

УДК 58.018

**ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРИЗНАКОВ ШИШКОЯГОД *TAXUS BACCATA* L.
ВО ВНУТРЕННЕГОРНОМ ДАГЕСТАНЕ****П.К. Омарова**Горный ботанический сад ДНЦ РАН, РФ, г. Махачкала
parizat.omarova.87@mail.ru

В популяции *Taxus baccata* Внутреннегорного Дагестана исследована изменчивость морфологических признаков шишкоягод. Отмечен вклад признаков «ширина семени», «длина семени» и «масса семени» во внутривидовые различия. Установлено, что семена в этой популяции имеют относительно крупные размеры, а шишкоягоды более приплюснутую форму, по сравнению с предгорной популяцией, при этом различия семян выражены сильнее, чем шишкоягод. Высказано предположение о том, что формирование большого количества семян в этой популяции связано с менее благоприятными для данного вида условиями и является одним из механизмов самосохранения.

Низкая вариабельность средних значений признаков шишкоягод тиса свидетельствует об однородности почвенно-климатических условий места его произрастания и относительной возрастной однородности популяции.

Ключевые слова: *Taxus baccata* L., популяция, шишкоягода, изменчивость, Дагестан.

**VARIABILITY OF SIGNS OF GALBERRIES OF *TAXUS BACCATA* L.
IN INNER-MOUNTAIN DAGESTAN****P.K. Omarova**

Mountain Botanical Garden of DSC RAS

In population of *Taxus baccata* of Vnutrennegornyy Dagestan the variability of morphological features of galberries is investigated. The contribution of signs "the seed width", "seed length" and "mass of a seed" in intra population distinctions is noted. It is established that seeds in this population have rather large sizes, and galberries more flat form, in comparison with foothill population, at the same time distinctions of seeds are expressed stronger, than galberries. It is suggested that formation of a large number of seeds in this population is connected with conditions, less favorable for this look, and is one of self-preservation mechanisms.

The low variability of average values of signs of galberries of a yew demonstrates uniformity of soil climatic conditions of the place of his growth and relative age uniformity of population.

Keywords: *Taxus baccata* L., population, galberry, variability, Dagestan.

Важнейшим этапом изучения биологического разнообразия территорий является исследование изменчивости признаков популяций растений, результаты которых применяются для решения целого ряда вопросов теоретического и ресурсного направлений [1].

При этом, особую актуальность приобретает изучение природных популяций редких видов растений для прогнозирования перспектив их воспроизводства и сохранения. Одним из таких видов древесных растений дагестанской флоры является *Taxus baccata* L., занесенный в Красные книги РФ [2] и Республики Дагестан [3].

Необходимость изучения природных популяций этого вида связана также с поиском критериев для их разграничения на основе дисперсии признаков генеративных органов, отражающих адаптивные микроэволюционные тенденции, в связи с фрагментарностью произрастания на территории Дагестана.

Работы, посвященные изучению изменчивости признаков шишкоягод *T. baccata* отсутствуют не только для популяций Дагестана, но и для других районов Кавказа.

В настоящей работе представлены итоги изучения изменчивости морфологических признаков шишкоягод в зависимости от возраста деревьев *T. baccata* во внутренигорной (хунзахской) популяции.

Материал и методика

Изменчивость признаков шишкоягод во Внутренигорном Дагестане изучена на примере популяции, произрастающей в окрестности с. Мушули Хунзахского района. Высота над уровнем моря 1532 м, склон северной экспозиции.

Изучение этой популяции интересно тем, что *T. baccata* здесь растет по опушкам и в составе древостоя соснового леса, в то время как в других районах Дагестана он произрастает под пологом буковых лесов.

