

УДК 551.4:58.018(470.67)

ВОЗРАСТНАЯ ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ГЕНЕРАТИВНЫХ ОРГАНОВ *TAXUS BACCATA* В ПРЕДГОРНОМ ДАГЕСТАНЕ

Омарова П.К.

ФГБУН «Горный ботанический сад» ДНЦ РАН, Махачкала, e-mail: parizat.omarova.87@mail.ru

В популяции Кайтагского района Предгорного Дагестана, при изучении краснокнижного вида *Taxus baccata*, выявлена морфологическая изменчивость генеративных признаков в зависимости от возраста деревьев. Такие исследования ранее не проводились на территории Дагестана, да и для других регионов работы, посвященные изучению изменчивости генеративных органов *Taxus baccata*, нами не обнаружены. Проведение такого анализа направлено на поиск критериев для выделения границ его важных признаков. Работа проводилась в Кайтагской популяции в окрестности с. Джинаби в типичных местах произрастания тиса ягодного совместно с букком восточным. Высота над уровнем моря составляет 735 м. Склон западной экспозиции. Изучаемая площадь леса составила почти 140 га, а особой *Taxus baccata* около 600 шт. Для взятия керн отбирали отдельно растущие неугнетенные, неповрежденные, находящиеся на некотором удалении друг от друга деревья, чтобы снизить влияние борьбы за свет и питательные вещества. С каждого дерева брали по одному керну с северной стороны ствола. Годичные приросты измеряли на бинокулярном микроскопе. Вычислен абсолютный возраст *Taxus baccata* для данной популяции. Для измерений генеративных органов с каждого дерева было собрано по 30 шишкоягод. Были изучены внутрикронные и межкронные различия показателей восьми признаков и их изменчивость. Выделены признаки, которые имеют положительную связь, связанные с возрастным состоянием деревьев. В работе приведены статистически достоверные различия по признакам шишкоягод и семян. Отмечен вклад во внутривидовые различия признаков генеративных органов. Считается, что почвенные и климатические условия произрастания *Taxus baccata* влияют на изменчивость средних значений признаков шишкоягод.

Ключевые слова: *Taxus baccata*, Дагестан, генеративные органы, варибельность, возраст

AGE INTRA POPULATION VARIABILITY OF GENERATIVE BODIES OF *TAXUS BACCATA* IN FOOTHILL OF DAGESTAN

Omarova P.K.

Federal State Budgetary Institution of science Mountain botanical garden of the Dagestan scientific center, Russian academy of Sciences, Makhachkala, e-mail: parizat.omarova.87@mail.ru

In population of the Kaitag region of Foothill Dagestan, when studying a Red Book type of *Taxus baccata*, the morphological variability of generative signs depending on age of trees is revealed. Such researches weren't conducted in the territory of Dagestan and for other regions of work earlier, *Taxus baccata* devoted to studying of variability of generative bodies aren't found by us. Carrying out such analysis it is aimed at finding criteria for allocation of limits of his important signs. Work was carried out in the Kaitag population in the neighborhood of the village Dzhinabi in typical places of growth of a yew berry together with a beech east. Height above sea level is 735 m. Slope of the western exposition. The studied area of the wood was nearly 140 hectares, and individuals of *Taxus baccata* about 600 pieces. For capture of a core selected not oppressed, intact, being on some removal from each other trees separately growing to reduce influence of fight for light and nutrients. From each tree took on one core from North side of a trunk. Year gains measured on a binocular microscope. The absolute age of *Taxus baccata* for this population is calculated. For measurements of generative bodies from everyone the tree has been collected on 30 galberries. Vnutrikronny and mezhkronny distinctions of indicators of eight signs and their variability have been studied. Signs which have positive communication, connected with an age condition of trees are marked out. Statistically reliable distinctions on signs of galberries and seeds are given in work. The contribution to intra population distinctions of signs of generative bodies is noted. It is considered that soil and climatic conditions of growth of *Taxus baccata* influence variability of average values of signs of galberries

Keywords: *Taxus baccata*, Dagestan, generative bodies, variability, age

Всестороннее изучение природных популяций – одно из важнейших направлений современной биологии [1], при этом ведущее место занимает выявление изменчивости вегетативных и генеративных органов [2]. Важное значение имеет изучение популяций редких, реликтовых видов древесных растений для дальнейших перспектив их сохранения. Популяционные исследования вида *Taxus* актуальны во многих отношениях. В литературе отсутствуют данные об особенностях популяци-

онной структуры и изменчивости признаков *Taxus baccata*, как в Дагестане, так и за ее пределами.

