный анализ естественной флоры) / Г.М. Абдурахманова, А.А. Теймуров, З.М. Джамалова. – Махачкала., 2002. – 116 с.
2. Агафонов, Н.В. Декоративное садоводство / Н.В. Агафонов, Е.В. Мамонов, И.В. Иванов и др. – М.: – Колос, 2000. – 318 с.
3. Аджиев, Р.К. Экспериментальное изучение всхожести погребенных семян альпийских растений / Р.К. Аджиев, В.Г. Онопченко // Юг России: экология, развитие. – 2011. – №. 2. – Т. 6. – С. 17-23.
4. Акаев, Б.А. Физическая география Дагестана / Б.А. Акаев, З.В. Атаев, Б.С. Гаджиев и др. – М.: – Школа, 1996. – 384 с.
5. Алексеев, Ю.Е. Осоки / Ю.Е. Алексеев. – М.: – Аргус, 1996. – 252 с.
6. Алексеев, Б.Д. Особенности растительного покрова Дагестана. Учебное пособие / Б.Д. Алексеев. – Махачкала. – 1983. – 86 с.
7. Алексеенко, Ф.Н. Ботанические исследования на Кавказе в 1902 г. / Ф.Н. Алексеенко // Тр. Бот. музея АН. – М., 1906. – Вып. 3.– С. 64–93.
8. Алиев, М.Г. Экологические предпосылки старения и продолжительности жизни листьев: дис. ...канд. биол. наук: 03.00.16 / Магомед Гаджиевич Алиев. – Дагест. гос. ун-т. Махачкала, 2010. – 113 с.
9. Алимбек, Б.М. Перспективы интродукции кедра корейского в Среднем Поволжье / Б.М. Алимбек // Лесное хозяйство. – 1991. – №9. – С. 20-22.
10. Аллахвердиев, Р.А. Растительность бассейнов рек Курах и Гульгеричай и ее высотное расчленение / Алахвердиев Р.А. // Матер. научн. конф. Даг. фил. геогр. общ. Союза ССР. Вып. VI. – Махачкала, 1975. – С 42 – 43.
11. Александрова, М.С. Дендрохронологическая информация в лесоводственных исследованиях / М.С. Александрова, В. В. Коровин, С. А. Коротков, А. М. Крылов, В. А. Липаткин, Д. Е. Румянцев, Д. К. Николаев, П. Г. Мельник, О. В. Степанова, Л. В. Стоноженко. – М., МГУЛ, 2007. – 137 с.
12. Алтухов, Ю.П. Генетические процессы в популяциях / Ю.П. Алтухов. – М.: – Наука, 1983. – 279 с.
13. Алтухов, М.Д. Охрана растительного мира на Северо-Западном Кавказе. Природа и мы / М.Д. Алтухов, С.А. Литвинская. – Краснодарское книжн. изд-во, 1989. – 189 с.

14. Андреев, В.Н. Дендрология. Голосеменные / В.Н. Андреев. – Киев. – Госиздат, 1925. – 124 с.
15. Андреева, Е. Н. Методы изучения лесных сообществ. СПб / Е.Н. Андреева, И.Ю. Бакал и др. – СПбГУ. – НИИХимии, 2002. – 240 с.
16. Антонюк, Е. Д. Перспективы выращивания тиса / Е. Д. Антонюк, О. Г. Шилова // Тез. докл. Междунар. науч. конф. г. Минск, 30-31 мая 2002 г. – Мн.: БГПУ, 2002. – 337 с.
17. Антюфеев, В. В. Реконструкции инсоляционных условий прошлого по годичным кольцам / В. В. Антюфеев, Л. И. Антюфеева // *Modern Phytomorphology*. – 2012. – P. 143-147.
18. Арбузов, Б.В. Тис ягодный в Северо-Осетинском заповеднике и на сопредельной территории / Б.В. Арбузов, В.Д. Казьмин // Охрана и изучение редких видов в заповедниках. Сборник научных трудов. – М., 1992. – С. 92-101.
19. Артамонов, В.Н. Редкие и исчезающие растения / В.Н. Артамонов. – М.: – Агропромиздат, 1989. – 433 с.
20. Архангельская, Т. А. Ретроспективная оценка радиозэкологической ситуации по результатам изучения годовых колец срезов деревьев: моногр. / Т. А. Архангельская. – Томск, 2004. – 106 с.
21. Асадулаев, З.М., Адаптивные структурно-функциональные особенности побегов древесных растений г. Махачкалы / З.М. Асадулаев, З.Р. Рамазанова. – Махачкала: Изд-во «Алеф», 2014. – 248 с.
22. Асадулаев, З.М. Структурная и ресурсная оценка природных популяций можжевельника продолговатого (*Juniperus oblonga* Vieb.) в Дагестане / З.М. Асадулаев, Г.А. Садыкова. – Махачкала, 2011. – 216 с.
23. 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.
24. Асадулаев, З. М. Возрастные и климатические основы изменчивости годичных 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_5b24060a7008c9.83626510
25. Атаев, З.В. Ландшафтно-биологическое разнообразие трансграничных территорий Высокогорного Дагестана и проблемы природопользования / З.В. Атаев, А.З. Атаева // Биол. разнообр. Кавказа. Матер. докладов V Межд. конф. Магас, 2003. – С. 164-168.
26. Базаев, А.Б. Тис ягодный в горных лесах Осетии. Особенности строения и возобновительный потенциал: дис. ... канд. биол. наук: 06.03.03 / Анвар Батразович Базаев. – СПб.: РГБ, 2006. – 123 с.

27. Баламирзоев, М.А. Почвы юго-восточного предгорного Дагестана и пути их рационального использования в сельском хозяйстве: автореф. ... канд. биол. наук:06.01.00 / Марат Абдулаевич Баламирзоев. – Орджоникидзе, 1972. – 59 с.
28. Баландин, С.А. Общая ботаника с основами геоботаники: учебник для биол. и геогр. спец. вузов / С.А. Баландин, Л.И. Абрамова, Н.А. Березина. – М.: Высш. шк., 1994. – 271 с.
29. Барыкина, Р. П. Практикум по анатомии растений / Р.П. Барыкина, Л.Н. Кострикова, И.П. Кочемарова, Л.И. Лотова, Д.А. Транковский, О.Н. Чистякова. – М.: Высшая школа, 1979. – 224 с.
30. Белоусова, Л.С. Редкие растения СССР: Справочник / Л.С. Белоусова, Л.В. Денисова, С.В. Никитина. – М.: Лесная промышленность, 1979. – 216 с.
31. Борисовская, Г.М. Изменчивость листьев по побегу у 9 видов р. *Ranunculus* Ленинградской области / Г.М. Борисовская, Е. М. Павловская // Вестн. Ленингр. Ун-та. Сер. Биол. –1987. – Вып. 4. – № 24. – С. 19-24.
32. Блохина, Н. И. Влияние условий произрастания на формирование анатомической структуры древесины лиственницы Каяндера (*Larix cajanderi* Mair) в Приамурье / Н. И. Блохина, О. В. Бондаренко, С. В. Осипов // Экология. – 2012. – № 6. – С. 31-40.
33. Булохов, А.Д. Травяная растительность Юго-западного Нечерноземья России / А.Д. Булохов. – Брянск, 2001. – 296 с.
34. Булохов, А.Д. Эколого-флористическая классификация лесов Южного Нечерноземья России / А.Д. Булохов, А.И. Соломещ. – Брянск: Изд-во БГУ, 2003. –359 с.
35. Бутенко Р.Г. Клеточные технологии в сельскохозяйственной науке и практике / З.Г. Бутенко // Основы сельскохозяйственной биотехнологии. – М., 1990. – С. 154-235.
36. Ваганов, Е. А. Анализ роста дерева по структуре годичных колец / Е. А. Ваганов, И. А. Терсков. – Новосибирск, 1977. – 92 с.
37. Ваганов, Е. А. Дендрохронология: учеб. пособие / Е. А. Ваганов, В. Б. Круглов, В. Г. Васильев. – Красноярск, 2008. – 117 с.
38. Ваганов, Е. А. Денроклиматические исследования в Урало-Сибирской Субарктике / Е. А. Ваганов, С. Г. Шиятов, В. С. Мазела. – Новосибирск, 1996. – 246 с.
39. Василевская, В.К. Формирование листа засухоустойчивых растений / В.К. Василевская. – Ашхабад: Изд-во АН ТССР, 1954. – 183 с.
40. Виноградов-Никитин, П. З. Тысячелетняя тисовая роща в Кахетии / П.З. Виноградов-Никитин, Н. Юшкевич. – Тифлис, 1926. – 4с.
41. Водопьянова, Т. Д. Новые данные о тисе *Taxus baccata* L. в Крыму / Т. Д. Водопьянова, Г.Е. Гришанков // Бот. журн., 1967. – Т 52. – № 7. С. 967-970.

42. Воронов, А.Г. Геоботаника / А.Г. Воронов. – М.: Высшая школа. Учебное пособие, 1973. – 384 с.
43. Ворошилова, Г.М. Формирование и строение дальневосточных хвойных / Г.М. Ворошилова // Тез. докл. I Всесоюзн. конф. По анатомии растений. – Л.: 1984. – С. 40-41.
44. Галушко, А. И. Флора Северного Кавказа. Определитель: в 3 т. Ростов / А.И. Галушко. – Изд-во Ростовского университета, 1978. – Т. 1. – 320 с.
45. Горбеев, В.Н. Зеленые насаждения / В.Н. Горбеев. – Владикавказ: Проект-Пресс, 2004. – 325 с.
46. Горошкевич, С.Н. О выведении привойных сортов для промышленных орехоплодных плантаций кедра сибирского / С.Н. Горошкевич. – Проблемы лесоводства и лесовосстановления на Алтае. – Барнаул: Алтайский государственный университет. 2001. – 123 с.
47. Горшков, В.В. Послепожарное восстановление сосновых лесов Европейского Севера: дисс. ... д-ра биол. наук: 03.00.05 / Вадим Викторович Горшков. – СПб.: Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, 2001. – 480 с.
48. Горышина, Т.К. Экология растений / Т. К. Горышина. – М., Высшая школа, 1979. – 365 с.
49. Грегуш, П. Определитель древесных голосеменных по микроскопическим признакам / П. Грегуш. – М: Изд-во. МГУ, 1963. – 184 с.
50. Гроссгейм, А. А. Флора Кавказа. Баку: АзФАН СССР, 1939. – Т. 1. – С. 54–55.
51. Гроссгейм, А.А. Растительный покров Кавказа / А.А. Гроссгейм. – М.: Изд-во Московского общества испытателей природы, 1948. – 268с.
52. Гроссгейм, А.А. Анализ флоры Кавказа / А.А. Гроссгейм // Изд. Азерб. филиала Ак. наук. – Баку, 1936. – 260 с.
53. Гулисашвили, В.З. Растительность Кавказа / В.З. Глисашвили, Л.Б. Махатадзе, Л.И. Прилипко. – Москва: Наука, 1975. – 233 с.
54. Гумбатов, З.И. Экологический и морфолого-анатомический анализ тиса ягодного (*Taxus baccata* L.) в Закавказье и вопросы его охраны: автореф. дис. канд. биол. наук: 03. 00. 05 / Заур Исрафил оглы Гумбатов. – АН СССР. Гл. ботан. сад М, 1989. – 19 с.
55. Гюль, К.К. Физическая география Дагестанской АССР / К.К. Гюль, С.В. Власова, И.М. Кисин, А.П. Тертеров. – Махачкала: Даг. книжн. изд., 1959. – 250 с.
56. Дапылдай, А.Б. Изменение лесостепной растительности хребта Восточного Танну-Ола после пожара разных лет / А.Б. Дапылдай, А.Н. Куулар // Материалы II Межрегион. конф. с междунар. участием (г. Кызыл, 25-29 июня 2010 г.). Кызыл: Тувинский институт комплексного освоения природных ресурсов СО РАН, 2010. – С. 215-217.

57. Демьянова, Е.И. Половая структура природных популяций гинодиэцичных и двудомных растений лесостепи Зауралья / Е.И. Демьянова, А.И. Пономарев // Ботанический журнал. – 1979. – Т. 64. – № 7. – С. 1017-1024.
58. Демьянова, Е.И. Половой полиморфизм цветковых растений: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.05 / Евгения Ивановна Демьянова. – М., 1990. – 34 с.
59. Демьянова, Е.И. Особенности опыления половых форм цветков у тимьяна Маршалла (*Thymus marschallianus* Willd.) / Е.И. Демьянова, В.А. Лыков, А.В. Вожакова // Экология опыления цветковых. Пермь, 1987. – С. 78-89.
60. Деревья и кустарники СССР: Дикорастущие, культивируемые и перспективные для интродукции / АН СССР. Ботан. ин-т им. В. Л. Комарова. – Москва; Ленинград: Изд-во АН СССР, 1949-1965.
61. Дибиров, М.Д. К экологии и внутривидовой изменчивости березы Радде (*Betula raddeana* Trautv.) / М.Д. Дибиров // Вестн. Ленингр. Ун-та. Сер. Биол. – 1978. – № 9. – С. 36-44.
62. Дибиров, М.Д. Структура изменчивости некоторых морфологических признаков березы Радде (*Betula raddeana* Trautv.): автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05 / Магомед Дибирович Дибиров. – Л., 1981. – 22 с.
63. Дибиров, М.Д. Структура внутрикрупных корреляций между некоторыми морфологическими признаками побегов березы Радде (*Betula raddeana* Trautv.) и ее изменчивость / М.Д. Дибиров, Н.С. Ростова // Исследование биол. Систем математическими методами (Тр. БиНИИ Ленинг. Ун-та; Вып. 37) / Под ред. В.М.Шмидта. – Л., 1985. – С. 75-85.
64. Джамалова, З.М. Таксономический состав, жизненные формы и географические элементы флор дельты Самура и Талыша: автореф. дисс. на соиск. уч ст. канд. биол. наук: 03.00.16 / Заира Магдиевна Джамалова. – Махачкала, 2003. – 24 с.
65. Джунипер, Б.Э. Морфология поверхности растений / Б.Э. Джунипер, К.Э.Джефри К.Э. – М.: Агропромиздат, 1986. –160 с.
66. Добрынин Б.Ф. Ландшафтные (естественные) районы и растительность Дагестана / Б.Ф. Добрынин. – Махачкала, 1927. – 41 с.
67. Добрынин, Б.Ф. Ландшафтные (естественные) районы и растительность Дагестана / Б.Ф. Добрынин. – Махачкала, 1925. – 41 с.
68. Докучаева, М. И. Вегетативное размножение хвойных пород / М.И. Докучаева. – Москва: Лесная пром-сть, 1967. – 105 с.
69. Долуханов, А.Г. Реликтовые древостои тиса в верховьях Алазани / А.Г. Долуханов. – Труды Тбил. Бот. института. Т. XII. – 1948 – 304 с.