Почвы исследованной территории горные лугово-лесные. Осадков в среднем за год выпадает 400–600 мм, среднегодовая влажность воздуха 65–70%, минимальная температура холодного периода –36°C, максимальная летняя температура +35°C [4]. Растительность представлена сосновыми лесами. Древесная растительность: первый ярус (50–60%) – *Pinus kochiana* Klotzsch. ex C. Koch, второй ярус (единично) – *Carpinus betulus* L., третий ярус (80–90%) – *Taxus baccata* L. Кустарниковая растительность: *Euonymus verrucosus* Scop., *Berberis vulgaris* L., *Rosa canina* L. В травяном ярусе представлены: *Oxalis acetosella* L., *Thalictrum foetidum* L., *Astrantia biebersteinii* Fisch. et Mey, *Fragaria vesca* L., *Geranium sylvaticum* L. и др.

Общая площадь леса с участием *T. baccata* здесь составляет около 130 га. Число учетных особей на исследованном массиве – 150. Сбор материала для изучения изменчивости проводился в 2011 г. Для исследования было взято по 30 шишкоягод у 6 женских особей.

Изучены внутрикронные и межиндивидуальные различия показателей восьми признаков: длина, ширина, масса и диаметр воронки шишкоягоды, ширина семени в узкой и широкой частях, длина и масса семени. Весовые признаки измеряли на электронных весах «Ohaus» с точностью до 1 мг; размерные – штангенциркулем с точностью до 0,1 мм. Для статистической обработки результатов измерения признаков была использована программа Statistica 10.0. Амплитуда изменчивости количественных признаков определялась по величине коэффициента вариации (CV %) по шкале С.А. Мамаева (1969) [5].

Возраст деревьев определяли подсчетом числа годовичных колец на ядрах, полученных с помощью бурава «Haglof».

Результаты и их обсуждение

Максимальный календарный возраст изученных женских деревьев *T. baccata* составляет 91 год, что с учетом известной продолжительности жизни этого вида указывает на их молодость (табл. 1).

Таблица 1. Изменчивость признаков шишкоягод *T. baccata* L. в зависимости от возраста деревьев

Table 1. The sign variability of galberries of *T. baccata* L. depending on age of trees

Возраст деревьев, лет / Age of trees, years	Длина шишкоягоды, мм / Length of galberries, mm	Ширина шишкоягоды, мм / Galberry width, mm	Масса шишкоягоды, мг / Weight of galberries, mg	Диаметр воронки, мм / Diameter of funnels, mm	Ширина семени, мм / Width of a seed, mm		Длина семени, мм / Length of seed, mm	Масса семени, мг / Weight of seed, mg
					узкая часть / narrow part	широкая часть / wide part		
42	6,6±0,09	8,5±0,09	470,2±10,38	5,1±0,10	4,0±0,02	4,4±0,02	5,8±0,04	70,0±1,01
49	6,5±0,07	7,7±0,11	418,7±11,67	5,3±0,05	4,3±0,02	4,8±0,03	5,9±0,04	82,7±1,62
59	6,4±0,04	7,6±0,09	322,2±6,86	5,2±0,05	4,2±0,01	4,7±0,02	5,6±0,03	77,0±1,05
73	6,8±0,05	7,8±0,11	403,9±9,83	5,5±0,07	4,4±0,01	5,0±0,02	5,9±0,06	88,2±0,84
87	6,3±0,08	7,7±0,11	432,7±12,63	5,7±0,08	4,4±0,02	5,0±0,04	6,0±0,04	90,5±1,25

91	6,4±0,09	8,1±0,06	420,6±7,67	5,5±0,05	4,7±0,01	5,4±0,02	6,5±0,03	108,3±0,77
X±Sx	6,5±0,03	7,9±0,05	411,4±5,25	5,4±0,03	4,3±0,02	4,9±0,02	6,0±0,03	86,1±1,01
F (межиндивидуальная)	6,83***	11,21***	23,86***	8,67***	173,12**	132,60**	58,03**	137,04**

Примечание: F – критерий Фишера; уровень достоверности: *-P<0,05; **-P<0,01; ***-P<0,001

Note: F – Fischer's criterion; confidence level: *-P<0,05; **-P<0,01; ***-P<0,001

При оценке изменчивости признаков, прежде всего, обращает на себя внимание отсутствие определенного тренда у признаков шишкочагод и наличие тренда у признаков семян. У последних с увеличением возраста деревьев возрастают показатели ширины семени в узкой и широкой частях, длины семени и массы семени. На рис. 1 в качестве примера приведены значения признака ширины семени в узкой части, где R составляет 0,8.

