

УДК 525: 582.471 (470.67)

UDC 525: 582.471 (470.67)

03.00.00 Биологические науки

Biological sciences

**ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРИЗНАКОВ
ШИШКОЯГОД *TAXUS BACCATA* В
ПОПУЛЯЦИЯХ ДАГЕСТАНА****THE VARIABILITY OF *TAXUS BACCATA*
CYPRESS CONES AT POPULATION OF
DAGESTAN**

Омарова Паризат Курбаналиевна
Главный специалист
РИНЦ SPIN-код=5316-4410
parizat.omarova.87@mail.ru

Omarova Parizat Kurbanalievna
Chief specialist
RSCI SPIN-code=5316-4410
parizat.omarova.87@mail.ru

Асадулаев Загирбег Магомедович
д.б.н., профессор
РИНЦ SPIN-код=7698-3325
gorbotsad@mail.ru
ФГБУН Горный ботанический сад 367025, Россия,
г. Махачкала, ул.М.Гаджиева,45; сл. тел./факс:
(8722) 67-58-77

Asadulaev Zagirbeg Magomedovich
Dr.Sci.Biol., professor
RSCI SPIN-code=7698-3325
gorbotsad@mail.ru
FGBUN Mountain botanical garden of the Dagestan
scientific centre of RAS, 367025, M. Gadzhiev St., 45,
Makhachkala, Russia; tel.: (8722) 67-58-77

В популяциях *Taxus baccata* Предгорного и Внутреннегорного Дагестана исследована внутри- и межпопуляционная изменчивость морфологических признаков шишкоягод. Отмечен вклад в межпопуляционные различия признака «диаметр воронки» с наибольшими показателями в буйнакской популяции, и зависимость формы шишкоягоды от этого признака. По итогам дискриминантного анализа выявлено разграничение популяций именно по этому признаку, хотя классификационная матрица не дала ни для одной из них 100% прогноза. Установлено, что семена в хунзахской популяции имеют относительно крупные размеры, а шишкоягоды более приплюснутую форму, по сравнению с предгорными популяциями, при этом межпопуляционные различия по признакам семян выражены сильнее, чем по признакам шишкоягод, при низкой изменчивости показателей признаков первых. Показано, что особенности семян и шишкоягод хунзахской популяции свидетельствуют о наличии определенных генетических отличий между внутреннегорной и предгорными популяциями, а более высокая дессиминационная активность первой популяции направлена на самосохранение, в связи с менее благоприятными для данного вида условиями. Предположено, что низкая вариабельность средних значений признаков шишкоягод тиса свидетельствует также и о стабильности почвенно-климатических условий мест его произрастания

In the populations of *Taxus baccata* of Foothills and Inside Mountain Dagestan, we have studied intra- and interpopulation variability of morphological characters of yew berry. The article has a contribution of interpopulation differences in the feature of "diameter of funnel" with the highest rates in Buynaksk population and dependency of the form of yew berry from this feature. According to the results of discriminant analysis, we have revealed a distinction in populations on this basis, although the classification matrix has not given 100% of the forecast for any of them. It is found, that the seeds of Khunzah population have relatively large dimensions and yew berry has more flattened shape compared to piedmont populations, while the differences in populations based on seeds are more pronounced than based on yew berry at low volatility of the characteristics of the first indicators. It is shown, that the characteristics of seeds and yew berry of Khunzakh population indicate the presence of certain genetic differences between populations inside mountain and foothills, and that the higher dissemination activity of first population is aimed at self-preservation, due to the less favorable conditions for the species. It is expected that the low variability of the average values for yew berries of cypress characteristics indicates the stability of the soil and climatic conditions of its habitats

Ключевые слова: ПОПУЛЯЦИЯ,
ШИШКОЯГОДА, ТИС ЯГОДНЫЙ,
ВАРИАБЕЛЬНОСТЬ, ПРИЗНАКИ
ГЕНЕРАТИВНЫХ ОРГАНОВ

Keywords: POPULATION, CYPRESS CONE,
TAXUS BACCATA, VARIABILITY, SIGNS OF
GENERATIVE ORGANS

Изменчивость признаков шишкоягод *Taxus baccata* L. в популяциях Дагестана

При изучении популяций видов растений большое внимание должно быть уделено выявлению структуры внутривидовой и межвидовой изменчивости [14;3], позволяющей установить влияние условий на характер микроэволюционных адаптаций, связанных с изоляцией или разнообразием эколого-географических факторов [7;18].