В современном мире все более актуальной становится проблема сохранения биологического разнообразия. Исчезновение любой популяции, а тем более вида, является невозполнимой утратой [3]. Одним из таких видов древесных растений дагестанской флоры является тис ягодный, который занесен в Красные книги РФ (2008) [4] и Республики Дагестан (2009) [5]. *Taxus baccata*

распространен в Крыму, Средней и Южной Европе, Средиземноморье, встречается на Кавказе. В пределах республики Дагестан растет в предгорных буково-грабовых и букковых лесах, также в сосновом лесу Внутреннегорного Дагестана.

Общее состояние изученности *Taxus baccata* нельзя признать удовлетворительным. Очень мало данных о признаках генеративной и вегетативной сферы данного вида.

Цель исследования: выявление структуры внутривидовой изменчивости морфологических признаков шишкоягод *Taxus baccata* L. в Предгорном Дагестане.

Результаты нашего исследования могут способствовать расширению знаний об условиях произрастания этого уникального вида и особенностях его генеративной сферы.

Материалы и методы исследования

Вариабельность генеративных признаков *Taxus baccata* в Предгорном Дагестане изучали на примере популяции Кайтагского района в окрестности с. Джинаби. Высота над уровнем моря составляет 735 м. Склон западной экспозиции.

На исследуемой территории представлены каштановые карбонатные, коричневые

общее количество особей приблизительно 600 шт. Доступных женских экземпляров деревьев было очень мало, из-за сложности горного рельефа и поэтому определено малое количество деревьев (5 дер.). Всего было отобрано по 30 шишкоягод с каждого дерева.

Для изучения изменчивости были взяты показатели восьми признаков генеративных органов между и внутри дерева: масса, длина, ширина и диаметр воронки шишкоягоды, длина, ширина и масса семени. Признаки, имеющие размерные показатели, измеряли штангенциркулем. Весовые признаки измеряли на электронных весах «Ohaus». Вариабельность количественных признаков была определена по величине коэффициента (CV, %) по шкале С.А. Мамаева. Статистическая обработка материала была произведена в программе Statistica 10.0. С помощью бурава «Haglof» были получены керны, на которых были подсчитаны годовые кольца и определен возраст деревьев.

Результаты исследования и их обсуждение

Полученные данные средних значений генеративных органов *Taxus baccata* показаны в табл. 1.

Таблица 1

Возрастная изменчивость генеративных признаков тиса ягодного кайтагской популяции

Возраст деревьев	Длина шишкоягоды, мм	Ширина шишкоягоды, мм	Масса шишкоягоды, мг	Диаметр воронки, мм	Ширина семени (узкая), мм	Ширина семени (широкая), 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	4,6 ± 0,02	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	5,1 ± 0,03	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	4,7 ± 0,05	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	4,7 ± 0,03	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	4,9 ± 0,06	5,9 ± 0,07	79,8 ± 1,03
X ± Sx	7,6 ± 0,07	8,1 ± 0,07	403,8 ± 7,16	5,0 ± 0,05	4,2 ± 0,02	4,8 ± 0,02	5,8 ± 0,03	77,2 ± 0,59

почвы, среднее количество осадков за год составляет 400–600 мм. Летом температура в среднем доходит до 21 °С, наименьшая температура зимнего периода минус 28 °С. Растительность хорошо развита, кустарниковый ярус имеет 60%, травянистый около 10%. В подлеске встречаются: *Fagus orientalis*, *Acer laetum*, *Acer campestre*, *Sorbus torminalis*, *Carpinus caucasica*, *Ulmus glabra*, *Rubus caucasica*, *Corylus avellana*, *Viburnum opulus*, *Swida australis*. Травянистый ярус в основном представлен: *Phyllitis scolopendrium*, *Polygonatum glaberrimum*, *Festuca drymeja*.

Территория площади изучаемого леса с *Taxus baccata* L. составила где-то 140 га,

В исследуемой популяции *Taxus baccata* абсолютный возраст деревьев колеблется от 149 до 284 года. Известно, что возраст этого вида достигает 4000 лет, и поэтому можно считать, что популяция является относительно молодой.