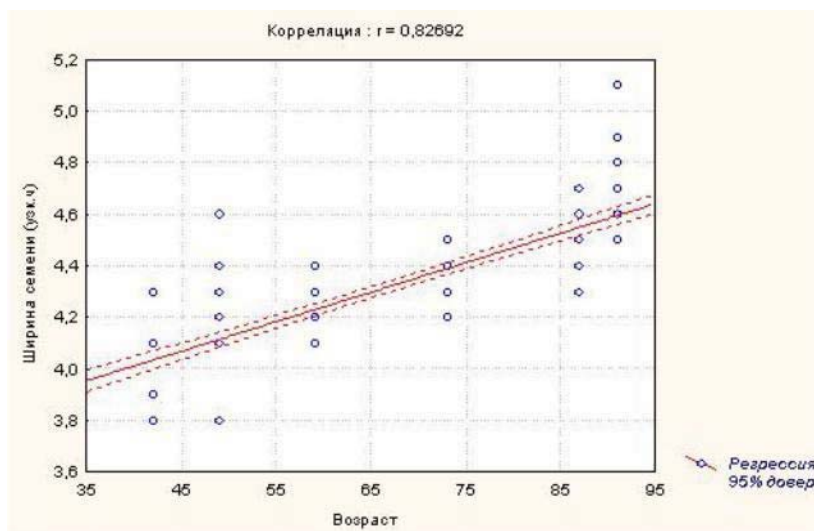


Рис. 1. Зависимость ширины семени (узкая часть) от возраста деревьев *T. baccata*.

Fig. 1. Dependence of width of a seed (narrow part) on age of trees of *T. baccata*.

Увеличение показателей признаков семян у деревьев при достижении ими зрелого генеративного состояния объясняется общим улучшением их жизненности в связи с оптимизацией корне-листового баланса элементов минерального питания и энергопластических веществ [6], что, вероятно, характерно и для большинства признаков шишкочагод тиса ягодного.

Важным статистическим показателем изучаемых признаков является коэффициент вариации (CV). По мнению многих исследователей [7, 8] у генеративных органов большинства хвойных, этот показатель варьирует на очень низком и низком уровнях, что подтверждено и нашими исследованиями (рис. 2).

Показатели линейных признаков шишкочагод относительно стабильны (3–11%) и с возрастом деревьев изменяются незначительно. Наиболее изменчив признак «диаметр воронки» у шишкочагод 42-х летнего дерева (рис. 2 А).

Низкие показатели CV признаков шишкочагод этой популяции, по сравнению с большим размахом CV этих же признаков в буйнакской популяции (Предгорный Дагестан), где нами проведена аналогичная работа [9], мы объясняем менее благоприятными условиями во Внутреннегорном Дагестане для произрастания популяций тиса ягодного и снижением, в связи с этим, общего размаха средних арифметических значений признаков.

Уменьшение размеров плодов и шишкочагод в менее благоприятных условиях среды показано ранее и для *Juniperus virginiana* Hetz. [10], *Mimulus longiflorus* (Nutt.) A.L. Grant [11], *Pinus sibirica* Du Tour, *Picea obovata* Ledeb. var. *coerulea* Malysch., *Pinus sylvestris* L. [12], *Juniperus oblonga* M. Vieb. [13]. По показателям признаков шишкочагод такая тенденция подтверждена и для *T. baccata*, что можно считать, подтверждением ухудшения условий произрастания для этого вида с высотой над уровнем моря.