70. Долуханов, А.Г. Дендрофлора Кавказа / А.Г. Долуханов, А.Г. Васильев, А.Г., Дмитриева, Л.Б. Махатадзе и др. – Тбилиси: Изд-во Академии наук Грузинской ССР, 1959. – Т. 1. – С. 86-112.
71. Доспехов, Б. А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований) / Б..А. Доспехов. – М.: Агропромиздат, 1985. – 351 с.
72. Древесные растения Главного ботанического сада АН СССР / АН СССР. – М.: Наука, 1975. – 547 с.
73. Дроздов И.И. Хвойные экзоты в лесном хозяйстве // Итоги науки техники. ВИНТИ. Сер. Лесоведение и лесоводство. – Москва, 1989. – Т. 5. – С. 92149.
74. Дьякова, Т.Н. Декоративные деревья и кустарники: новое в дизайне вашего сада / Т.Н. Дьякова. – М.: Колос, 2001 – 357 с.
75. Еремин, В.М. Анатомическая структура коры хвойных пород Дальнего Востока. автореф. дис. канд. биол. наук: 03.00.00 / Виктор Михайлович Еремин. – Воронеж, 1972. –22 с.
76. Еремин, В.М. Анатомическое строение коры тиса ягодного и тиса остроконечного (*Taxus baccata* L., *T. cuspidata* Sieb.et Zucc) / В.М. Еремин // Науч. докл. высш. школы, сер. Биологические науки. – 1976. – № 11. – С. 69-73.
77. Еремин, В.М. Сравнительная анатомия коры сосновых. автореф. дис. докт. биол. наук: 03.00.05 / Виктор Михайлович Еремин. – Кишинев, 1984а. – 47 с.
78. Жизнь растений: в 6 т.: Мхи. Плауны. Хвощи. Папоротники. Голосемянные растения. – М.: Просвещение, 1978. –Т. 4. – С. 409 – 416.
79. Жиров, В.К. Структурно-функциональные изменения растительности в условиях техногенного загрязнения на Крайнем Севере / В.К. Жиров, Е.И. Голубева, А. Ф Говорова, А.Х. Хаитбеков. – М.: Наука, 2007. – 166с.
80. Жуковский, П.М. Ботаника / П.М. Жуковский. – М.: Колос, 1982. – 622 с.
81. Жуковский П.М. Культурные растения и их сородичи / П.М. Жуковский. – Л. – 1964. – 792 с.
82. Животовский Л.А. Популяционная биометрия / Л.А. Животовский. – М.: Наука, 1991. – 71 с.
83. Загоскина, Н.В. Изменения в образовании фенольных соединений при введении клеток тиса ягодного (*Taxus baccata* L.) и тиса канадского (*Taxus Canadensis* Marsh) в культуру *in vitro* / Н.В. Загоскина, С.М. Зайцева, М.С. Александрова // Биотехнология, 2007. – № 1. –С. 29 – 34.
84. Захаржевский, Я.В. Тисс *Taxus baccata* L. на Караби-Яйле / Я.В. Захаржевский // Бот. журн., 1966. – Т. – LI. – Вып. – 1–6. С. 124–126.

85. Згуровская, Л.Н. Рассказы о деревьях Крыма: краеведческие очерки / Л.Н. Згуровская. – Симферополь: Таврия, 1984. – 224 с.
86. Зеленая Книга Сибири: редкие и нуждающиеся в охране растительные сообщества. – Новосибирск, 1996. – 396 с.
87. Зеленая книга Украинской ССР: Редкие, исчезающие и типич., нуждающиеся в охране растит. сообщества / Ю. Р. Шеляг-Сосонко, С. М. Стойко, Я. П. Дидух и др. – Киев: Наук. думка, 1987. – 212 с.
88. Злобин, Ю.А. О неравноценности особей в ценопопуляциях растений / Ю.А. Злобин // Ботанический журнал. – 1980. – Т. 65. – № 3. – С. 311–322.
89. Зонн, С.В. Опыт естественноисторического районирования Дагестана / С.В. Зонн // Сельское хозяйство Дагестана. – М.-Л.: АН СССР, 1946. – С. 49–71.
88. Зонн, С.В. Почвы Дагестана / С.В. Зонн // Сельское хоз-во Горного Дагестана. – М. - Л.: АН СССР, 1940. – С. 97 – 156.
90. Зубкевич, Г.И. Систематика высших растений. Голосемянные / Г.И. Зубкевич. – Минск. 2003. – 91 с.
91. Ильин, М.М. Полезные растения / М.М. Ильин, Г. В. Пигулевский. – М.Л.: изд-во АН СССР. – Том 1. 1951. – 200 с.
92. Казарян, В. О. О роли корней в процессах омоложения листьев / В. О. Казарян. – ДАН Арм. ССР, 1973. – 57, 3. – С. 187–192.
93. Казарян, В.О. Старение высших растений / В.О. Казарян. – М.: Наука, 1969. – 313 с.
94. Калинин, Ф.Л. Методы культуры тканей в физиологии и биохимии растений / Ф.Л. Калинин, В.В. Сарнацкая, В.Е. Полищук В.Е. – Киев: Наукова думка, 1980. – 448 с.
95. Камалтинов, Г.Ш. Сравнительное изучение пыльцы привитых и маточных кедров / Г.Ш. Камалтинов // Труды Поволжск. лесотехн. ин.-та, 1965. – № 57. – С. 83–91.
96. Капер, О.Г. Хвойные породы / О.Г. Капер. – М.- Л.: ГОСЛЕСБУМИЗДАТ, 1954. – 303 с.
97. Карпачевский, М.Л. Основы устойчивого лесопользования / М.Л. Карпачевский, В.К. Тепляков, Т.О. Яницкая, А. Ю. Ярошенко. – М.: Всемирный фонд дикой природы (WWF), 2009. – 143 с.
98. Керимханов, С.У. Почвы Дагестана / С.У. Керимханов. – Махачкала: Дагкнигиздат, 1976. – 120 с.
99. Киргизов, Н.Я. Опыт прививок кедра сибирского в Казахском Алтае / Н.Я. Киргизов // Вестн. с.-х наук Казахстана, 1986. – № 10. – С. 70–72.

100. Кирдянов, А. В. Разделение климатического сигнала, содержащегося в изменчивости ширины и плотности годичных колец древесины / А. В. Кирдянов, Е. А. Ваганов // Лесоведение. – 2006. – № 6. – С. 71–75.
101. Князев, В.П. Главнейшие древесные и кустарниковые породы СССР / В.П. Князев. – М.-Л., 1931. – 112 с.
102. Колаковский, А.А. Плиоценовая флора Кодора / А.А. Колаковский. – Сухуми: Изд-во Акад. наук Груз. ССР, 1964. – 292 с.
103. Колаковский, А.А. Флора Абхазии / А.А. Колаковский. – Т. 1. – М., 1980. – 210 с.
104. Кондрашева, В.П. Сезонное изменение морфолого-анатомического строения хвои сосны обыкновенной в условиях Карелии / В.П. Кондрашева, Л.Л. Веселкова. – Ленинград, 1984. – 75. с.
105. Конспект флоры Кавказа. Т. 1. / Отв. ред. акад. А.Л. Тахтаджян. – СПб.: Изд-во С.-Петербур. ун-та, 2003. – 204 с.
106. Конспект флоры Кавказа: Т. 2. / Отв. ред. акад. А.Л. Тахтаджян. – СПб.: Изд-во С.-Петербур. ун-та, 2006. – 467 с.
107. Конспект флоры Кавказа: Т.3. / Отв. ред. акад. А.Л. Тахтаджян. – СПб.; М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. – 469 с.
108. Колосова, Л.Д. Экологическая и таксономическая изменчивость систем корреляций на примере вероник / Л.Д. Колосова, Н.С. Ростова // Генетика хозяйственно-ценных признаков высших растений. Новосибирск, 1990. – С. 53–87.
109. Красилов, В.А. Электронная микроскопия замыкающих клеток устьиц / В. А. Красилов // Палеонтол. журн., 1978. – № 3. – С. 128–130.
110. Красилов, З.А. О классификации устьичных аппаратов / З.А. Красилов // Палеонтол. журн., 1968. – № 1. – С. 102-109.
111. Красная книга Краснодарского края. Растения и грибы / Адм. Краснодар. края, отв. ред. С.А. Литвинская и др. – Краснодар, 2017. – 850 с.
112. Красная книга Республики Адыгея: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения объекты животного и растительного мира. «Растения» и «Грибы». – Майкоп: Качество, 2012. – 340 с.
113. Красная книга Республики Ингушетия: Растения. Животные. – Магас: Изд-во «Сердало», 2007. – 368 с.
114. Красная книга республики Дагестан. – Махачкала, 2019. – 800 с.
115. Красная книга республики Северная Осетия-Алания. – Владикавказ: «Проект-Пресс», 1999. – 248с.

116. Красная книга Российской Федерации. (Растения и грибы). – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. – 885 с.
117. Красная книга РСФСР (растения). – М.: Росагропромиздат, 1988. – 590с.
118. Красная книга СССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. Т. 2. Растения и грибы. – М.: Лесная промышленность, 1984. – 480 с.
119. Красная книга Ставропольского края. Растения. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных. – Ставрополь: Полиграфсервис. – Т. 1. – 2002. – 384 с.
120. Красная книга Чеченской Республики. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных. – Грозный, 2007 – 158 с.
121. Красная книга Республики Крым. Растения, водоросли и грибы. – Симферополь: ООО «ИТ «АРИАЛ», 2015 – 480 с.
122. Краснопевцева, А.С. Редкие виды высших сосудистых растений Бурятии и их охрана / А.С. Краснопевцева, В.М. Краснопевцева // Известия Самарского НЦ РАН. – 2012. Т. 14. – № 1 (8). – С. 2147–2150.
123. Криштофович, А.Н. Палеоботаника. Учебник / А.Н. Криштофович. – Л. Гостоптехиздат, 1957. – 650 с.
124. Крюссман, Герд Хвойные породы Москва: «Лесная промышленность» / Крюссман Г. – 1986. – 253 с.
125. Кузнецова, Г.В. Опыт создания клоновой плантации кедровых сосен в Красноярской лесостепи / Г.В. Кузнецова // Хвойные бореальной зоны. – 2007. –Т.24. – №2-3. – С. 217-225
126. Кузьмина, Н. А. Изменчивость генеративных органов сосны обыкновенной в Приангарье / Н. А. Кузьмина // Селекция хвойных пород Сибири. – Красноярск, 1978. – С. 96–120.
127. Кусильман, Л. Размножение тисов. Цветоводство / Л. Кусильман. – № 2. – 1994. – 6 с.
128. Лавренко, Е.М. Об охране ботанических объектов в СССР / Е.М. Лавренко // Вопросы охраны ботанических объектов – Л: Наука, 1971. – С. 6–13.
129. Лазук, П.Д. Типы леса Хостинской заповедной рощи / П.Д, Лазук // Труды КГЗ. М., 1960. – Вып. 6. – С. 57–86.
130. Лазук, П.Д. Восстановление тиса в различных лесорастительных условиях Северо-Западного Кавказа / П.Д. Лазук. – Майкоп: КГЗ. – 1957. –138 с.
131. Лазук, П.Д. Тис и его восстановление на Северо-Западном Кавказе / П.Д. Лазук // Труды КГЗ. – Краснодар, 1967. –Вып. 9. – С. 285–301.

132. Лазук, П.Д. Тис и его восстановление на Северо-Западном Кавказе / П.Д. Лазук // Труды КГЗ. – Краснодар, 1967. – Вып. 9. – С. 285–301.
133. Лакин, Г.Ф. Биометрия / Г.Ф. Лакин. – М.: Высшая школа, 1980. – 293 с.
134. Лепехина, А.А. Флора и растительность Дагестана. Ботанические факторы ноосферы / А.А. Лепехина. – Махачкала, 2002. – 352 с.
135. Лес энциклопедический путеводитель. – Москва «Махаон», 2008 г. – 301 с.
136. Литвинская, С.А. Редкие и исчезающие растения Кубани / С.А. Литвинская, А.П. Тильба, Р.Г. Филимонов. – Краснодар: Кн. изд-во, 1983. – 159 с.
137. Ловелиус, Н. В. Аномальные приросты сосны в Карелии и факторы среды / Н. В. Ловелиус, С. Б. Пальчиков, А. Ю. Ретеюм // Общество. Среда. Развитие. – 2015. – № 3. – С. 193–197.
138. Лотова, Л.И. Анатомия коры хвойных / Л.И. Лотова. – М.: Наука, 1987. – 152 с.
139. Лотова, Л.И. Сравнительная анатомия высших растений. Учебное пособие. / Л.И. Лотова, А.К. Тимонин. – М. – 1989. – 80 с.
140. Львов, П.Л. Краткий очерк растительного покрова Дагестана / П.Л. Львов // Учен. записи. Даг. пединститута. Махачкала, 1956. – С. 95–144.
141. Львов, П.Л. Фрагменты соснового редколесья в сухих предгорьях Дагестана / П.Л. Львов // Бот. журн., 1959. – Т. 44. – № 11. – С. 1678–1679.
142. Львов, П.Л. Леса Дагестана (низовые и предгорные) / П.Л. Львов. – Махачкала: Дагкнигоиздат, 1964. – 215 с.
143. Львов, П.Л. Закономерности распределения лесов Дагестана и их классификация / П.Л. Львов // Бот. журн., 1966. – Т.51. – № 3. – С. 396–402.
144. Львов, П. Л. Краткий очерк лесной растительности дельты реки Самур ДАССР / П.Л. Львов // Бот. журн., 1964. – Т 46. –№ 1. – С. 98–102.
145. Львов, П.Л. Растительность Предгорного Дагестана / П.Л. Львов, К.Ю. Абачев // Физическая география Предгорного Дагестана. Межвуз. сб. научн. труд. – Ростов-на-Дону, 1984. – С 101–122.
146. Магомедмирзаев, М.М. Геоботанический анализ горных лесов Дагестана: дисс. ... канд. биол. наук: / М.М. Магомедмирзаев. – Махачкала, 1965. – 370 с.
147. 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.

148. Мазуркин, П. М. Волновая динамика ширины годичных слоев дуба / П. М. Мазуркин, Д. В. Тишин // Известия Самарского научного центра РАН. – 2014. – Т. 16. – № 5. – С. 214-223.
149. Маллалиев, М.М. Соляные и эдафические особенности дифференциации парциальных флор Внутреннегорного Дагестана / М.М. Маллалиев, З.М. Асадулаев // Сравнительная флористика: анализ видового разнообразия растений. Проблемы. Перспективы «Толмачовские чтения»: материалы X Международной школы-семинара. Краснодар. Кубанский гос. уни-т, 2014. – С. 186–187.
150. Мамаев, С. А. О проблемах и методах внутривидовой систематики древесных растений II. Амплитуда изменчивости / С.А. Мамаев // Тр. Ин-та экологии растений и животных УФ АН СССР, 1969. – Вып. 64. – С. 3–38
151. Мамаев, С.А. Теоретические особенности внутривидовой изменчивости и структура популяций хвойных пород. / С.А. Мамаев // Тр. Ин-та экологии растений и животных Уральского НИЦ АН СССР. Свердловск, 1974. – Вып. 90. – 158 с.
152. Мамаев, С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере сем. Pinaceae на Урале) / С.А. Мамаев. – М.: Наука, 1972. – 284с.
153. Мамаев, С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений / С.А. Мамаев. – М.: Наука, 1973. – 284 с.
154. Марковский, Ю. Б. Лучшие хвойные растения в дизайне сада / Ю.Б. Марковский. – М.: ЗАО «Фитон», 2007. – 144 с.
155. Мартыненко, В.Б. Зеленые книги: концепции, опыт, перспективы / В. Б. Мартыненко, Б.М. Миркин, Э.З. Баишева, А.А. Мулдашев, Л.Г. Наумова, П.С. Широких, С.М. Ямалов // Успехи современной биологии. – 2015. –Т. 135. – № 1. – С. 40–51.
156. Мартыненко, В.Б. Синтаксономия лесов Южного Урала как теоретическая основа развития системы их охраны: автореф. дисс. ... докт. биол. наук. / В.Б. Мартыненко. – Уфа, 2009. – 32 с.
157. Махатадзе, Л.Б. Заповедная тисовая роща в Тасарчайском ущелье / Л.Б. Махатадзе // Арм. ССР. Журн. Лесное хозяйство. – 1939. 8 с.
158. Махатадзе, Л. Б. Об одной вымирающей древесной породе в Армении. Изв. АН АрмССР, 1960. – Т. XIII. – № 3. – С. 3–12.
159. Мейен, С.В. О классификации дисперсных кутикул / С.В. Мейен // Палеонтол. Журнал, 1965. – №4. – С. 75–87.
160. Мерзляк, М.Н. Пигменты старения» в растительных клетках: накопление в отдельных от растения листьях города / М.Н. мерзляк, В.Б. Румянцев // Докл. АН СССР, 1981. – Т. 256. – № 6. – С. 1264–1267.