Полученные данные показывают, что наиболее высокие показатели признаков шишкоягод у самого молодого в данной выборке деревьев (149 лет), для признаков семян, наоборот, обнаружено некоторое увеличение показателей с возрастом деревьев (табл. 1, рис. 3; 4). Исходя из полученных результатов, мы предполагаем, что с возрастом у деревьев *Taxus baccata* происходят

морфологические изменения. Для статистической достоверности информации показатели генеративных признаков деревьев разных возрастов были объединены в группы. В одну группу были отнесены показатели шишкочагод деревьев до 160 лет, в другую группу вошли показатели шишкочагод в возрасте от 239 до 284. Эти две группы были проанализированы по t-критерию (табл. 2).

Показатели выделенных групп имеют высокий уровень достоверности признаков шишкочагод и семени, кроме признаков «длина шишкочагоды» и «ширина семени» (узкая часть).

Полученные результаты достоверности подтверждают, что у деревьев *Taxus* происходят изменения, связанные с возрастом, которые влияют и на показатели признаков шишкочагод, что можно связать с изменением усиленности энергопластических процессов, а также ослаблением листового корневого баланса продуктов метаболизма.

Между линейными показателями ширины семян достоверных различий не обнаружено, что говорит о ярко выраженной генетической их детерминированности и необходимом поступлении веществ, для реализации их ростовых потенций.

Изучаемые признаки были также оценены по коэффициенту вариации (CV). По результатам многих авторов у генеративных органов большинства хвойных, коэффициент вариации варьирует на очень низком уровне [6; 2], что показывают и наши исследования.

Наибольшую вариабельность (CV) имеет признак «длина шишкочагоды» у дерева в возрасте 149 лет (рис. 1, А). По результатам наших данных можно сказать, что размерные признаки данной популяции имеют стабильные показатели на уровне 2–13% и возрастных изменений не имеют. При анализе весовых признаков шишкочагод отмечена другая картина (рис. 1, Б). Самые минимальные значения здесь у самого взрослого дерева в этой выборке 284 года. Для остальных

деревьев наблюдается увеличение значений с возрастом.

Показатели весовых признаков с возрастом увеличиваются, что, на наш взгляд, связано с усилением конкуренции за ресурсы между элементами кроны, что в дальнейшем приводит к неравномерному накоплению основных питательных веществ в шишкочагодах. Показатели дерева в возрасте 284 года противоречат этой тенденции, что, видимо, обусловлено его индивидуальными особенностями.

На изменчивость генеративных органов, кроме возрастных особенностей деревьев, влияние оказывает также неоднородность среды, в которой они произрастают [2]. Исходя из этого, уровень изменчивости внутри популяции зависит от факторов взаимодействующих друг с другом, также от степени ее наследственной гетерогенности.

Анализируя экологию популяции, особое значение необходимо уделить возрастной дифференциации особей, так как она является наиболее важным в исследовании структуры, динамики и оценки состояния популяций.

Чтоб вывести более полную достоверность информации о различиях признаков шишкочагод внутри популяции, были использованы процедуры дисперсионного и регрессионного анализов. В начале был проведен однофакторный дисперсионный анализ, позволяющий оценить внутривидовые различия.

Анализ полученных результатов показал высокую достоверность влияния межгруппового фактора на вариабельность признаков шишкочагод (табл. 3). Таким образом, высказанное предположение, что организм в каждый момент времени характеризуется определенным набором физиологических, морфологических, анатомических и других признаков, подтверждается.

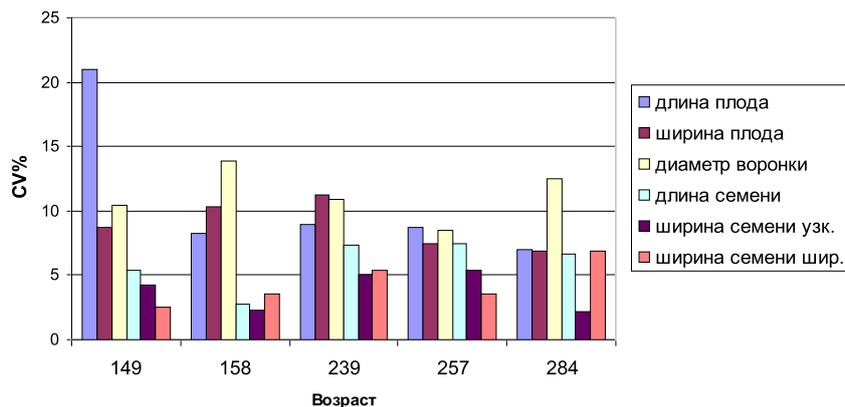
Чтоб оценить вклад фактора «возраст дерева», были вычлнены компоненты дисперсии (рис. 2).