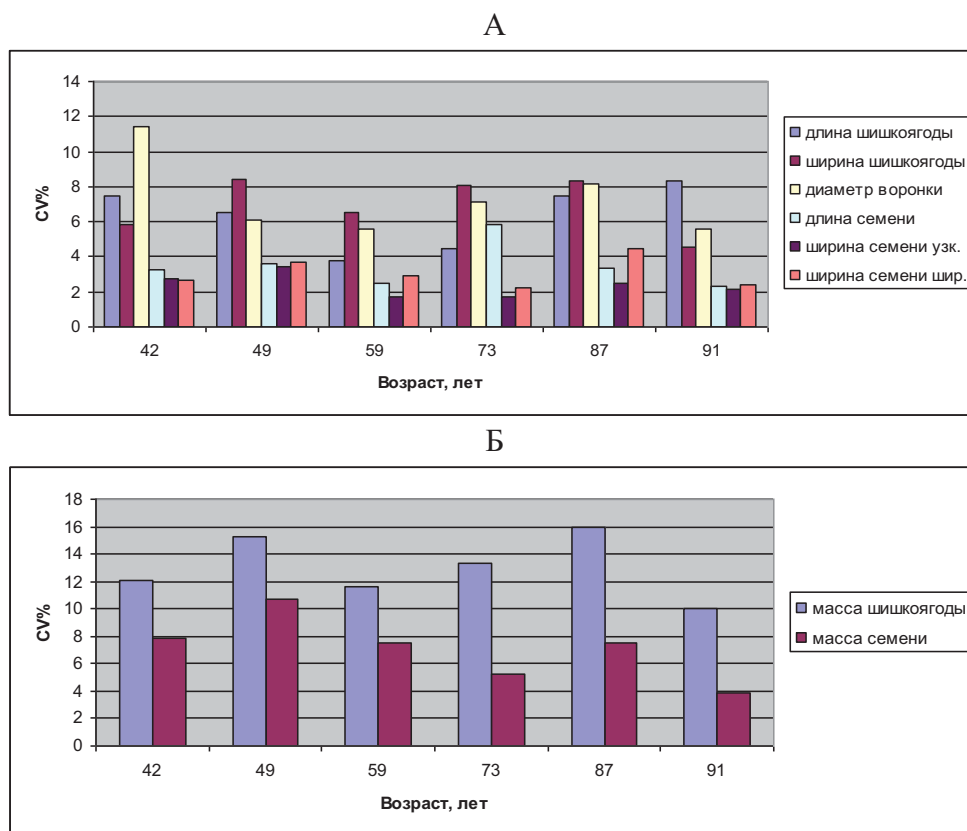


Рис. 2. Изменчивость размерных (А) и весовых (Б) признаков шишкоягод *T. baccata* L.
Fig. 2. Variability dimensional (A) and weight (B) signs of galberries of *T. baccata* L.

Для признаков семян тиса ягодного картина несколько иная. В изученной популяции семена крупнее, чем в предгорной популяции. При этом оценить по показателям зависимость признаков семян от оптимальности или не оптимальности условий произрастания сложно, так как из всех органов растений они проявляют наибольшую генетическую детерминированность.

Однако относительно крупные размеры семян в хунзахской популяции позволяет нам сделать заключение о наличии определенных генетически закрепленных отличий между внутреннегорной и предгорной популяциями, а более высокая семенная продуктивность первой популяции может быть направлена на самосохранение популяции, связанное с произрастанием исследуемого вида в менее благоприятных климатических условиях.

Изменчивость массы шишкоягод несколько выше, чем массы семян и до определенного возраста имеет тенденцию к большим колебаниям (рис. 2 Б). Такая картина вполне объяснима, так как у деревьев с возрастом между структурными элементами кроны разной иерархии усиливается конкуренция за ресурсы, что и приводит к неравномерному накоплению запасных питательных веществ в менее генетически детерминированных признаках генеративных органов (признаки шишкоягод) по сравнению с более детерминированными признаками (признаки семян).