161. Методы дендрохронологии. Ч. I. Основы дендрохронологии. Сбор и получение древесно-кольцевой информации: учеб.-метод. пособие / под ред. Е. А. Ваганова, С. Г. Шиятова. – Красноярск, 2000. – 81 с.
162. Миркин, Б.М. Современная наука о растительности / Миркин Б.М., Л.Г. Наумова, А.И. Соломец. – М.: Логос, 2000. – 264 с.
163. Муравьева, О.А. Сем. Тиссовые (Taxaceae) / О.А. Муравьева, В.С. Борховардт // Жизнь растений. Мхи. Плауны. Хвощи. Папоротники. Голосеменные растения. Просвещение, 1978. – Т. 4. – С. 409–419.
164. Муртазалиев, Р.А. Систематический анализ флоры Дагестана / Р.А. Муртазалиев // Изучение флоры Кавказа: Матер. Междунар. науч. конф. Пятигорск, 2009. – С. 79–81.
165. Некрасов, В.И. Актуальные вопросы развития теории акклиматизации растений / В.И. Некрасов. – М.: Наука, 1980. – 102с.
166. Некрасов, В.И. Влияние географических условий на формирование покоя семян / В.И. Некрасов // Биология семян интродуцированных растений. М., 1985. – 160 с.
167. Некрасов, В.И. Генетические аспекты естественного и искусственного отбора в интродукции растений / В.И. Некрасов // Журнал общей биологии. 1993. – С. 333–340.
168. Николаева, А. В. Внутри- и межпопуляционная изменчивость шишкоягод и количества семян в них у *Juniperus excelsa* Vieb в Крыму / А.В. Николаева, М.Е. Кузнецов // Промышленная ботаника, 2010. – Вып.10. – С. 113–117.
169. Николаева, М.Г. Особенности прорастания семян в зависимости от филогенетического положения растений и эколого-географических условий их обитания / М.Г. Николаева // Физиология растений, 1999. – Т.46. – №3. – С.432–437.
170. Николаева, М.Г. Справочник по проращиванию покоящихся семян / М.Г. Николаева, М.В. Разумова, В.Н. Гладкова. – Л.: Наука, 1985. – 400с.
171. Оголевец, Г. Энциклопедический словарь лекарственных, эфирномасличных и ядовитых растений / Г. Оголевец. – М.: Государственное издательство сельскохозяйственной литературы, 1951. – 508 с.
172. Одынец, А. П. Дендрология для садовника / А.П. Одынец. – М. 1982. – 159 с.
173. Окросворидзе, П.Л. Анатомическое строение листьев и хвои основных лесообразующих пород Грузии / П.Л. Окросворидзе. – Тбилиси: Инт – леса, 1975. – 114 с.
174. Омарова, П.К. Структура и состояние популяций *Taxus baccata* L. в Предгорном Дагестане / П.К. Омарова, З.М. Асадулаев, Х. У. Алиев // Материалы Всерос. конф. Махачкала, 2010. – С. 200–203.

175. 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.
176. Омарова, П.К. Изменчивость шишкочегод *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.
177. Омарова, П.К. Изменчивость признаков шишкочегод *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.
178. Омарова, П.К. Постпирогенная динамика растительности буково-тисового леса Предгорного Дагестана / П.К. Омарова, З.М. Асадулаев // Журнал Лесоведение. – Москва: ISSN: 0024-1148 Лесоведение, 2016. – № 3. – С. 209 – 215. импакт-фактор – 0,880. AGRIS, Chemical Abstracts, Scopus, Springer, WoS.
179. Омарова, П.К. Возрастная внутривидовая 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.
180. Омарова, П.К. Таксономический анализ сообществ с участием *Taxus baccata* L. / П.К. Омарова // Научное обозрение. Биологические науки, 2019. – № 4 – С. 61–67.
181. 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
182. Омарова, П.К. Изменчивость признаков шишкочегод *Taxus baccata* L. во Внутреннегорном Дагестане / П.К. Омарова // Ботанический Вестник Северного Кавказа ФГБУН Горный ботанический сад ДНЦ РАН, 2018. – № 1. – С. 20–25.
183. Омарова, П. К. Результаты размножений *Taxus baccata* L. в Дагестане / П.К. Омарова // Ботанический вестник Северного Кавказа, 2019. – № 4.– С. 79–84.
184. Омарова, П.К. Некоторые подходы к увеличению численности природных популяций *Taxus baccata* L. / П.К. Омарова, З.М. Асадулаев // 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.

185. Омарова, П.К. Оценка возрастного состава популяций *Taxus baccata* L. в Дагестане / П.К. Омарова / П.К. Омарова // Труды XIV съезда Русского ботанического общества и конференции Ботаника в современном мире. – Махачкала, 2018. – Т.1. – С. 293–296.
186. Омарова, П.К. Изменчивость признаков шишкоягод 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.
187. Орлова, С.Я. Строение вегетативных органов тиса ягодного, анатомическое изменение листьев разного возраста и распределение в них фенольных соединений / С.Я. Орлова // Известия АН Азерб. ССР. Серия биол. науки, 1978. – № 6. – С. 14 – 19.
188. Петров, В.В. Растительный мир нашей Родины: Книга для учителя / В.В. Петров. – М.: Просвещение, 1991. – 207 с.
189. Петров, С.А. Закономерности внутрипопуляционной изменчивости видов древесных растений / С.А. Петров // В сб.: Проблемы эволюционной и популяционной генетики. – Махачкала, 1978. – С. 54–59.
190. Попович, А.В. Распространение *Taxus baccata* L. в Новороссийском флористическом районе (Северо-Западный Кавказ) / А.В. Попович // Бол. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. – 2015. – № 2. – С.62–72.
191. Портениер, Н. Н. Флора и ботаническая география Северного Кавказа: избранные труды / Н. Н. Портение; сост. А. К. Сытин, Д. В. Гельтман. – Москва: Т-во научных изд. КМК, 2012. – 293 с.
192. Портениер, Н.Н. Методические вопросы выделения географических элементов флоры Кавказа / Н.Н. Портениер // Бот. журнал №6. С.–Петербург, 2000. – С. 76–84.
193. Потемкин, О. Н. Эколого-географическая обусловленность в эндогенной изменчивости морфологических признаков у представителей рода *Picea* / О.Н. Потемкин // Экология. – 1998. – №6. – С. 428–434.
194. Правдин, Л.Ф. Сосна обыкновенная. Изменчивость, внутривидовая систематика и селекция / Л.Ф. Правдин. – М.: Наука, 1964. – 190 с.
195. Придня, М.В. Эволюционные проблемы лесообразовательного процесса (методологические аспекты решения на примере Кавказа и других горных стран): монография / М.В. Придня. - Сочи, 2005. – 335 с.
196. Прозина, М.Н. Ботаническая микротехника / М.Н. Прозина. – М.: Высшая школа, 1960. – 205с.
197. Работнов, Т.А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии / Т.А. Работнов // Пробл. ботаники. – М.: Изд-во АН СССР, 1950. – Вып.1. – С. 465–483.

198. Раменский, Л.Г. Проблемы и методы изучения растительного покрова / Л.Г. Раменский. – Л.: Наука, 1971. – 334 с.
199. Рамазанова, З.Р., Асадулаев З.М., Омарова П.К. Адаптивные морфолого-анатомические особенности листьев тиса ягодного в условиях Предгорного Дагестана. – Известия ДГПУ. Естественные и точные науки. № 3 (24). Махачкала, ДГПУ, 2016. – С.56-63. импакт-фактор – 0.251.
200. Резчикова, О.Н. К вопросу об изучении тиса ягодного в Кавказском заповеднике / О.Н. Резчикова // Бюллетень самарская Лука. -№ 15. - Самара: Изд-во СНЦ РАН, 2004. – С. 223–225.
201. Резчикова, О.Н. Мониторинг состояния популяций *Taxus baccata* в Кавказском заповеднике / О.Н. Резчикова // Материалы международной юбилейной научно-практической, конференции, посвященной 20-летию Ризинского реликтового национального парка "Природа, наука, туризм в ООПТ" (15-19 октября 2016 г., Гудаута). - Гудаута: РРНИ, 2016. – С. 161–165.
202. Резчикова, О.Н. Обзор вредителей тиса ягодного / О.Н. Резчикова // Материалы VI Всероссийской научно-практической конференции студентов, аспирантов, докторантов и молодых ученых «Наука XXI веку» (I сессия). - Майкоп: ООО Качество, 2005в. – С. 153–155.
203. Резчикова, О.Н. Распространение и современное состояние тиса ягодного в Сочинском национальном парке / О.Н Резчикова // Инвентаризация основных таксономических групп и сообществ, соэологические исследования Сочинского национального парка – первые итоги первого в России национального парка: Монография / Под. ред. Б.С. Туниева. - М.: Престиж, 2006. – С. 178–186.
204. Резчикова, О.Н. Современное распространение и состояние *Taxus baccata* (Taxaceae) в Сочинском национальном парке / О. Н. Резчикова // Бот. журн. - т. 94. № 7. - СПб., 2009. – С. 1057–1067.
205. Резчикова, О.Н. Современное состояние тиса ягодного в Кавказском заповеднике / О.Н. Резчикова // Труды КГПБЗ. – Майкоп, 2008. – Вып. 18. – С. 153–161.
206. Резчикова, О.Н. Состояние деревьев тиса ягодного в Адлерском лесничестве Сочинского национального парка / О.Н. Резчикова // Материалы региональной научно-практической конференции «Проблемы устойчивого развития регионов рекреационной специализации». – Сочи, 2005. – С. 93–104.
207. Резчикова, О.Н. Тис ягодный на Западном Кавказе / О.Н. Резчикова // Труды КГПБЗ. – Майкоп: Графика, 2013. – Вып. 20. – С. 197–203.
208. Резчикова, О.Н. Характер возобновления *Taxus baccata* на Западном Кавказе / О.Н. Резчикова // Вестник Адыгейского государственного университета. Серия «Естественно-математические и технические науки». – Майкоп: Изд-во АГУ, 2017. – Вып. 3(206). – С. 88–94.

209. Решетников В.В., Хиров А.А. Заготовка черенков с плюсовых деревьев и создание маточных плантаций // Лесное хозяйство, 1987. – № 7. – С. 48–49.
210. Реброва, О. Ю. Статистический анализ медицинских данных. Применение пакета прикладных программ STATISTICA / О. Ю. Реброва. – М.: МедиаСфера, 2002. – 312 с.
211. Ростова, Н.С. Изменчивость системы корреляций морфологических признаков. I. Естественные популяции *Leucanthemum vulgare* Lam. / Н.С. Ростова // Бот. журн. – 1999. Т. 84. – №11. – С. 50–66.
212. Ростова, Н.С. Изменчивость системы корреляций морфологических признаков. II. Популяции видов *Leucanthemum* (*Asteraceae*) в природе и в условиях культивирования / Н.С. Ростова // Бот. журн. – 2000. – Т. 85. – № 1. – С. 46–67.
213. Ростова, Н.С. Корреляции: структура и изменчивость СПб. / Н.С. Ростова. – С.-Петербург., 2002. – 308 с.
214. Рубаник, В.Г. Опыт прививки кедра сибирского на сосне обыкновенной в Алма-Атинском ботаническом саду / В.Г. Рубаник, Т.А. Жеронкина // Тр. Алма-Атинского Ботан. сада, 1963. – № 7. – С. 53–60.
215. Ругузов, И.А. Распространение тиса в Кабардино-Балкарии / И.А. Ругузов // Природа Кабардино-Балкарии и ее охрана. Нальчик, 1966. – С. 136–142.
216. Ругузов, И.А. Изменчивость анатомических показателей листа тиса ягодного в зависимости от условий местообитания / И.А. Ругузов, Г.В. Куликов // Экология, 1973. – С. 90 – 94.
217. Ругузов, И.А. К изучению ксерофитности тиса ягодного в кн. Природа Кабардино – Балкария и ее охрана / И.А. Ругузов, Г.В. Куликов // Сб. статей. Нальчик, 1972. – Вып. 3. – С. 72 – 80.
218. Ругузов, И.А. Распространение тиса в Кабардино-Балкарии / И.А. Ругузов // Природа Кабардино-Балкарии и ее охрана. – Нальчик, 1966. – С. 136–142.
219. Румянцев, Д. Е. Биологические основы изменчивости годичных колец / Д. Е. Румянцев, А. А. Епишков // Фундаментальные исследования. – 2015. – № 2. – С. 481–485.
220. Румянцев, Д. Е. История и методология лесоводственной дендрохронологии: моногр. / Д. Е. Румянцев. – М., 2010. – 109 с.
221. Рунова, Е. М. Влияние рекреационной нагрузки на радиальный прирост сосны / Е. М. Рунова, Т. А. Михайлова, Л. В. Аношкина // Системы. Методы. Технологии. – 2011. – № 10. – С. 142–144.
222. Рысин, Л. П., Методические предложения по созданию системы постоянных пробных площадей на особо охраняемых лесных территориях / Л.П. Рысин, А.А. Комиссаров и др., – М.: Наука, 1988. – 28 с.