Таблица 2

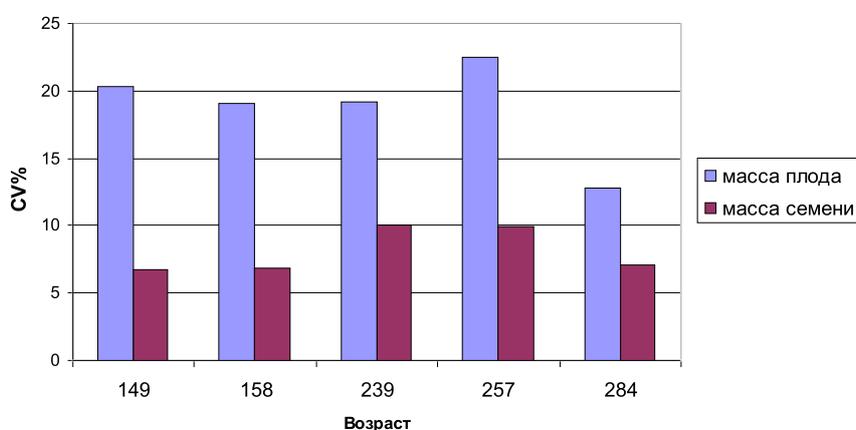
Оценка различий показателей шишкочагод деревьев тиса ягодного кайтагской популяции

Возраст деревьев	Длина шишкочагоды, мм	Ширина шишкочагоды, мм	Масса шишкочагоды, мг	Диаметр 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.



A



B

Рис. 1. Изменчивость размерных (А) и весовых (Б) признаков шишкоягод тиса ягодного кайтагской популяции

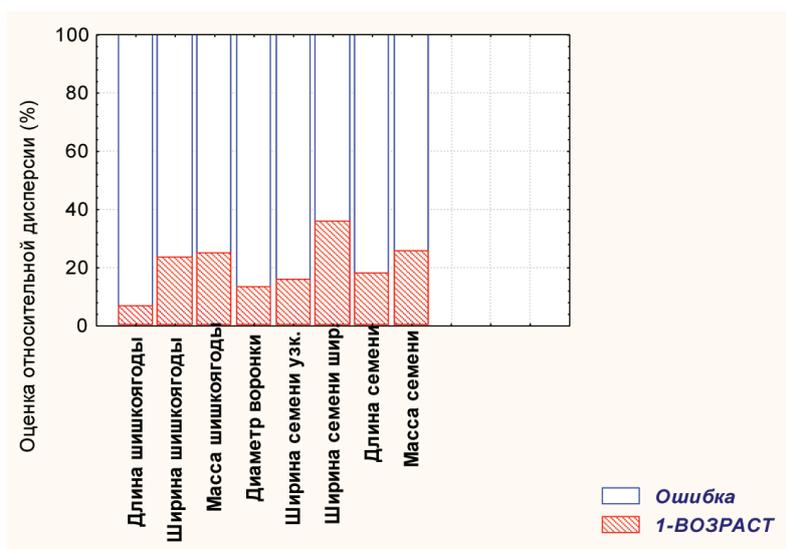


Рис. 2. Относительные компоненты дисперсии по итогам дисперсионного анализа для признаков генеративных органов *T. baccata*

Таблица 3

Результаты однофакторного дисперсионного анализа по количественным признакам шишкоягод тиса кайтагской популяции

Источник вариации	df	MS	F
Длина плода			
Междугрупповая	4	2,406	3,227*
Внутригрупповая	145	0,746	
Ширина плода			
Междугрупповая	4	5,414	10,328***
Внутригрупповая	145	0,524	
Масса плода			
Междугрупповая	4	67237,73	11,136***
Внутригрупповая	145	6037,640	
Диаметр воронки			
Междугрупповая	4	1,912	5,745***
Внутригрупповая	145	0,333	
Ширина семени, узкая часть			
Междугрупповая	4	0,200	6,719***
Внутригрупповая	145	0,298	
Ширина семени, широкая часть			
Междугрупповая	4	0,903	17,876***
Внутригрупповая	145	0,051	
Длина семени			
Междугрупповая	4	1,023	7,667***
Внутригрупповая	145	0,133	
Масса семени			
Междугрупповая	4	467,627	11,404***
Внутригрупповая	145	41,004	

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

Исходя из полученных результатов видно, что максимальный вклад вносят признаки: «ширина семени», «масса семени», «масса шишкоягоды» и «ширина шишкоягоды». Минимальные показатели наблюдаются у признаков «длина шишкоягоды», что объясняется большей генетической обусловленностью этого признака в данной популяции.