Для получения более полной информации о различиях между особями в зависимости от их индивидуальных особенностей (в том числе и возраста) по всем признакам нами использованы процедуры дисперсионного и регрессионного анализа (табл. 1 и 2).

Результаты выявили высокий уровень достоверности различий по всем учетным признакам генеративной сферы. То есть, каждое из изученных деревьев тиса ягодного, характеризуется специфическим набором признаков шишкоягод, совокупность которых и определяет существенность их различий (табл. 1).

Для оценки вклада фактора «возраст деревьев» в общую дисперсию вычислены компоненты дисперсии по методу ожидаемых средних квадратов (табл. 2). Наибольший вклад в различия между деревьями вносят признаки «ширина семени», «длина семени» и «масса семени», а наимень-

ший – «длина шишкоягоды» и «диаметр воронки». Влияние возраста деревьев на каждый из признаков, составляющих их изменчивость, выявлено по итогам регрессионного анализа, связи и доля влияния которых отражают коэффициенты корреляции и детерминации.

*Таблица 2. Коэффициенты корреляции и детерминации для признаков шишкоягод деревьев *Taxus baccata* по итогам регрессионного анализа*

*Table 2. Coefficients of correlation and determination for signs of galberries of trees of *Taxus baccata* following the results of the regression analysis*

Признаки Signs	$h^2, \%$	$r^2, \%$	r_{xy}
Длина шишкоягоды / Galberry length	16,3	1,9	-0,14*
Ширина шишкоягоды / Galberry width	25,4	10	-0,10
Масса шишкоягоды / Mass of a galberry	43,3	0,1	-0,04
Диаметр воронки / Diameter of a funnel	20,4	14,2	0,38***
Ширина семени (узк.) / Seed width (narrow part)	85,2	68,4	0,83***
Ширина семени (шир.) / Seed width (wide part)	81,4	67,4	0,82***
Длина семени / Seed length	65,5	29,9	0,55***
Масса семени / Mass of a seed	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

Note: h^2 – force of influence of a factor; r^2 – determination coefficient; r_{xy} – correlation between the studied sign and age of trees

Сильные положительные изменения, связанные с возрастом деревьев *T. baccata* выявлены по ширине семени (0,82; 0,83), длине семени (0,55) и массе семени (0,79). Изменения других признаков при этом незначительные или отрицательные и доказаны только для признака «длина шишкоягоды».

Выводы

1. Наибольший вклад в различие между изученными деревьями *T. baccata* вносят признаки: «ширина семени», «длина семени» и «масса семени», наименьший – «длина шишкоягоды» и «диаметр воронки», что объясняется большей генетической детерминированностью признаков семян.

2. С увеличением возраста деревьев до определенного возраста, изменчивость массы шишкоягоды возрастает. Такая картина объясняется усилением при этом у деревьев конкуренции за ресурсы между структурными элементами кроны, и неравномерным накоплением запасных питательных веществ в генеративных органах структур разной иерархии.

3. Индивидуальные (в том числе и возрастные) особенности деревьев *T. baccata* наиболее сильное влияние оказывают на ширину семени (68,4 % – для узкой части; 67,4% – для широкой), массу семени (62,0%) и длину семени (29,9%) и влияние это положительное. На признаки шишкоягод это влияние ниже и достоверно только для признака «длина шишкоягоды» (1,9 %).

Литература

1. Потемкин О.Н. Эколого-географическая обусловленность в эндогенной изменчивости морфологических признаков у представителей рода *Picea* // Экология, 1998. № 6. С. 428–434.
2. Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 855 с.
3. Красная книга Республики Дагестан. Махачкала, 2009. 552 с.
4. Акаев Б.А., Атаев З.В., и др. Физическая география Дагестана. М.: Школа, 1996. 384 с.