223. Рыфа, Л.В. Сравнительная оценка основных анатомических элементов некоторых хвойных пород юга Дальнего Востока / Л.В. Рыфа // VIII конф. молодых ученых Дальнего Востока, сер. биол. Владивосток, 1965. – С. 12–13.
224. Рябчинская, В.В. Прививки кедра сибирского в Башкирии / В.В. Рябчинская // Тр. ВНИИЛМА. Уфа, 1961. – Вып. V. – С. 205–218.
225. Самылина, В.А. Значение эпидермально-кутикулярных исследований листьев для познания мезозойских голосеменных / В.А. Самылина // В кн. Систематика и эволюция высших растений. Д.: Наука, 1980. – С. 31–32.
226. Самылина, И.А. Фармакогнозия. Атлас: учеб. Пособие / И.А. Самылина, О.Г. Аносова. – М.: ГЭОТАР – Медиа. – Т.1. – 2007. – 192 с.
227. Санников, С. Н. Возрастная биология сосны обыкновенной в Зауралье / С.Н. Санников // Тр. Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1976. – Вып.101. – С.124–165.
228. Санников, С. Н. Дифференциация популяций сосны обыкновенной / С.Н. Санников, И.В. Петрова. – Екатеринбург: УрО РАН, 2003. – 248 с.
229. Санникова, Н.С. Низовой пожар как фактор проявления, выживания и роста всходов сосны / Н.С. Санникова // Обнаружение и анализ лесных пожаров. Красноярск: Институт леса и древесины СО АН СССР, 1977. – С. 110–128.
230. Сашина, Г.С. Устьичный аппарат хвойных и вопросы его филогенеза / Г.С. Сашина // Тез. докл. XII международ. бот. конгресса. Л.: Наука, 1965. – С. 263264.
231. Свешникова, И.Н. Атлас и определитель современных и ископаемых представителей семейства *Sciadopityaceae* и *Taxodeiaceae* на основании строения эпидермиса листьев / И.Н. свешникова // Тр. БИН АН СССР. – М.; Л.: Изд-во АН СССР. – 1963. – Сер. VIII. – Вып. IV. – 1963. – С. 205–229.
232. Свешникова, И.Н. Метод изучения эпидермы листьев хвойных на сканирующем электронном микроскопе / И.Н. Свешников // Бот. журн., 1978. – Т.63. – С. 1168–1171.
233. Свешникова, И.Н. Применение анатомического исследования эпидермиса и кутикулы при определении ископаемой хвои / И.Н. Свешникова // Докл. АН СССР, 1952. – Т.84. – № 1. – С. 95–101.
234. Северов, А.И. Вегетативное размножение хвойных / А.И. Северов – М.: Изд-во. АН СССР, 1957. – С. 1–70.
235. Семериков, Л.Ф. Популяционная структура дуба черешчатого / Л.Ф. Семериков // Исследование форм внутривидовой изменчивости растений. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1981. – С. 25–51

236. Серебряков, И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение. Полевая геоботаника / И.Г. Серебряков. – М.-Л. Наука, 1964 205 с.
237. Серебряков, И.Г. Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных / И.Г. Серебряков. – М., Высшая школа, 1962. – 378 с.
238. Сулейманова, З.Г. Экоотипы *Origanum vulgare* L. в Горном Дагестане / З.Г. Сулейманова, А.М. Мусаев // Материалы X Всероссийского популяционного семинара «Современное состояние и пути развития популяционной биологии». Ижевск, 2008. – С. 304–306.
239. Силкин, П. П. Многопараметрический анализ структуры годичных колец в дендрэкологических исследованиях: автореф. дис. д-ра биол. наук: 03.00.02 / П. П. Силкин. – Красноярск, 2009. – 21 с.
240. Слепых, В.В. Тис ягодный урочища «Клевцова балка» в Карачаево-Черкессии / В.В. Слепых // Актуальные проблемы экологии и сохранения биоразнообразия России и сопредельных стран: материалы Всероссийской научной конференции с международным участием. Владикавказ, 2015. – Вып. XI. – С. 38–40.
241. Слепых, В.В. Тис ягодный в центральной части Северного Кавказа / В.В. Слепых, Т.Г. Шидер, И.И. Котляров, М.В. Придня // Электронный журнал "Исследовано в России". – 2004. – № 7. – С. 1250–1260.
242. Слепых, В.В. Тис ягодный на Ставрополье / В.В. Слепых // Курортная медицина. М., 2013. – Т. 2. – С. 21–23.
243. Соколов, С.Я. Общий естественно-исторический и лесоводственный очерк Сочинского района: отчет за первый год работы лесоводственного отряда Кавказской экспедиции / С.Я. Соколов. – М.-Л., 1929. – 415 с.
244. Соснин, Л.И. Типы леса Кавказского государственного заповедника // Труды КГЗ. Москва, 1939. – Вып. 2. – С. 5–83.
245. Соснин, Л.И. Ценные древесные породы Кавказского заповедника: отчет о НИР / Л.И. Соснин. – Сочи: КГЗ, 1938. – 32 с.
246. Сукачев, В.Н. Дендрология с основами лесной геоботаники / В.Н. Сукачев. – Л.: Гослестехиздат, 1934. – 614 с.
247. Суслова, Е.Г. Редкие и уязвимые виды растений / Е.Г. Суслова, Я.Г. Руденок, О.Н. Быхалова, А.А. Рыбченко, А.А. Дахно // Атлас государственного природного заповедника Утриш. Научные труды. Анапа, 2013. – Т.2. – С. 46–47.
248. Сытник, К.М. Физиология листа / К.М. Сытник, Т.Л. Богданова, Л.И. Мусатенко. – Киев, изд-во «Наукова думка», 1978. – 391 с.

249. Тахтаджян, А.Л. Система и филогения цветковых растений / А.Л. Тахтаджян. – М.-Л.: Наука, 1966. – 611 с.
250. Титов, Е.В. Изменение семенной продуктивности кедра сибирского при скрещивании деревьев различных половых типов / Е.В. Титов // Половое размножение хвойных растений. Тезисы докладов II Всесоюзного симпозиума. – Новосибирск: СО АН СССР, 1985. – С.113-114.
251. Тихомиров, Ф.К. Ботаника: Учебник для с.-х. вузов / Ф.К. Тихомиров. – М.: Высшая школа, 1978. – 439 с.
252. Тишин, Д. В. Влияние природно-климатических факторов на радиальный прирост основных видов деревьев Среднего Поволжья: автореф. ... дисс. ... канд. биол. наук: 03.00.16 / Д. В. Тишин. – Казань, 2006. – 20 с.
253. Ткаченко, М. Е. Общее лесоводство / М.Е. Ткаченко; под ред. И.С. Мелехова. – М.-Л.: Гослесбумиздат, 1955. – 599 с.
254. Токин, Б.П. Целебные яды растений / Б.П. Токин. - Л.-д.: Изд-во Ленигр. универ-та, 1980. –305 с.
255. Толмачев, А.И. Введение в географию растений / А.И. Толмачев. – Учебное пособие. 1974. – 244 с.
256. Толмачев, А.И. Изучение флоры при геоботанических исследованиях / А.И. Толмачев // Полевая геоботаника. – М.-Л.: АН СССР, 1959. – Т.1. – С. 369–386.
257. Троицкий, Н.А. Тис в Дилижанском районе АрмССР / Н.А. Троицкий // Сборник научных трудов Арм. Ботанического общества. Ереван, 1939. – Вып. II.
258. Фаустов, В.В. Регенерация и вегетативное размножение садовых растений / В.В. Фаустов //Известия ТСХА. – 1987. – Вып. 6. – С. 137–160.
259. Федина, А. Е. Заповедники Кавказа / А. Е. Федина, Н. Н. Поливанова, К. Р. Айунц и др. – М.: Мысль, 1990. – 365. с.
260. Флора СССР. Споровые. Голосемянные в 30-ти томах. – Ленинград: изд. и тип. Изд-ва Акад. наук СССР. – Т. 1. – М.-Л. –1934. – 165 с.
261. Фомин, А.В. Голосемянные Кавказа и Крыма / А.В. Фомин. – Киев. – 1928.
262. Фуряев, В.В. Изучение послепожарной динамики лесов на ландшафтной основе / В.В. Фуряев, Д.М. Киреев. – Новосибирск: Наука, 1979. – 160 с.
263. Холявко, В.С. Атлас древесных пород Кавказа / В. С. Холявко, Д. А. Глоба-Михайленко, Е. С. Холявко - М.: Лесн. промышленность, 1978. – 126 с.
264. Храмова, Н.Ф. Прививки как метод создания семенных участков кедров и кедровых садов в Новосибирской области / Н.Ф. Храмова // Возобновление и улучшение лесов, 1964. – Вып. 8. – С. 139–144.

265. Цыmek, А.А. Анатомические признаки главнейших хвойных пород Дальнего Востока / А.А. Цыmek, В.Н. Сергеева// Сб. работ Дальневосточного НИИЛХ. Хабаровск, 1951. – Вып. 3. – С. 103–122.
266. Чавчавадзе, Е.С. Древесина хвойных / Е.С. Чавчавадзе. – Л.: Наука, 1979. – 192 с.
267. Черепанов, С.К. Сосудистые растения СССР / С.К. Черепанов. – Л.: Наука, 1981. – 501с.
268. Череповский, Ю.А. Приживаемость однолетних прививок кедра сибирского в условиях открытого грунта Ермаковского лесного базисного питомника / Ю. А. Череповский // Плодоводство, семеноводство, интродукция древесных растений: мат-лы II Всероссийской научно-практической конф. (с межд. участием). – Красноярск: СибГТУ. –1999. – С.41–43.
269. Чернодубов, А.И. Биоразнообразие фитоценозов заповедника Утриш / А.И. Чернодубов, Я.Г. Руденок // Лесотехнический журнал. – Воронеж: Изд-во ВГЛУ, 2015. –Т.5. – №1(17). – С. 120–127.
270. Чернышев, В.Д. Физиологическая роль воска эпидермы хвойных Дальнего Востока / В.Д. Чернышев. – Л.: Наука, 1984. –172 с.
271. Чиликина, Л.Н. Карта растительности Дагестанской / Л.Н. Чиликина, Е.В. Шифферс. АССР. – М.-Л.: Изд. АН СССР, 1962. – 96 с.
272. Шахов, А. А. Солеустойчивость растений / А.А. Шахов. – Москва: Изд-во Акад. наук СССР, 1956. – 552 с.
273. Шенников, А.П. Введение в геоботанику / А.П. Шенников. – Л.: Изд-во Ленинград. университет, 1964. – 447 с.
274. Шитт, П. Г. Избранные сочинения / П. Г. Шитт. – М., 1968. – С. 168–180.
275. Шмидт, В.М. Статистические методы в сравнительной флористике / В.М. Шмидт. – Л., 1980. – 176 с.
276. Эзау, К. Анатомия семенных растений / К. Эзау. – М.: Мир, Кн. 1 и 2. 1980. – 558 с.
277. Эльдаров, М.М. Геоморфологическое районирование Дагестана / М.М. Эльдаров // Научн.-теорет. конф. препод. инст., посвящ. 50-лет. образ. СССР. – Махачкала, 1972. – С 58–59.
278. Эльдаров, М.М. Физическая география Предгорного Дагестана / М.М. Эльдаров, Б.А. Акаев, Н.Г. Капустянская и др. – Межвуз. сб. научн. труд. – Ростов-на-Дону, 1984. – 136 с.
279. Юрцев, Б.А., Камелин Р.В. Основные понятия и термины флористики: Учеб. пособие по спецкурсу / Б.А. Юрцев. – Пермь, 1991. – 81 с.
280. Юрцев, В.Н. Руководство к лабораторно-практическим занятиям по цитологической и эмбриологической микротехнике / В.Н. Юрцев. – М., 1961. – 63 с.
281. Юсуфов, А.Г. Механизмы регенерации растений / А.Г. Юсуфов. – Изв. Рост. ун.-та, 1982. –176 с.

282. Юсуфов, А.Г. Старение растений, формы проявления и предпосылки возникновения, А.Г. Юсуфов, М.А. Магомедова // Известия ВУЗов Сев.-Кав. региона. Естественные науки. – 2002. – №1. – С.73–78.
283. Ямалов, С.М. Продромус растительных сообществ Республики Башкортостан / С.М. Ямалов, В.Б. Мартыненко, Л.М. Абрамова, В.Б. Голуб, Э.З. Баишева, А.В. Баянов – Уфа: АН РБ, Гилем, 2012 – 100 с. – ISBN 978-5-7501-1377-4.
284. Яценко-Хмелевский, А.А. Древесина Кавказа / А.А. Яценко-Хмелевский. – Ереван: Изд-во АН Арм. ССР. – Т.1. – 1954. – 675 с.
285. Яценко-Хмелевский, А.А. Основы и методы анатомического исследования древесины / А.А. Яценко-Хмелевский. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1954. – 337 с.
286. Ahrens, A. Varianzanalyse / A. Ahrens. – Hamburg, Berlin, WTB, 1967. –197 p.
287. Weber, E. Mathematische Grundlagen der Genetic / E. Weber. –Ena, VEB: Fischer Verlag, 1967. – 464 p.
288. Beeks, R.M. Variation and hybridization in southern California populations of *Diplacus* (Scrophulariaceae) / R.M. Beeks. – Aliso, 1962. –P. 83-122.
289. Bernabei, M. Tree-ring data for yew (*Taxus baccata*) from the Alps. NOAA Satellite and Information Service / M. Bernabei, P. Gjerdrum. – 2006. – <http://www.ncdc.noaa.gov/paleo/metadata/noaa-tree-2733.html>.
290. Bissery, M.C. Experimental Antitumor Activity of Taxotere (RP 56976, NSC 628503), a Taxol Analogue / M.C. Bissery, D. Guenard, F. Gueritte-Voegelina, F. Lavelle // Cancer Research 1991. – 51. – 4845–4852.
291. Cedro, A. Growth-climate relationships at yew and wild service trees on the eastern edge of their range in Europe / A. Cedro, B. Cedro // Forest Systems. – 2015. V.– 24. –№ 3. – P. 1-8. – Access mode: <http://dx.doi.org/10.5424/fs/2015243-07480>.
292. Chetan, A. & Brueton, D. The Sacred Yew / A. Chetan, D. Brueton // Anatomie compree des feuilles de Picea. La cellule, 1968. – Vol. 66 №. 2. – P. 186-255.
293. COPE, E.A. Taxaceae: The genera and cultivated species / E.A. COPE // Bot. Rev. – 1998. Vol. – 64. P. – 291–322.
294. Ellenberg, H. Vegetation Ecology of Central Europe / H. Ellenberg. – 4th Edition, Cambridge University Press, Cambridge. – 1988. – 460 с.
295. Farjon, A. World checklist and bibliography of conifers / A. Farjon The Royal Botanic Gardens, Kew. – 1998. – 316 p.
296. Farjon, A. World Checklist and Bibliography of Conifers / A. Farjon / – 2nd edition. The Bath Press, Bath, United Kingdom, 2001. – 309 p.