Оценка влияния возраста на признаки выявлена и при помощи дисперсионного анализа по итогам регрессии (табл. 4).

По результатам анализа видно, что сильное положительное влияние (рис. 3, 4) изменения, связанные с возрастом деревьев *Taxus baccata*, оказывают на длину семян (10,7%) и массу семян (6,6%). Некоторое влияние возраста обнаружено и на массу шишкоягод (9,5%). В последнем случае это влияние обратное и отрицательное, т.е. с увеличением возраста деревьев масса шишкоягод несколько уменьшается. Изменчивость показателей остальных признаков еще ниже.

Таблица 4

Коэффициенты корреляции и детерминации признаков шишкоягод *T. baccata* по итогам регрессионного анализа

Признаки	h^2 (%)	r^2 , %	r_{xy}
Длина шишкоягоды	6,9	1,6	-0,13
Ширина шишкоягоды	23,7	0,9	-0,09
Масса шишкоягоды	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.

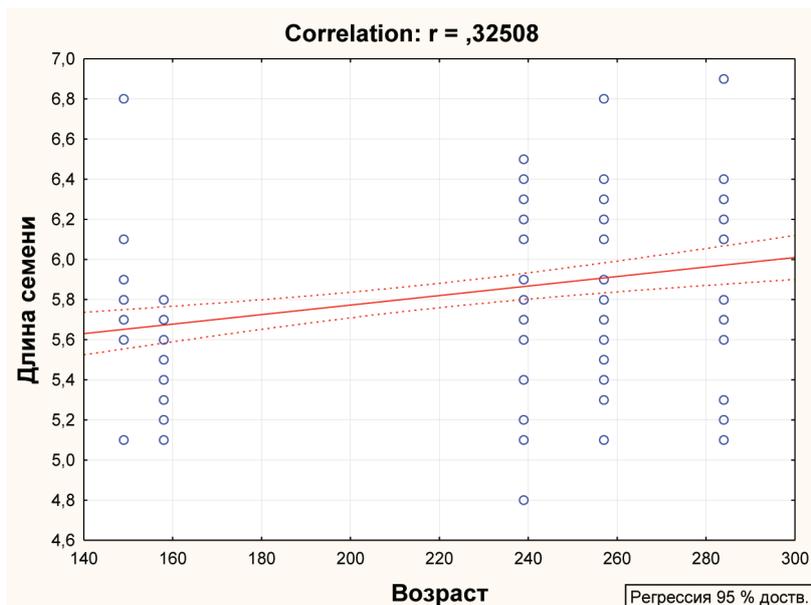


Рис. 3. Изменение длины семени *T. baccata* с возрастом деревьев кайтагской популяции

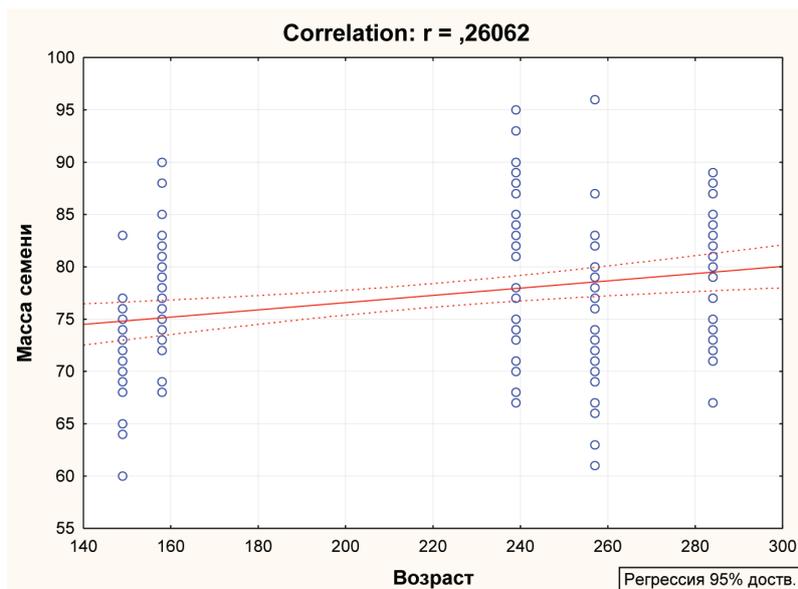


Рис. 4. Изменение массы семени *T. baccata* с возрастом деревьев в кайтагской популяции