5. *Мамаев С.А.* О проблемах и методах внутривидовой систематики древесных растений II. Амплитуда изменчивости // Тр. Ин-та экологии растений и животных УФ АН СССР, 1969. Вып. 64. С. 3–38.
6. *Казарян В.О.* О роли корней в процессах омоложения листьев // ДАН Арм. ССР, 1973. 57(3). С. 187–192.
7. *Кузьмина Н.А.* Изменчивость генеративных органов сосны обыкновенной в Приангарье // Селекция хвойных пород Сибири. Красноярск, 1978. С. 96–120.
8. *Николаева А.В., Кузнецов М.Е.* Внутри- и межпопуляционная изменчивость шишкоягод и количества семян в них у *Juniperus excelsa* Vieb в Крыму // Промышленная ботаника, 2010. Вып.10. С. 113–117.
9. *Асадулаев З.М., Омарова П.К., Алиев Х.У.* Изменчивость шишкоягод *Taxus baccata* L в буйнакской популяции Предгорного Дагестана // Вестник Дагестанского государственного университета, 2013. Вып 6. С. 155–161.
10. *Flake R.H., von Rudloff E., Turner B.L.* Quantitative study of clinical variation in *Juniperus virginiana* using terpenoid data // Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A, 1969. Vol. 64. P. 487–494.
11. *Beeks R.M.* Variation and hybridization in southern California populations of *Diplacus* (*Scrophulariaceae*) // Journal of Systematic and Evolutionary Botany, 1962. Vol 5. No. 2. P. 83–122.
12. *Мамаев С.А.* Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М.: Наука, 1973. 284 с.
13. *Асадулаев З.М., Садыкова Г.А.* Структурная и ресурсная оценка природных популяций можжевельника продолговатого в Дагестане // М.: Наука ДНЦ, 2011. 183 с.

References

1. *Potemkin O.N.* Ecological and geographical conditionality of the endogenous variability of morphological characters in representatives of the genus *Juniperus* // Ecology. 1998. No. 6. P. 428–434.
2. Red Book of the Russian Federation (plants and mushrooms) // М: Tovarishestvo nauchnyh izdaniy KMK, 2008. 855 p.
3. The Red Book of the Republic of Dagestan // Makhachkala, 2009. 552 p.
4. *Akaev B.A., Ataev Z.V., et al.* Physical geography of Dagestan // М.: Shkola, 1996. 384 p.
5. *Мамаев С.А.* About problems and methods of intraspecific systematization of wood plants II. Variability amplitude // Tr. In-ta ekologii rastenij i zhivotnyh UF AN SSSR, 1969. Vol. 64. P. 3–38.
6. *Kazaryan V.O.* About a role of roots in processes of rejuvenation of leaves // DAN Arm. SSR, 1973. 57(3). P. 187–192.
7. *Kuz'mina N.A.* Variability of generative bodies of a pine ordinary in the Angara region // Selekcija hvojnnyh porod Sibiri. Krasnoyarsk, 1978. P. 96–120.
8. *Nikolaeva A.V., Kuznecov M.E.* Inside- and interpopulation variability of galberries and quantity of seeds in them at *Juniperus excelsa* Bieb. in the Crimea // Promyshlennaya botanika, 2010. Vol.10. P. 113–117.
9. *Asadulayev Z.M., Omarova P.K., Aliyev Kh.U.* Variability of galberries of *Taxus baccata* L in the buynaksk population of Foothill Dagestan // Vestnik DGU, 2013. Vol. 6. Page 155–161.
10. *Flake R.H., von Rudloff E., Turner B.L.* Quantitative study of clinical variation in *Juniperus virginiana* using terpenoid data // Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A, 1969. Vol. 64. P. 487–494.
11. *Beeks R.M.* Variation and hybridization in southern California populations of *Diplacus* (*Scrophulariaceae*) // Journal of Systematic and Evolutionary Botany, 1962. Vol 5. No. 2. P. 83–122
12. *Мамаев С.А.* Forms of intraspecific variation of woody plants // М.: Nauka, 1973. 284 p.
13. *Asadulaev Z.M., Sadykova G.A.* Structural and resource assessment of natural populations of *Juniperus oblonga* in Dagestan // М.: Nauka DNC, 2011. 183 p.