297. Florin, R. Evolution in cordaites and conifers / R. Florin // Acta horti bergiani. Uppsala, 1951. – Vol. 15. – № 11. – P. 285–388.
298. Florin, R. Studien ilber die Gycadales des Mesozoikums nebat erorterungen uber die Spaltffnungsapparate der Bennettiales / R. Florin, K. Svensk // Vetenskapsakad. Handl. – 1933. – Vol. – 13. – № 12. – 1933. – 134 p.
299. Florin, R. Untersuchungen zur Stammesgeschichte der Coniferales und Cordaitales / R. Florin // Kungl. Svenska Vetensk. Akad. Handl. – 1931. – Vol. 3. – № 10. – 588 p.
300. Fritts, H. C. Tree Rings and Climate / H. C. Fritts. – New York, Academic Press, 1976. – 571 p.
301. Galvin, S. Evaluating the dendroclimatological potential of *Taxus baccata* (yew) in southwest Ireland / S. Galvin, A. Potito, K. Hickey // Dendrochronologia. – 2014. – Vol. 32. – P. 144–152.
302. Gordaliza, M. Natural products as leads to anti-cancer drugs / M. Gordaliza // Clinical and Translational Oncology. – 2007. – Vol. – 9. – P. 767–776.
303. Iszkuło, G. Dendroecological differences between *Taxus baccata* males and females in comparison with monoecious *Abies alba* Dendrobiology / G. Iszkuło, A. K. Jasińska, K. Sobierajska // Dendrochronologia. – 2011. – Vol. 65. – P. 55–61.
304. Katsavou, I. Ecology and conservation status of *Taxus baccata* population in NE Chalkidiki / I. Katsavou, P. Ganatsas // Northern Greece Received. – 2012. – Vol. 68. – P. 55–62.
305. Marco, H.F. The anatomy of spruce needles / H.F. Marco // J. Agr. Res. – 1939. – Vol. 58. – № 5. – P. 357–368.
306. Hoffman, M.H.A. Cultivar Classification of *Taxus* L. (Taxaceae) / M.H.A. Hoffman // XXVI International Horticultural Congress: IV International Symposium on Taxonomy of Cultivated Plants. Netherlands, 2004. – № 634 (11). – C. 91–96.
307. Florin, R. Evolution in cordaites and conifers / R. Florin // Acta horti bergiani. Uppsala, Band. – 1951. – Vol. 15. – № 11. – P. 285–388.
308. Moir, A. K. The dendrochronological potential of modern yew (*Taxus baccata*) with special reference to yew from Hampton Court Palace, UK / A. K. Moir // New Phytol. – 1999. – Vol. 144. – P. 479–488.
309. Perrin, P. The Ecology of Yew (*Taxus baccata*) in Ireland / P. Perrin. – College Dublin, 2002. – 160 p.
310. Engler, A. Kritische übersicht über die neuere Literatur betreffend die Familie der Taxaceae. / A. Engler. - Botanische Jahrbücher. Leipzig, Band. – № 54. – 1916. – 43 p.
311. Engler, A. Taxaceae / A. Engler. // In A. Engler's Das Pflanzenreich. Leipzig, 1903. – IV, 5. – P. 110–116

312. Rao, A.R. On the distribution, structure and ontogeny of sclereides in *Taxus baccata* L. / A.R. Rao, M. Malaviya M. // Proc. National Inst. Sci. India, 1965. – Part 3. – Vol. 31, 3, 4. – P. 114–122.
313. Rao, A.R. Sclereides in *Gryptomeris japonica* D. Don. / A.R. Rao, M. Malaviya // Proc. National Inst. Sci. India, 1963. – Part 3. – Vol. 29. – P. 550–560.
314. Rao, A. R. The distribution structure and ontogeny of sclereides in some species of *Araucaria* / A.R. Rao, M. Malaviya // Proc. National Inst. Sci. India, 1964 б. – Part 30. – P. 25–35.
315. Rao, A.R. Malaviya M. The peculiar sclereides of *Cephalotaxus drupacea* Sib. Et Zucc. / A.R. Rao, M. Malaviya // Proc. India Acad. – 1964 a. – Part 59. – P. 228–236.
316. Raunkiaer C. Plant life forms / C. Raunkiaer. – 1937. – 104 p.
317. Raunkiaer C. The life forms of plants and statistical plant geography / C. Raunkiaer. – Oxford: Clarendon Press, 1934. – 632 p.
318. Ruibo, Z. Tree-ring-based moisture variability in western Tianshan Mountains since A.D. 1882 and its possible driving mechanism / Z. Ruibo, Y. Yujiang, G. Xiaohua, H. Qing, S. Harming, Z. Tongwen, C. Feng, E. Bakytbek, Y. Shulong, Q. Li, F. Ziang // Agricultural and Forest Meteorology, 2016. – P. 267–276.
319. SILBA, J. An international census of the coniferae / J. Silba // Phytologia. – 1984. – Mem. 7. – P. 1–79.
320. SILBA, J. Encyclopaedia coniferae / J. Silba // Phytologia. – 1986. – Mem. 8. – P. 1–217.
321. Spjut, R. W. A revised taxonomic key to species and varieties of *Taxus* (Taxaceae). Submitted for Poster / R. W. Spjut // III International Workshop, Ponferrada, León, Spain, Mar 25–26. – 2010. — P. 38-40 http://www.amorteira.org/PDF/yew%20workshop_secondcall.pdf
322. SPJUT, R.W. 1998. Morphological evolution in the *Taxus* (a) leaf and its significance to recognizing ecological species within the genus. (b) / R.W. Spjut // Species of *Taxus*. Presented at the AIBS Annual Meeting, American Systematic Plant Taxonomists, Baltimore Convention Center, MD, 5 Aug. 1998. – 1998. – Abstracts published on the Internet, Botanical Society of America (URL: <http://www.botany.org/>).
323. Spjut, R. W. A phytogeographical analysis of *Taxus* (Taxaceae) based on leaf anatomical characters / R. W. Spjut // J. Bot. Res. Inst. Texas, 2007a. – Vol. 1(1). – P. – 291–332.
324. Spjut, R. W. Taxonomy and nomenclature of *Taxus* (Taxaceae) / R. W. Spjut // J. Bot. Res. Inst. Texas, 2007b. – Vol. 1(1). – P. 203–289.
325. Spjut, R.W. 1992. A taxonomic key to the species of *Taxus*. NCI Workshop on *Taxus* / R. W. Spjut // Taxol, and Taxotere, Rockville, MD (Abstract only). – 1992.
326. Thomas, P. A. *Taxus baccata* L. Biological flora of the British Isles 229 / P. A. Thomas, A. Polwart // Journal of Ecology. – 2003. – P. 489–524.

327. Thomas, P.A. *Taxus baccata* L. Biological flora of the British Isles 229 / P. A. Thomas, A. Polwart // *Journal of Ecology*. – 2003. P. – 489–524.
328. Yadav, R. R. Tree-ring analysis of *Taxus baccata* from the western Himalaya, India, and its dendroclimatic potential / R. R. Yadav, J. Singh // *Tree-Ring Research*. – 2002. – Vol. 58 (1/2). – P. 23–29.
329. Zimmerman, M. H, Tomlinson P.B. The vascular system in the axis of *Dracaena fragrans* (Agavaceae). 2. Distribution and development of secondary vascular tissue / M. H. Zimmerman, P.B. Tomlinson // *J. Arnold Arb.*, 1970. – Vol. 51. – P. 478-491

ПРИЛОЖЕНИЯ

Таблица А.1 – Географическое положение районов произрастания *Taxus baccata* L. в Дагестане

Популяция	Ближайший населенный пункт	Высота над ур. моря, м	Координаты исследований	Экспозиция макро/микросклона	Площадь, га.	Число особей
Кайтагская	с. Карацан	800	СШ 42° 03. 33,0' ВД 47°50. 00,1'	Западный	14	600
	с. Джинаби	735	СШ – 42° 03. 33,0' ВД – 47° 50. 00,1'	Северо-восточный	6	200
	с. Маджалис (по Львову П.Л.)	600	Не отмечены	Не отмечен	–	единично
	с. Чумли (по Львову П.Л.)	550	Не отмечены	Не отмечен	–	единично
Буйнакская	с. Манас-аул	977 - 1000	СШ – 42° 44. 49,3' ВД – 47° 00. 09,0'	Северо-восточный	15	1000
Казбековская	с. Алмак	940 - 1050	СШ – 42° 59. 23,0' ВД – 46° 34. 29,5'	Восточный	50	500
	с. Дылым	642	СШ – 43° 03. 36,8' ВД – 46° 41. 10,9'	Северный	0,07	11
	с. Старый Зубутли	1549	СШ 42° 59. 576' ВД 46° 50. 502'	Северо-восточный	0,1	10
Хунзахская	с. Мушули	1532 - 1570	СШ – 42° 35.30,9' ВД – 46° 29. 03,4'	Северный	5	7000
	с. Арадерих	1495	СШ – 42° 41. 32,9' ВД – 46° 35. 29,10'	Западный	25	550
Сулейман-Стальская	с. Зизик	400	Не отмечены	Северный	0,6	100
Дербентская	с. Геджух	150	СШ – 42° 03. 00,9' ВД – 48°07. 05,0'	Северо-восточный	–	1
Табасаранакская	с. Гурхун	600	Не отмечены	Северо-западный	1,2	200
	с. Дюбек и с. Хустиль (по Львову П.Л.)	450	Не отмечены	Северный	0,6	60
Карабудахкентская	с. Губден (по Львову П.Л.)	850	Не отмечены	Северо-восточный	–	30
Сергокалинская	(по Львову П.Л.)	Не отмечено	Не отмечены	Северный	–	единично
Дахадаевская	(по Львову П.Л.)	Не отмечено	Не отмечены	Северо-восточный	–	единично
Новолакская	(по Алексеенко Ф.Н.)	Не отмечено	Не отмечены	Северо-восточный	–	единично

Таблица А. 2 – Статистические параметры биоморфологических признаков особей популяций

Taxus baccata L. в Предгорном Дагестане

Классы	N	Статистические параметры	Диаметр ствола у основания, см	Диаметр ствола на высоте груди, см	Высота кроны, м	Диаметр кроны, м	Годичный прирост, см	Жизненность
Северо-западный								
1	45	\bar{X}	2,8	-	0,84	1,1	7,2	4,1
		S_x	0,56	-	8,16	0,14	0,61	0,12
		CV, %	134,3	-	64,7	88,9	56,6	20,0
		Мин.	0,4	-	0,15	0,15	0,4	3
		Макс.	17	-	2,0	4,0	20	5
2	18	\bar{X}	8,2	4,5	3,1	2,71	5,1	3,6
		S_x	0,98	0,55	0,15	0,28	0,50	0,19
		CV, %	50,8	51,6	20,0	44,0	41,4	13,9
		Мин.	0,8	2	2,1	0,3	3	3
		Макс.	15	9	4,0	4,5	11	4
3	12	\bar{X}	17,4	10,4	5,0	4,7	4,9	4,2
		S_x	2,29	1,24	0,17	0,33	0,60	0,21
		CV, %	45,6	41,9	11,7	24,7	42,0	17,2
		Мин.	10	6,5	4,3	3,0	3	3
		Макс.	35	20	6,0	7,0	10	5
4	3	\bar{X}	13,7	11,3	7,0	5,7	5,5	5
		S_x	2,33	1,76	0,29	1,33	1,32	0
		CV, %	29,6	27,0	7,1	40,8	41,7	0
		Мин.	10	8	6,5	3,0	3,5	5
		Макс.	18	14	7,5	7,0	8	5
5	1		32	18	10,0	8,0	2	5
Центральный								
1	37	\bar{X}	1,3	-	0,7	0,74	6,6	4,6
		S_x	0,18	-	0,10	0,10	0,66	0,10
		CV, %	87,3	-	80,0	82,3	60,8	13,0
		Мин.	0,1	-	0,05	3	1	3
		Макс.	5	-	2,0	2,5	15	5
2	16	\bar{X}	5,2	2,8	2,8	2,0	8,3	4,1
		S_x	0,69	0,40	0,14	0,23	0,97	0,23
		CV, %	52,3	56,1	20,2	46,5	46,9	22,9
		Мин.	1	1,5	2,15	0,6	3	2
		Макс.	10,4	8	4,0	4,5	14	5

Продолжение таблицы А. 2

3	15	\bar{X}	12,4	8,1	5,4	4,1	4,8	3,9
		S_x	1,15	0,65	0,15	0,20	0,41	0,12
		CV, %	35,7	31,1	11,0	19,3	33,1	11,6
		Мин.	6,5	4	4,2	2,5	3	3
		Макс.	22	13	6,0	5,0	10	5
4	10	\bar{X}	15	10,9	7,0	5,2	5,6	4,4
		S_x	1,15	0,53	10,20	0,29	0,42	0,16
		CV, %	24,1	15,3	8,8	17,8	24,2	11,7
		Мин.	11	9	6,3	3,0	3,5	4
		Макс.	21	14	8,0	6,0	8	5
5	2	\bar{X}	30	17,5	10,5	7,5	3,8	4,5
		S_x	0	0,50	0,5	0,50	1,25	0,50
		CV, %	0	4,0	6,7	9,4	47,	15,7
		Мин.	30	17	10,0	7,0	2,5	4
		Макс.	30	18	11,0	8,0	5	5
Юго-восточный								
1	9	\bar{X}	4,2	-	1,41	1,8	4,5	3,6
		S_x	0,81	-	0,18	0,22	0,37	0,38
		CV, %	57,4	-	39,0	38,2	24,8	31,8
		Мин.	2	-	0,7	1,0	3	2
		Макс.	8	-	2,0	2,5	6	5
2	15	\bar{X}	12,1	6,6	3,0	3,3	4,9	3,5
		S_x	2,44	1,30	0,17	0,37	0,36	0,19
		CV, %	78,2	75,7	23,3	44,1	28,4	21,4
		Мин.	3	2,5	2,1	1,3	3	3
		Макс.	40	20	4,0	6,5	8	5
3	5	\bar{X}	14,2	8,6	5,0	4,3	5,6	3,2
		S_x	2,06	1,4	0,28	0,66	0,68	0,2
		CV, %	32,4	36,4	12,9	34,5	27,1	14,0
		Мин.	9	4	4,5	2,5	4	3
		Макс.	20	12	5,8	6,0	8	4
4	1		40	25	7,0	6,0	7	3
5	1		18	14	9,0	5,5	4	4

Примечание: в классы, где вошла одна особь, не указаны статистические параметры; данные по признаку «диаметр ствола на высоте груди» для класса 1 не приведены, так как основная масса учетных особей не достигают высоты 1,3 м.

Таблица А. 3 – Изменчивость признаков кроны и генеративных органов

Taxus baccata L. в популяциях Предгорного Дагестана

Признаки			Популяции			
			буйнакская	казбековская	кайтагская	
Кроны	ДХ	X±Sx	2,39±0,051	2,33±0,069	2,34±0,075	
		CV, %	29,47	32,04	37,43	
	ГП	X±Sx	7,85±0,553	4,55±0,413	6,78±1,128	
		CV, %	25,41	30,11	49,91	
	ВД	X±Sx	7,65±0,660	3,54±0,440	6,36±0,692	
		CV, %	31,14	37,27	32,68	
	ДС	X±Sx	25,38±2,649	22,73±4,557	30,80±2,462	
		CV, %	37,63	66,50	25,28	
	ДК	X±Sx	6,58±0,473	6,50±0,513	7,89±0,820	
		CV, %	25,94	26,20	31,18	
	Шишкочагод	ДА	X±Sx	8,01±0,089	7,31±0,076	7,56±0,084
			CV, %	17,13	13,55	13,68
ША		X±Sx	7,92±0,062	8,04±0,059	8,08±0,066	
		CV, %	12,20	9,53	10,02	
МА		X±Sx	451,38±6,317	372,60±7,444	403,81±7,156	
		CV, %	21,68	25,89	21,70	
Семян	ДС	X±Sx	5,89±0,027	5,31±0,035	5,81±0,032	
		CV, %	7,22	8,46	6,82	
	ШС	X±Sx	4,93±0,028	4,52±0,020	4,79±0,022	
		CV, %	8,72	5,73	5,65	
	МС	X±Sx	81,89±0,746	64,47±0,834	77,18±0,591	
		CV, %	14,10	16,77	9,38	

Примечание: ДХ – длина хвои; ГП – годичный прирост; ВД – высота дерева; ДС – диаметр ствола; ДК – диаметр кроны; ДА – длина ариллуса; ША – ширина ариллуса; МА – масса ариллуса; ДС – длина семян; ШС – ширина семян; МС – масса семян.

Таблица А. 4 – Виды сосудистых растений в лесах Дагестана с участием *Taxus baccata* L.