Заключение

Полученные результаты выявили следующее:

1. Наиболее сильное влияние, связанное с возрастными изменениями деревьев *Taxus baccata*, приходится на длину семени (10,7%), и влияние это положительное. Изменения, имеющие отрицательное влияние, сказываются на массе шишкоягоды (9,5%).

2. Вариабельность весовых признаков с возрастом деревьев увеличивается. Это происходит за счет усиления конкуренции за необходимые ресурсы между важными элементами кроны, а также неравномерным накоплением запасных питательных веществ в шишкоягодах разной иерархии.

3. Максимальный вклад в изменчивость внутри популяции вносят признаки: «шири-

на семени». Минимальный – «длина шишкоягоды», что объясняется большей генетической обусловленностью этого признака в данной популяции.

Список литературы / References

1. Петрова И.В., Санников С.Н., Черепанова О.Е., Санникова Н.С. Генетическая дифференциация болотных и суходольных популяций сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) на русской равнине // Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. 2013. № 6 (336). С. 29–37.

Petrova I.V., Sannikov S.N., Cherepanova O.E., Sannikova N.S. Genetic Differentiation of Upland and Bog Populations of Scots Pine on the Russian Plain // Izvestiya vy'sshix uchebny'x zavedenij. Lesnoj zhurnal. 2013. № 6 (336). P. 29–37 (in Russian).

2. Николаева А.В., Кузнецов М.Е. Внутри- и межпопуляционная изменчивость шишкоягод и количества семян в них у *Juniperus excelsa* Bieb в Крыму // Промышленная ботаника. 2010. Вып.10. С. 113–117.

Nikolaev A.V., Kuznetsov M.E. Inside – and interpopulation variability of galberries and quantity of seeds in them at *Juniperus excelsa* Bieb in the // Promy'shlennaya botanika. 2010. Issue 10. P. 113–117 (in Russian).

3. Картелев В.Г., Остапук В.И., Певницкая Л.С. Лещина древовидная как орехоплодная порода // Садоводство и виноградарство. 2003. № 4. С. 24–26.

Kartelev V.G., Ostapuk V.I., Pevnitsky L.S. Leshchina treelike as nut bearing breed // Sadovodstvo i vinogradarstvo. 2003. № 4. P. 24–26 (in Russian).

4. Камелин Р.В., Варлыгина Т.И., Киселева К.В., Клейков Е.В., Новиков В.С., Павлов В.Н., Пименов М.Г., Филатова И.О., Жмылев П.Ю. Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 855 с.

Kamelin R.V., Varlygina T.I., Kiselyova K.V., Klyuykov E.V., Novikov V.S., Pavlov V.N., Pimenov M.G., Filatova I.O., Zhmylev P.Yu. Red List of the Russian Federation (plants and mushrooms). M.: Association of scientific publications KMK, 2008. 855 p. (in Russian).

5. Абдурахманов Г.М., Магомедов Б.И., Магомедов Р.Д., Шарипов А.Р., Абдусаматов А.С., Магомедов Г.М., Асудалаев З.М. Красная книга Республики Дагестан. Махачкала, 2009. 552 с.

Abdurakhmanov G.M., Magomedov B.I., Magomedov R.D., Sharipov A.R., Abdusamadov A.S., Magomedov G.M., Asudalayev Z.M. Red List of the Republic of Dagestan. Makhachkala, 2009. 552 p. (in Russian).

6. Фарукшина Г.Г., Путенихин В.П. Внутривидовая фенотипическая изменчивость можжевельника обыкновенного в Предуралье и на Южном Урале // Сибирский лесной журнал. 2016. № 5. С. 125–136. DOI: 10.15372/SJFS20160513.

Farukshina G.G., Putenikhin V.P. Intraspecific Phenotypic Variation of Common Juniper in Cis-Urals and The South Urals // Sibirskij lesnoj zhurnal. 2016. № 5. P. 125–136. DOI: 10.15372/SJFS20160513. (in Russian).