Название вида	Жизн. форма	Геоэлемент	Статус	ЮВП	ЦП	СЗП	В
1. Equisetaceae – Хвощевые							
1. <i>Equisetum telmatea</i> Ehrh. Хвощ тельматея	Кг-гелоф	Европейско-средиземноморский		+			
2. Adiantaceae - Адриантовые							
2. <i>Adiantum capillus-veneris</i> L. Адиантум венерин волос	Кг-геоф-кщ	Средиземноморский с иррадиациями	КР. РД (1), 3-й R				+
3. Polypodiaceae – Многоножковые							
3. <i>Polypodium vulgare</i> L. Многоножка обыкновенная	Нк-розет	Голарктический					+
4. Dryopteridaceae – Щитовниковые							
4. <i>Gymnocarpium robertianum</i> (Hoffm.) Newm. Гимнокарпиум Роберта	Нк-розет	Голарктический горнолесной					+
5. <i>Dryopteris filix-mas</i> (L.) Schott Щитовник мужской	Нк-розет	Голарктический лесной		+	+	+	
6. <i>Cystopteris fragilis</i> (L.) Bernh. Пузырник ломкий	Нк-розет	Палеарктический					+
5. Aspleniaceae – Костенцовые							
7. <i>Asplenium trichomanes</i> L. Костенец волосовидный	Нк-розет	Голарктический горный				+	+
8. <i>Asplenium ruta-muraria</i> L. Костенец руто постенная	Нк-розет	Голарктический горный					+
9. <i>Phyllitis scolopendrium</i> (L.) Newm. Листовик сколопендровый	Нк-розет	Европейско-атлантический лесной		+		+	
6. Pteridaceae – Орляковые							
10. <i>Pteridium tauricum</i> (Presl) V. Krecz. ex Grossh. Орляк крымский	Нк-розет	Среземноморский древний					+
11. <i>Pteridium aquilinum</i> (L.) Kuhn Орляк обыкновенный	Нк-розет	Голарктический лесной					+

Продолжение таблицы А.4

7. Plantaginaceae - Подорожниковые							
12. <i>Plantago major</i> L. Подорожник большой	Нк-розет	Палеарктический					+
13. <i>Plantago lanceolata</i> L. Подорожник ланцетный	Нк	Палеарктический					+
8. Taxaceae – Тисовые							
14. <i>Taxus baccata</i> L. Тис ягодный	Ph-B3-2	Европейский лесной	КР. РД, КР. РФ, 3-й R	+	+	+	+
9. Pinaceae – Сосновые							
15. <i>Pinus kochiana</i> Klotzsch. Сосна Коха	Ph-B3-1	Малоазийский					+
10. Cupressaceae – Кипарисовые							
16. <i>Juniperus oblonga</i> Bieb. Можжевельник продолговатый	Ph-B3-3	Кавказский					+
11. Araceae – Ароидные							
17. <i>Arum consobrinum</i> Schott Аройник белокрылый	Кг-геоф-клб	Колхидско-гирканский	Э – Кавк.	+		+	
18. <i>Arum orientale</i> Bieb. Аройник восточный	Кг-геоф-клб	Восточно-средиземноморский			+		
12. Orchidaceae – Орхидные							
19. <i>Cephalanthera longifolia</i> (L.) Fritsch Пыльцеголовник длиннолистный	Кг-геоф-кщ	Средиземноморско-атлантически-европейский	КР. РД (3), КР. РФ,			+	
20. <i>Cephalanthera rubra</i> (L.) Rich. Пыльцеголовник красный	Кг-геоф-кщ	Средиземноморско-атлантически-европейский	КР. РД (1), КР. РФ, 3-й R	+			
21. <i>Goodyera repens</i> (L.) R. Br. Гудаера ползучая	Кг-геоф-кщ	Голарктический					+
22. <i>Dactylorhiza flavescens</i> (C. Koch) Holub Пальчатокоренник желтый	Кг-геоф-клб	Малазийско-кавказский				+	
23. <i>Limodorum abortivum</i> (L.) Sw. Лимодорум недоразвитый	Кг-геоф-кщ	Средиземноморско-атлантический	КР. РД (2), КР. РФ			+	

Продолжение таблицы А.4

24. <i>Listera ovata</i> (L.) R. Br. Тайник овальный	Кг-геоф-кщ	Западнопалеарктический		+			
25. <i>Orchis coriophora</i> L. Ятрышник клопоносный	Кг-геоф-кл	Средиземноморско-европейский	КР. РФ				+
26. <i>Platanthera bifolia</i> (L.) Rich. Любка двулистная	Кг-геоф-клб	Палеарктический					+
27. <i>Platanthera chlorantha</i> (Custer) Reichenb. Любка зеленолепестная	Кг-геоф-клб	Средиземноморско-атлантически-европейский					+
13. <i>Gyacinthaceae</i> – Гуацинтовые							
28. <i>Scilla siberica</i> Haw. Пролеска сибирская	Кг-геоф-лук	Понтически-кавказский			+	+	
14. <i>Convallariaceae</i> – Ландышевые							
29. <i>Polygonatum glaberrimum</i> C. Koch Купена гладкая	Кг-геоф-кщ	Кавказский	Э-Кавк.	+	+	+	
30. <i>Polygonatum orientale</i> Desf. (<i>Polygonatum polyanthemum</i> (Vieb.) A. Dietr.) Купена восточная (кавказская)	Кг-геоф-кщ	Малоазийско-кавказский		+	+	+	+
31. <i>Polygonatum verticillatum</i> (L.) All. Купена мутовчатая	Кг-геоф-кщ	Среднеевропейский					+
15. <i>Trilliaceae</i> – Триллиевые							
32. <i>Paris quadrifolia</i> L. Вороний глаз обыкновенный	Кг-геоф-кщ	Западнопалеарктический лесной					+
16. <i>Woodsiaceae</i> – Вудсиевые							
33. <i>Woodsia fragilis</i> (Trev.) T. Moore Вудсия ломкая	Нк-розет	Евкавказский	КР. РД (3), Э-Кавк., R-гл.				+
17. <i>Poaceae</i> – Злаковые							
34. <i>Brachypodium pinnatum</i> (L.) Beauv. Коротконожка перистая	Нк-розет	Палеарктический					+
35. <i>Bromus commutatus</i> Schrad. Костер переменчивый	Th	Европейский		+		+	+

Продолжение таблицы А.4

36. <i>Dactylis glomerata</i> L. Ежа сборная	Нк-розет	Палеарктический лесной			+	
37. <i>Poa nemoralis</i> L. Мятлик боровой	Нк-розет	Голарктический лесной		+		+
38. <i>Poa bulbosa</i> L. Мятлик луковичный	Кг-геоф-кщ	Средиземноморско-сарматский		+		
39. <i>Festuca drymeja</i> Mert. et Koch (sylvatica) (Pollich) Vill.) Овсяница горная (высокая)	Нк-розет	Колхидско-гирканский		+		+
40. <i>Festuca pratensis</i> Huds. Овсяница луговая	Нк-розет	Европейский		+		+
41. <i>Festuca valesiaca</i> Gaudin. Овсяница валлисская	Нк-розет	Палеарктический				+
42. <i>Koeleria cristata</i> M. Vieb. Тонконог гребенчатый	Нк-розет	Голарктический				+
43. <i>Melica picta</i> C. Koch Перловник раскрашенный (пестрый)	Нк-розет	Паннойский			+	
44. <i>Hierochloe arctica</i> C. Presl Зубровка арктическая	Нк-розет	Голарктический		+		+
18. Cyperaceae – Осоковые						
45. <i>Carex caryophyllea</i> Latourr. Осока гвоздичная	Кг-геоф	Евро-сибирский				+
46. <i>Carex tomentosa</i> L. Осока шерстистая	Нк-розет	Западнопалеарктический		+		
47. <i>Carex alba</i> Scop. Осока белая	Кг-геоф-кщ	Палеарктический		+		
48. <i>Carex humilis</i> Leys. Осока низкая	Нк-розет	Западно-палеарктический				+
49. <i>Carex pediformis</i> C. A. Mey. Осока стоповидная	Нк-розет	Восточно-европейский			+	
50. <i>Carex sylvatica</i> Huds. Осока лесная	Кг-геоф-кщ	Европейский с реликтовым островом на Алтае		+		+

Продолжение таблицы А.4

19. <i>Papaveraceae</i> – Маковые							
51. <i>Chelidonium majus</i> L. Чистотел большой	Нк-ч-розет	Палеарктический		+			
20. <i>Berberidaceae</i> – Барбарисовые							
52. <i>Berberis vulgaris</i> L. Барбарис обыкновенный	Ph-Л-3	Европейский					+
21. <i>Urticaceae</i> – Крапивные							
53. <i>Urtica dioica</i> L. Крапива двудомная	Нк-протог	Западно-палеарктический		+			
22. <i>Araliaceae</i> – Аралиевые							
54. <i>Hedera pastuchowii</i> Woronow ex Grossh. Плющ Пастухова	Ph-ВЗ-2	Гирканский	КР. РД КР. РФ Э, 3-й R	+			
23. <i>Dioscoreaceae</i> – Диоскорейные							
55. <i>Tamus communis</i> L. Тамус обыкновенный	Кг-геоф-кщ	Древне-средиземноморский		+		+	
24. <i>Rosaceae</i> – Розоцветные							
56. <i>Alchemilla sericea</i> Willd. Манжетка шелковая	Нк-розет	Малоазийско-кавказский					+
57. <i>Cotoneaster integerrima</i> Medikus. Кизильник цельнокрайнолистный	Ph	Европейский					+
58. <i>Cerasus avium</i> (L.) Moench Вишня птичья	Ph-Л-2	Европейский				+	
59. <i>Crataegus monogyna</i> Jacq. Боярышник одностолбиковый	Ph-Л-3	Среднеевропейский		+		+	
60. <i>Crataegus pentagyna</i> Waldst. et Kit. Боярышник пятипестичный	Ph-Л-2	Переднемалоазийский- средиземноморско-европейский		+			
61. <i>Fragaria vesca</i> L. Земляника лесная	Нк-розет	Голарктический			+	+	+

Продолжение таблицы А.4

62. <i>Mespilus germanica</i> L. Мушмула германская	Ph-Л-3	Переднеазиатский восточномедиземноморский древний				+	
63. <i>Prunus divaricata</i> Ledeb. Слива растопыренная	Ph	Восточно-средиземноморский		+		+	
64. <i>Pyrus caucasica</i> Fed. Груша кавказская	Ph-Л-2	Кавказский	Э-Кавк.	+			
65. <i>Sorbus aucuparia</i> L. Рябина обыкновенная	Ph-Л-2	Палеарктический				+	
66. <i>Sorbus torminalis</i> (L.) Crantz Рябина глоговина	Ph-Л-2	Европейский		+		+	
67. <i>Rosa pimpinellifolia</i> L. Шиповник бедренцелистный	Ph	Кавказский					+
68. <i>Rosa canina</i> L. Шиповник собачий	Ph-Л-3	Западнопалеарктический				+	+
69. <i>Rosa oxyodon</i> Boiss. Роза острозубая	Ph-Л-3	Кавказский	Э-Кавк.				+
70. <i>Rubus caucasicus</i> Focke Ежевика кавказская	Ph-Л-4	Колхидско-кавказский	Э-Кавк.	+	+	+	
71. <i>Rubus saxatilis</i> L. Костяника каменистая	Ch-геоф-кщ	Голарктический					+
25. Fabaceae – Бобовые							
72. <i>Lathyrus miniatus</i> Bieb. ex Stev. Чина киновариевая	Кг-геоф-кщ	Кавказский		+			
73. <i>Lathyrus hirsutus</i> L. Чина шершавая	Th	Средиземноморско-европейский				+	
74. <i>Trifolium repens</i> L. Клевер луговой	Кг-геоф-кор	Палеарктический			+		
75. <i>Astragalus cicer</i> L. Астрагал нутовый	Кг-геоф-кщ	Кавказский			+		

Продолжение таблицы А.4

76. <i>Trifolium ambiguum</i> M. Bieb. Клевер сходный	Кг-геоф-кщ	Кавказский					+
77. <i>Trifolium arvense</i> L. Клевер пашенный	Th	Западно-Палеарктический					+
78. <i>Vicia Balansae</i> Boiss. Горошек Баланзы	Кг-геоф-кор	Колхидско-кавказский горный					+
79. <i>Vicia cracca</i> L. Горошек мышинный	Кг-геоф-кщ	Палеарктический		+		+	
80. <i>Vicia truncatula</i> Fisch. ex M. Bieb. Горошек укороченный	Кг-геоф-кщ	Кавказский				+	+
26. Fumariaceae – Дымянковые							
81. <i>Corydalis marschalliana</i> (Pall.) Pers. Хохлатка Маршала	Кг-геоф-клб	Переднеазиатский		+	+	+	
82. <i>Corydalis angustifolia</i> (Bieb.) DC. Хохлатка узколистная	Кг-геоф-клб	Иберийский		+			
27. Violaceae – Фиалковые							
83. <i>Viola canina</i> L. Фиалка собачья	Нк-розет	Западнопалеарктический			+		
84. <i>Viola odorata</i> L. Фиалка душистая	Нк-розет	Европейский		+	+	+	+
85. <i>Viola mirabilis</i> L. Фиалка удивительная	Нк-розет	Палеарктический					+
86. <i>Viola reichenbachiana</i> Jord. ex Bor. (<i>V. silvestris</i>) Фиалка Рейхенбаха (Ф. лесная)	Нк-розет	Среднеатлантический европейский		+	+	+	
87. <i>Viola suavis</i> Bieb. Фиалка приятная	Нк-розет	Паннойский				+	
88. <i>Viola Sieheana</i> W. Becker Фиалка Зиге	Кг-геоф-кщ	Эвксинский.			+		
28. Primulaceae – Первоцветные							

Продолжение таблицы А.4

89. <i>Primula algida</i> Adams. Первоцвет холодный	Нк-розет	Кавказско-малоазийский					+
90. <i>Primula sibthorpii</i> Hoffm. Первоцвет Сибторпа	Нк-розет	Восточномедиземноморский древний	КР. РД (3)	+		+	
91. <i>Primula macrocalyx</i> Bunge Первоцвет крупночашечковый	Нк-розет	Центральноазиатский			+	+	+
29. Convolvulaceae – Вьюнковые							
92. <i>Calystegia sepium</i> (L.) R. Br. Повой заборный	Кг-геоф-кщ	Голарктический		+		+	
30. Oxalidaceae – Кисличные							
93. <i>Oxalis acetosella</i> L. Кислица обыкновенная	Нк-розет	Голарктический		+			+
31. Lamiaceae – Губоцветные							
94. <i>Ajuga reptans</i> L. Живучка ползучая	Нк-ч-розет	Западнопалеарктический			+		+
95. <i>Ajuga genevensis</i> L. Живучка женеvская	Нк-ч-розет	Палеарктический			+		
96. <i>Lamium album</i> L. Яснотка белая	Кг-геоф-кщ	Палеарктический			+		
97. <i>Origanum vulgare</i> L. Душица обыкновенная	Нк-протог	Западнопалеарктический			+		
98. <i>Salvia glutinosa</i> L. Шалфей клейкий	Нк-ч-розет	Европейский		+			
99. <i>Salvia tesquicola</i> Klokov & Pobed. Шалфей сухостепной	Кг-геоф-кщ	Понтийско-сарматско-туранский					+
100. <i>Teucrium orientale</i> L. Дубровник восточный	Кг-геоф-кщ	Малоазийский					+
32. Ranunculaceae – Лютиковые							
101. <i>Anemone ranunculoides</i> L. Ветреница лютичная	Кг-геоф-кщ	Европейский лесной			+	+	

Продолжение таблицы А.4

102. <i>Delphinium crispulum</i> Rupr. Живокость курчавенькая	Кг-геоф-кщ	Дагестанский	Э-Вост часть Кавк.				+
103. <i>Thalictrum minus</i> L. Василистник малый	Нк-протог	Голарктический					+
104. <i>Thalictrum foetidum</i> L. Василистник вонючий	Нк-протог	Голарктический					+
105. <i>Thalictrum simplex</i> L. Василистник простой	Кг-геоф-кщ	Палеарктический					+
106. <i>Ranunculus caucasicus</i> Vieb. Лютик кавказский	Нк-ч-розет	Кавказский					+
107. <i>Ranunculus oreophylus</i> M. Vieb. Лютик горный	Кг-геоф-кщ	Малоазийско-кавказский горный					+
33. Aceraceae – Кленовые							
108. <i>Acer campestre</i> L. Клен полевой	Ph-Л-2	Среднеевропейский	3-й R	+	+	+	
109. <i>Acer laetum</i> C. A. Mey. Клен светлый	Ph-Л-2	Колхидско-гирканский	КР. РД (3), Э, 3-й R	+		+	
110. <i>Acer platanoides</i> L. Клен платанолистный	Ph-Л-2	Европейский	3-й R	+	+	+	
34. Asteraceae – Сложноцветные							
111. <i>Erigeron canadensis</i> L. Мелколепестник канадский	Th	Голарктический			+		
112. <i>Erigeron orientalis</i> Boiss. Мелколепестник восточный	Кг-геоф-кщ	Кавказский			+		
113. <i>Calycocorsus tuberosus</i> (Fisch. et Mey.) Rausch. Каликокорсус клубненосный	Кг-геоф-кщ	Иранотуранский	Э-Вост. часть Кавк.	+			
114. <i>Centaurea phrygia</i> L. Василек иволистный	Нк-ч-розет	Малоазийско-кавказский					+

Продолжение таблицы А.4

115. <i>Centaurea phrygia</i> L. Василек иволистный	Нк-ч-розет	Малоазийско-кавказский				+
116. <i>Lapsana communis</i> L. Бородавник обыкновенный	Кг-геоф-кщ	Западнопалеарктический			+	
117. <i>Lactuca serriola</i> L. Латук компасный	Нк-розет	Палеарктический		+		
118. <i>Leontodon hispidus</i> L. Кульбаба щетинистая	Нк-розет	Евро-кавказский				+
119. <i>Leucanthemum vulgare</i> Lam. Нивяник обыкновенный	Нк-ч-розет	Голарктический				+
120. <i>Petasites albus</i> (L.) Gaertn. Белокопытник белый	Нк-розет	Европейский		+		
121. <i>Psephellus daghestanicus</i> Sosn. Псефеллюс дагестанский	Кг-геоф-кщ	Кавказский	Э-Вост часть Кавк			+
122. <i>Psephellus dealbatus</i> (Willd.) C. Koch Псефеллюс беловатый (подбеленный)	Нк-ч-розет	Кавказский	Э-Кавк.	+		+
123. <i>Senecio vernalis</i> Waldst. Et Kit. Крестовник весенний	Th	Палеаркт. (западнопалеаркт)				+
124. <i>Sonchus arvensis</i> L. Осот полевой	Кг-геоф-кор	Палеарктический				+
125. <i>Solidago virgaurea</i> L. Золотарник обыкновенный	Нк-ч-розет	Западнопалеарктический			+	
126. <i>Tanacetum coccineum</i> (Willd.) Grierson Пижма розовая	Нк-ч-розет	Малоазийско-кавказский	Э-Кавк.			+
127. <i>Taraxacum officinale</i> Wigg. Одуванчик лекарственный	Нк-розет	Палеарктический				+
128. <i>Tussilago farfara</i> L. Мать-и-мачеха лекарственная	Кг-геоф-кщ	Палеарктический		+		
35. <i>Ariaceae</i> – Зонтичные						

Продолжение таблицы А.4

129. <i>Astrantia major subsp. biebersteinii</i> (Trautv.) I. Grint. Астранция биберштейна	Нк-розет	Кавказский					+
130. <i>Astrantia maxima</i> Pall. Астранция наибольшая	Нк-розет	Малоазийско-кавказский	Э-Кавк.				+
131. <i>Vupleurum polyphyllum</i> Ledeb. Володушка многолистная	Кг-геоф-кщ	Кавказский					+
132. <i>Chaerophyllum roseum</i> M. Bieb. Бутень розовый	Кг-геоф-кор	Колхидско-кавказский	Э-Кавк.				+
133. <i>Laser trilobum</i> (L.) Borkh. Лазурник трехлопастной	Кг-геоф-кор	Среднеевропейский		+		+	
134. <i>Physospermum cornubiense</i> (L.) DC. Вздутосемянник корнубийский	Нк-ч-розет	Средиземноморский				+	
135. <i>Sanicula europaea</i> L. Подлесник европейский	Нк-розет	Европейский		+	+	+	
36. Brassicaceae – Крестоцветные							
136. <i>Cardamine impatiens</i> L. Сердечник недотрога	Нк-ч-розет	Палеарктический				+	
137. <i>Dentaria quinquefolia</i> Bieb. Зубянка пятилистная	Кг-геоф-кщ	Восточноевропейско-малоазийский		+	+	+	
138. <i>Dentaria bulbifera</i> L. Зубянка клубненоносная	Кг-геоф-кщ	Европейский		+	+	+	
139. <i>Pachyphragma macrophyllum</i> (Hoffm.) N. Busch. Толстостенка крупнолистная	Нк-розет	Колхидский	Э-Кавк., 3-й R		+	+	
37. Asclepiadaceae – Ластовневые							
140. <i>Vincetoxicum schmalhauseni</i> (Kisn.) Stank. Ластовень Шмальгаузена	Кг-геоф-кор	Понтический		+		+	
38. Rubiaceae – Мареновые							

Продолжение таблицы А.4

141. <i>Galium aparine</i> L. Подмаренник цепкий	Th	Голарктический					+
142. <i>Galium odoratum</i> (L.) Scop. (<i>Asperula odorata</i> L.) Подмаренник (Ясменник) душистый	Кр-геоф-кщ	Палеарктический		+	+	+	+
143. <i>Galium rubioides</i> L. Подмаренник мареновидный	Кр-геоф-кщ	Евро-кавказский					+
144. <i>Galium valantioides</i> Bieb. Подмаренник валантиевидный	Кр-геоф-кщ	Кавказский	Э-Кавк.		+		+
145. <i>Galium verum</i> L. Подмаренник настоящий	Кр-геоф-кщ	Евро-сибирский					+
39. Oleaceae – Маслиновые							
146. <i>Ligustrum vulgare</i> L. Бирючина обыкновенная	Ph-Л-3	Европейский		+			
147. <i>Fraxinus excelsior</i> L. Ясень высокий (обыкновенный)	Ph-Л-2	Европейский		+	+		
40. Geraniaceae – Гераниевые							
148. <i>Geranium robertianum</i> L. Герань Роберта	Th	Западнопалеарктический			+	+	+
149. <i>Geranium sylvaticum</i> L. Герань лесная	Нк-ч-розет	Палеарктический					+
41. Caryophyllaceae – Гвоздичные							
150. <i>Silene italica</i> (L.) Pers. Смолевка итальянская	Th	Средиземноморский			+	+	
151. <i>Silene wolgensis</i> (Hornem.) Besser ex Spreng. Смолевка волжская	Кр-геоф-кор	-					+
152. <i>Stellaria media</i> (L.) Vill. Звездчатка средняя	Th	Палеарктический			+		
42. Cornaceae – Кизилы							

Продолжение таблицы А.4

153. <i>Cornus mas</i> L. Кизил мужской	Ph-Л-3	Средиземноморский		+			
154. <i>Swida australis</i> (C. A. Mey.) Pojark. ex Grossh. Свидина южная	Ph-Л-3	Переднеазиатско- центральноазиатский		+	+	+	
43. Onagraceae – Кипрейные							
155. <i>Epilobium montanum</i> L. Кипрей горный	Нк-протог	Палеарктический			+		
44. Rhamnaceae – Крушиновые							
156. <i>Rhamnus cathartica</i> L. Жестер слабительная	Ph-Л-3	Палеарктический		+			
157. <i>Frangula alnus</i> Mill. Крушина ольховидная	Ph-Л-3	Палеарктический		+			
45. Fagaceae – Буковые							
158. <i>Fagus orientalis</i> Lipsky Бук восточный	Ph-Л-1	Восточно-средиземноморский древний	3-й R	+	+	+	+
159. <i>Quercus petraea</i> L. ex Liebl. Дуб скальный	Ph-Л-2	Атлантически-европейский		+	+	+	
46. Tiliaceae – Липовые							
160. <i>Tilia begoniifolia</i> Stev. Липа бегониелистная (кавказская)	Ph-Л-2	Кавказский		+		+	
161. <i>Tilia cordata</i> Mill. Липа сердцевидная	Ph-Л-2	Западнопалеарктический			+		
47. Ulmaceae – Ильмовые							
162. <i>Ulmus glabra</i> Huds. Вяз шершавый	Ph-Л-2	Европейско-средиземноморский		+	+	+	+
48. Corylaceae – Лещиновые							
163. <i>Corylus avellana</i> L. Лещина обыкновенная	Ph-Л-3	Европейский		+		+	
164. <i>Carpinus caucasica</i> Grossh. Граб кавказский	Ph-Л-2	Восточно-средиземноморский		+	+	+	

Продолжение таблицы А.4

49. Betulaceae – Березовые							
165. <i>Betula litwinowii</i> Doluch. Береза Литвинова	Ph-Л-2	Кавказско-малоазийский					+
50. Salicaceae – Ивовые							
166. <i>Populus tremula</i> L. Тополь дрожащий, осина	Ph-Л-2	Палеарктический		+			
167. <i>Salix caprea</i> L. Ива козья	Ph-Л-2	Западнопалеарктический			+		+
51. Scrophulariaceae – Норичниковые							
168. <i>Scrophularia nodosa</i> L. Норичник узловатый	Кг-геоф-кщ	Палеарктический лесной			+		
169. <i>Veronica peduncularis</i> Vieb. Вероника цветоножковая	Нк-ч-розет	Гирканский				+	
170. <i>Veronica crista-galli</i> Stev. Вероника петушиный гребень	Th	Палеарктический	Э-Кавк.		+		
171. <i>Veronica chamaedrys</i> L. Вероника дубравная	Нк-ч-розет						+
172. <i>Veronica gentianoides</i> Vahl. Вероника горечавковая	Кг-геоф-кщ	Малоазийско-кавказский					+
52. Ericaceae – Вересковые							
173. <i>Moneses uniflora</i> (L.) A. Gray Одноцветка крупноцветковая	Нк-розет	Голарктический					+
174. <i>Orthilia secunda</i> (L.) House Ортилия однобокая	Нк-ч-розет	Голарктический					+
175. <i>Rhododendron luteum</i> Sweet Рододендрон желтый	Ph-Л-4	Восточно-средиземноморско-древний				+	
53. Pyrolaceae - Грушанковые							
176. <i>Pyrola rotundifolia</i> L. Грушанка круглолистная	Нк-ч-розет	Голарктический				+	+
177. <i>Pyrola media</i> Sw. Грушанка средняя	Нк-ч-розет	Европейский				+	+

Продолжение таблицы А.4

54. Gentianaceae – Горечавковые							
178. <i>Gentiana cruciata</i> L. Горечавка крестообразная	Нк-ч-розет	Западнопалеарктический					+
55. Valerianaceae – Валериановые							
179. <i>Valeriana tiliifolia</i> Troitzky Валериана липолистная	Кг-геоф-кщ	Кавказский	Э-кавк.				+
180. <i>Valeriana alliarifolia</i> Adams Валериана чесночницелистная	Кг-геоф-кщ	Восточносредиземноморский					+
56. Euphorbiaceae – Молочайные							
181. <i>Euphorbia helioscopia</i> L. Молочай солнцегляд	Th	Палеарктический		+			
57. Campanulaceae – Колокольчиковые							
182. <i>Campanula hohenackeri</i> Fisch. et C. A. Mey. Колокольчик Гогенакера	Нк-ч-розет	Кавказский	Э-Кавк.	+			
58. Crassulaceae – Толстянковые							
183. <i>Sedum caucasicum</i> (Grossh.) Boriss. Очиток кавказский	Сh-пассивн	Кавказско-малоазийский					+
184. <i>Sedum oppositifolium</i> Sims Очиток супротивнолистный	Сh-пассивн	Гирканско-кавказский	Э-Кавк.				+
59. Celastraceae - Бересклетовые							
185. <i>Euonymus latifolius</i> (L.) Mill. Бересклет широколистный	Ph-Л-3	Европейский-малоазийский		+	+	+	
186. <i>Euonymus europaeus</i> L. Бересклет европейский	Ph-Л-3	Европейский			+		
187. <i>Euonymus verrucosus</i> Scop. Бересклет бородавчатый	Ph-Л-4	Европейско-малоазийский		+	+	+	+
60. Viburnaceae – Калиновые							
188. <i>Viburnum lantana</i> L. Калина гордовина	Ph-Л-3	Европейско-средиземноморско-переднеазиатский					+
189. <i>Viburnum opulus</i> L. Калина обыкновенная	Ph-Л-3	Западнопалеарктический		+			

Продолжение таблицы А.4

61. Sambucaceae – Бузиновые							
190. <i>Sambucus ebulus</i> L. Бузина травянистая	Кг-геоф-кщ	Палеарктический		+			
191. <i>Sambucus nigra</i> L. Бузина черная	Ph-Л-3	Европейско-средиземноморский		+	+		
62. Caprifoliaceae – Жимолостные							
192. <i>Lonicera caprifolium</i> L. Жимолость каприфоль	Ph-Л-3	Европейско-кавказский		+		+	
193. <i>Lonicera xylosteum</i> L. Жимолость обыкновенная	Ph-Л-3	Бореальный					+
63. Polygalaceae – Истодовые							
194. <i>Polygala anatolica</i> Boiss. et Heldr. Истод анатолийский	Нк-ч-розет	Малоазийский					+
195. <i>Polygala caucasica</i> Rupr. Истод кавказский	Нк-ч-розет	Западнопалеарктический	Э-Кавк.				+
64. Orobanchaceae – Заразиховые							
196. <i>Orobanche flava</i> C. Mart. ex F. Schultz Заразиха желтая	Кг-геоф-кщ	Европейско-средиземноморский		+			
197. <i>Orobanche gamosepala</i> Reut. Заразиха сростночашелистная	Кг-геоф-кщ	Переднеазиатский	Э-Кавк.				+
65. Solanaceae – Пасленовые							
198. <i>Atropa caucasica</i> Kreyer Белладонна кавказская	Нк-ч-розет	Колхидско-гирканский			+		
199. <i>Physalis alkekengi</i> L. Физалис обыкновенный	Нк-ч-розет	Южноевропейский			+		
66. Liliaceae - Лилейные							
200. <i>Lilium monodelphum</i> Vieb. Лилия однобратственная	Кг-геоф-лук	Кавказский	КР. РД (3),				+
67. Thymelaeaceae - Волчниковые							

Продолжение таблицы А.4

201. <i>Daphne glomerata</i> Lam. Волчегородник скупенный	Ph-Л-4	Малоазийско-кавказский	Э-Кавк.				+
68. Alliaceae - Луковые							
202. <i>Allium paradoxum</i> (M. Vieb.) G. Don Лук странный	Кг-геоф-лук	Гирканский				+	
203. <i>Allium ursinum</i> L. Лук медвежий	Кг-геоф-лук	Европейский лесной				+	
Всего				63	58	74	94
Всего для Предгорного и Внутреннегорного Дагестана				129			94
Всего изученных видов				203			

Примечание: ЮВП – Юго-восточный Предгорный; ЦП – Центральный Предгорный; СЗП – Северо-западный Предгорный; В – Внутригорный; Ph – фанерофит; Ch – хамефит; Нк – гемикриптофит; Кг – криптофит; Th – терофит; R – реликт; Э – эндемик; КР – охраняемый вид.

ПРИЛОЖЕНИЕ Б

Описание дагестанских ценопопуляций *Taxus baccata***Буйнакская ценопопуляция****Географическое положение:**

Предгорный Дагестан. Гимринский хр. Буйнакский район (окр. с. Манас-аул) исток реки Щура-Озень.

Высота над уровнем моря: 977 м.

Экспозиция склона: СВ

Крутизна склона: 30 град.

Характеристика насаждения:

Площадь ценопопуляции: 15 га.

Происхождение естественное.

Форма насаждения: сложная.

Состав древостоя:

1 ярус *Fagus orientalis* средний диаметр 25 см; средняя высота 25.0 м.

2 ярус *Carpinus caucasica* средний диаметр 25 см; средняя высота 27.0 м.

3 ярус *Taxus baccata* средний диаметр 25.0; средняя высота 7.6 м.

Санитарное состояние древостоя: среднее.

Тип леса: Fagetum carpinoso-varioherbosum

Подлесок: редко;

видовой состав: *Rubus caucasicus*, *Swida australis*, *Sambucus nigra*, *Euonymus europaeus*, *Euonymus latifolius*, *Euonymus verrucosus*.

Напочвенный покров: общее покрытие 45 %;

видовой состав: *Rubus caucasicus*, *Erigeron orientalis*, *Dentaria bulbifera*, *Stellaria media*, *Polygonatum glaberrimum*, *Geranium robertianum*, *Ajuga genevensis*, *Galium odoratum*, *Viola reichenbachiana*, *Scrophularia nodosa*, *Dryopteris filix-mas* и др.

Характеристика *Taxus baccata*:

Численность *Taxus baccata*: 1000 взрослых особей.

Средний диаметр: 25.4 см.

Средняя высота: 7.6 м.

Санитарное состояние: среднее.

Возобновление: единичное.

Казбековская популяция**Географическое положение:**

Предгорный Дагестан Казбековский район (окр. с. Алмак)

Высота над ур. моря 1044 м.

Экспозиция склона: В

Крутизна склона: 45 град.

Характеристика насаждения:

Площадь ценопопуляции: 50 га.

Происхождение естественное

Форма насаждения: сложная

Состав древостоя

1ярус *Fagus orientalis* средний диаметр 28.5; средняя высота 26.5 м.

2ярус *Carpinus caucasica* средний диаметр 31.5; средняя высота 26.8

3ярус *Taxus baccata* средний диаметр 22.7; средняя высота 3.5 м.

Санитарное состояние древостоя: среднее

Тип леса: Fagetum carpinoso-varioherbosum

Подлесок: редко;

видовой состав *Swida australis*, *Corylus avellana*.

Напочвенный покров: общее покрытие 45 %;

видовой состав: *Allium paradoxum*, *Vincetoxicum schmalhauseni*, *Dentaria bulbifera*, *Silene italica*, *Polygonatum glaberrimum*, *Carex sylvatica*, *Vicia truncatula*, *Geranium robertianum*, *Dactylorhiza flavescens*, *Festuca drymeja*, *Fragaria vesca*, *Viola reichenbachiana* и др.

Характеристика *Taxus baccata*:

Численность *Taxus baccata*: 500 шт.

Средний диаметр: 22.7 см.

Средняя высота: 3.5 м.

Санитарное состояние: среднее

Возобновление: единичное

Кайтагская популяция**Географическое положение:**

Предгорный Дагестан Кайтагский район (окр. с. Карацан)

Высота над ур. моря 800 м.

Экспозиция склона: 3

Крутизна склона: 40 град.

Характеристика насаждения:

Площадь ценопопуляции: 14 га.

Форма насаждения сложная (многоярусное насаждение).

Состав древостоя:

1 ярус *Fagus orientalis* средний диаметр 56.0; средняя высота 26.0 м.

2 ярус *Carpinus caucasica* средний диаметр 41.0; средняя высота 21.9 м

3 ярус *Taxus baccata* средний диаметр 30.8; средняя высота 6.4 м.

Санитарное состояние древостоя: среднее

Тип леса: Fagetum carpinoso-varioherbosum

Подлесок: редко

видовой состав: *Euonymus latifolius*, *Euonymus verrucosus*, *Swida australis*, *Cornus mas*, *Corylus avellana*, *Frangula alnus*, *Rubus caucasicus*, *Sorbus torminalis*

Напочвенный покров: общее покрытие 70 %;

видовой состав *Laser trilobum*, *Arum consobrinum*, *Phyllitis scolopendrium*, *Petasites albus*, *Dentaria bulbifera*, *Polygonatum glaberrimum*, *Carex alba*, *Tamus communis*, *Corydalis marschalliana*, *Cephalanthera rubra*, *Galium odoratum*, *Viola reichenbachiana* и др.

Характеристика *Taxus baccata*:

Численность *Taxus baccata*: 600 шт.

Средний диаметр: 30.8 см.

Средняя высота: 6.4 м.

Санитарное состояние: среднее

Возобновление: единичное

Хунзахская популяция**Географическое положение:**

Внутреннегорный Дагестан Хунзахский район (окр. с. Мушули, хр. Аржута)

Высота над ур. моря: 1532 м.

Экспозиция склона: С

Крутизна склона: 10 град.

Характеристика насаждения:

Площадь ценопопуляций: 5 га.

Форма насаждения: сложная

Состав древостоя:

1 ярус *Pinus kochiana* средний диаметр 40.0 см; средняя высота 20.0 см.

2 ярус *Taxus baccata* средний диаметр 12.0 см; средняя высота 6.0 м.

Санитарное состояние древостоя: среднее

Тип леса: Pinetum kochianae oxalidoso-hylocomiosum

Подлесок: редко

видовой состав: *Euonymus verrucosus*, *Cotoneaster integerrimus*, *Rosa canina*, *Rosa oxyodon*, *Rosa pimpinellifolia*

Напочвенный покров: общее покрытие 70 %;

видовой состав: *Adiantum capillus-veneris*, *Astrantia major*, *Asplenium ruta-muraria*, *Leucanthemum vulgare*, *Polygonatum orientale*, *Sedum caucasicum*, *Carex caryophyllea*, *Orthilia secunda*, *Vicia balansae*, *Geranium robertianum*, *Ajuga reptans*, *Platanthera bifolia*, *Oxalis acetosella*, *Festuca pratensis*, *Polygala anatolica*, *Pteridium aquilinum*, *Thalictrum foetidum*, *Galium odoratum*, *Viola odorata* и др.

Характеристика *Taxus baccata*:

Численность *Taxus baccata*: 7000 шт.

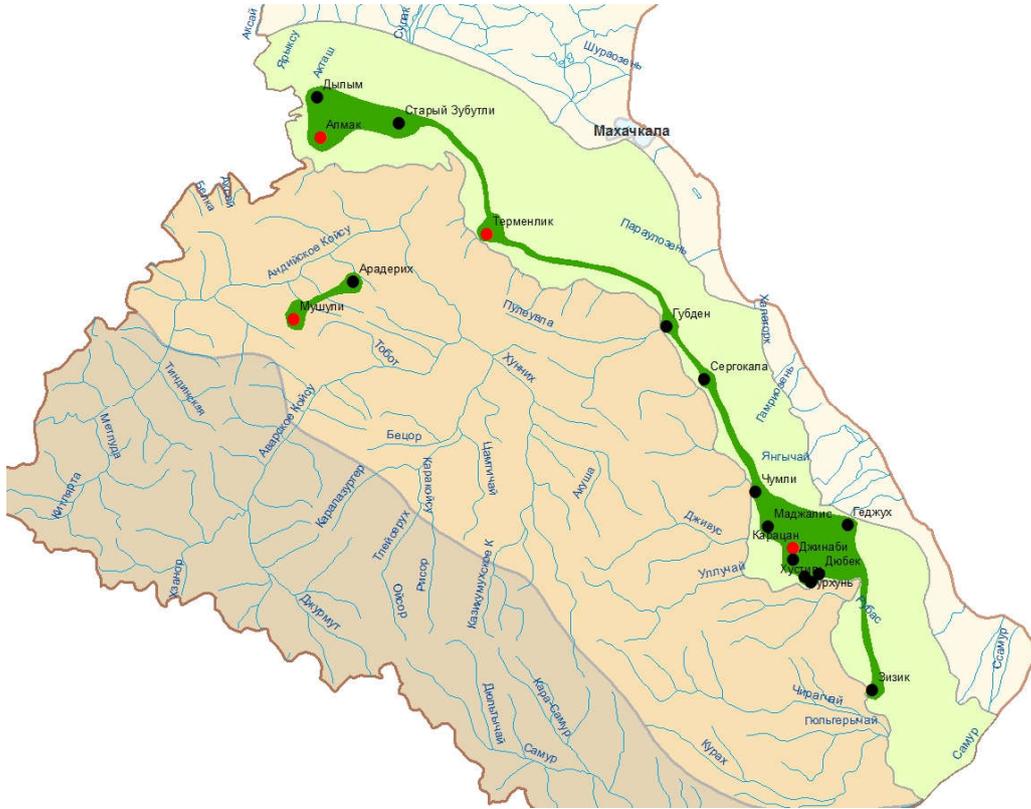
Средний диаметр: *Taxus baccata* 12.0 см.

Средняя высота: *Taxus baccata* 6.0 м.

Санитарное состояние: хорошее

Возобновление: обильное.

ПРИЛОЖЕНИЕ В



Ареал *Taxus baccata* L. в Дагестане

ПРИЛОЖЕНИЕ Г

Фотоматериалы, с участием *Taxus baccata* L.Рисунок 1 – Сообщества *Taxus baccata* L. Предгорного Дагестана

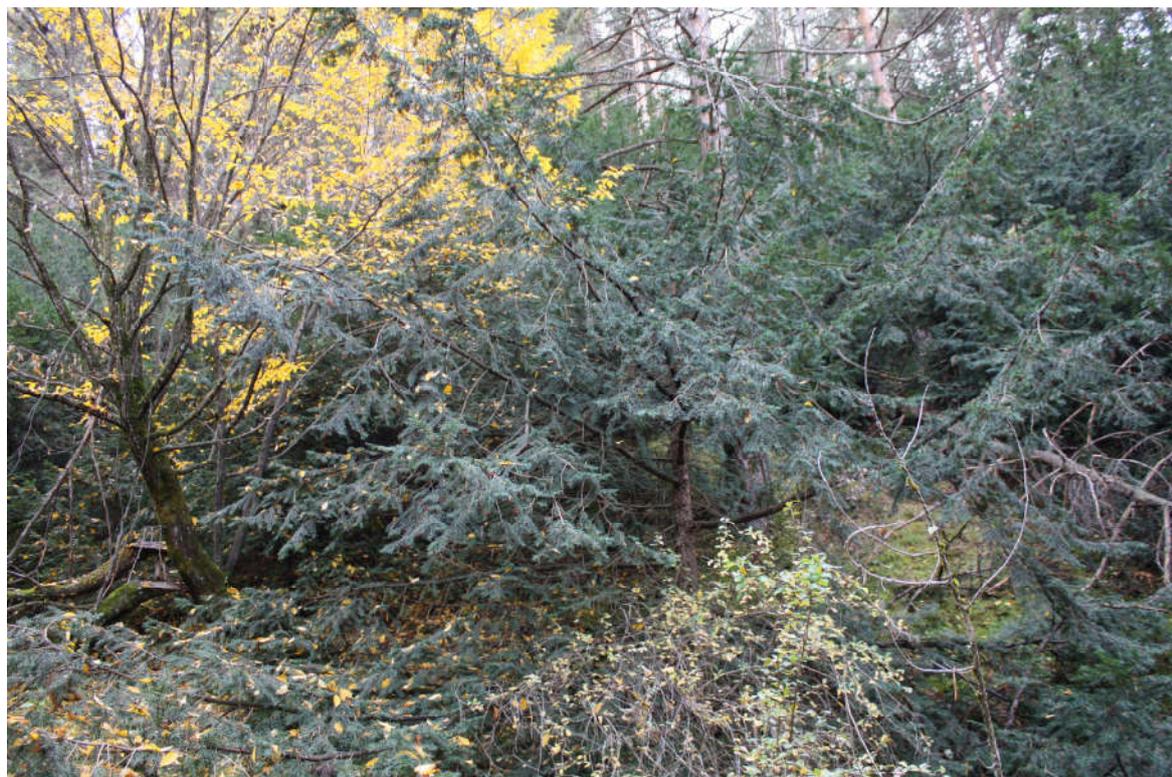


Рисунок 2 – Сообщества *Taxus baccata* L. Внутригорного Дагестана

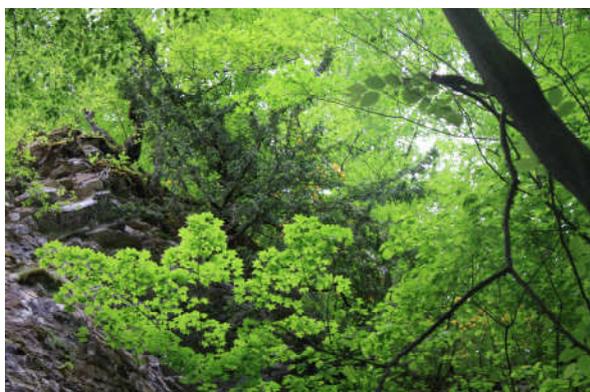


Рисунок 3 – *Taxus baccata* L. в Табасаранском районе (южный Предгорный Дагестан)



Рисунок 4 –Ариллусы *Taxus baccata* L.



Рисунок 5 – Мужские шишки *Taxus baccata* L.



Рисунок 6 – Подрост *Taxus baccata* L. (Внутригорный Дагестан)

ПРИЛОЖЕНИЕ Д



(51) МПК

A01G 23/00 (2006.01)

ФЕДЕРАЛЬНАЯ СЛУЖБА
ПО ИНТЕЛЛЕКТУАЛЬНОЙ
СОБСТВЕННОСТИ

(12) ОПИСАНИЕ ИЗОБРЕТЕНИЯ К ПАТЕНТУ

<p>(21)(22) Заявка: 2012109269/13, 12.03.2012</p> <p>(24) Дата начала отсчета срока действия патента: 12.03.2012</p> <p>Приоритет(ы):</p> <p>(22) Дата подачи заявки: 12.03.2012</p> <p>(43) Дата публикации заявки: 20.09.2013 Бюл. № 26</p> <p>(45) Опубликовано: 20.05.2014 Бюл. № 14</p> <p>(56) Список документов, цитированных в отчете о поиске: RU 2380892 C1, 10.02.2010. BY 12240 C1, 30.08.2009. US 20110185456 A1, 28.07.2011</p> <p>Адрес для переписки: 367014, Республика Дагестан, г.Махачкала, а/я 17, Дагсовет ВОИР</p>	<p>(72) Автор(ы): Асадулаев Загирбег Магомедович (RU), Абдуллатипов Рустам Абдуллатипович (RU), Омарова Паризат Курбаналиевна (RU), Алиев Хабагин Укаилович (RU), Садыкова Гульнара Алиловна (RU)</p> <p>(73) Патентообладатель(и): Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Горный ботанический сад Дагестанского научного центра Российской академии наук (RU)</p>
---	--

(54) СПОСОБ ВОССТАНОВЛЕНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ ТИСА ЯГОДНОГО

(57) Реферат:

Изобретение относится к сельскому хозяйству. Предложен способ восстановления численности популяций тиса ягодного, основанный на прививке черенков в приклад или копулировкой, при этом в крону мужских двудомных видов древесных растений прививают черенки женских двудомных видов древесных растений. Изобретение позволяет увеличить диссеминацию и искусственно восстановить численность популяций тиса ягодного.

RU 2516347 C2

RU 2516347 C2