Одним из видов древесных растений Дагестанской флоры, с локальными, изолированными по ущельям предгорных хребтов Дагестана популяциями, изучение которых представляет значительный интерес, является *Taxus baccata* L. Лесоводственно-таксационные исследования популяций этого вида в горных лесах Осетии представлены в работе В.В Слепых и др. [15], проблемы его сохранения и восстановления в лесах Северного Кавказа и особенности строения хвои обсуждены в работе А.Б Базаева [2]. Стабильная генетическая структура деревьев *Taxus baccata* обсуждается в работе Marta Dubreuil и др., [19] краткий обзор рода Тис провел Richard W.Spjut [20], также у этого автора проведены работы: Введение в род Тис (химический состав, наследственные признаки, таксономические отношения, листва и семена). Номенклатурный и таксономический обзор трех видов тиса в Азии Richard W.Spjut [20]. Работы, посвященные изменчивости признаков генеративных органов тиса ягодного, нам не известны не только для территории Дагестана, но и для других регионов.

Настоящая работа посвящена выявлению структуры межвидовой изменчивости морфологических признаков шишкоягод *T. baccata* в природных популяциях Дагестана.

Объекты и методы

Объектом исследования послужили сборы шишкоягод *T. baccata* сделанные в конце сентября – начале октября 2010 г. в различных районах Дагестана. В основном в Дагестане тис произрастает по всей полосе предгорных буково-грабовых и буковых лесов на высотах 800–1050 м над ур. моря склонов северных румбов. Изолированная популяция обнаружена и на западных отрогах Хунзахского плато Внутреннегорного Дагестана на высоте 1350 м.

Природно-климатические условия мест произрастания в Предгорном Дагестане (буйнакская, казбековская, кайтагская популяции) сходные. Почвы здесь лесные бурые, карбонатные, среднее количество осадков колеблется от 400 до 800 мм в год. Минимальная температура холодных месяцев $-27-30^{\circ}\text{C}$, средняя температура летних месяцев $+20^{\circ}\text{C}$. Растительность в основном представлена влажными широколиственными буковыми лесами.

Для хунзахской популяции характерны следующие особенности: почвы – горно-луговые лесные, в среднем за год выпадает 400–600 мм осадков. Минимальная температура холодного периода -36°C , максимальная летняя температура $+35^{\circ}\text{C}$. Растительность здесь представлена сосновыми лесами. Некоторые характеристики мест произрастания изученных популяций представлены в таблице 1.

Таблица 1.- Общая характеристика районов исследования

Населенный пункт (популяция)	Количество учетных женских деревьев, шт.	Высота над уровнем моря, м	Географические координаты	Экспозиция склона
Карацан (кайтагская)	5	800	СШ $42^{\circ} 03' 33,04''$ ВД $47^{\circ} 50' 00,1''$	западная
Терменлик (буйнакская)	8	977	СШ $42^{\circ} 44,2'22''$ ВД $46^{\circ} 59,8' 99''$	северо-восточная
Алмак (казбековская)	6	1044	СШ $42^{\circ} 58' 04,4''$ ВД $46^{\circ} 34' 40,4''$	восточная
Мушули (хунзахская)	10	1532	СШ $42^{\circ} 35' 47,6''$ ВД $46^{\circ} 29' 11,0''$	северная

Географические координаты, высота над ур. м. и экспозиция склона были определены спутниковым навигатором. Возраст деревьев *T. baccata* L. определен по годичным кольцам кернов, полученных с помощью бурава «Haglof».

Морфологические признаки шишкочагод *T. baccata* изучали путем элементарных измерений. С отдельных особей каждой популяции рендомизированно отбирали по 30 шишкочагод, у которых учитывались следующие количественные признаки: длина, ширина, масса и диаметр воронки шишкочагоды, ширина семени 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.

Статистический анализ показателей признаков выполнен с использованием общепринятых методов биометрии [4;6 программа Statistica 5.5]. Амплитуда изменчивости количественных признаков определялась по шкале Мамаева [8]. Интерпретация корреляционных зависимостей между признаками нами проведена по Г. Ф. Лакину [6].

Результаты и обсуждение

Различия между популяциями и деревьями внутри популяций по признакам шишкочагод оказались существенными (табл. 2). При этом в межпопуляционные различия наибольший вклад вносит признак «диаметр воронки шишкочагод» по сравнению с такими признаками как ширина, длина и масса шишкочагод, прежде всего, в силу их значительных абсолютных показателей в буйнакской популяции (рис.1). Показатели первого признака, с одной стороны, определяются общим развитием околоплодника, который в указанной популяции имеет также большую длину и вес. С другой стороны, диаметр воронки шишкочагод, на наш взгляд, очень тесно связан с формой шишкочагод. В нашем случае индекс формы шишкочагод в популяциях, в соответствии с их последовательностью в табл. 2, имеет следующие значения: 0,94; 1,01;

0,93; 0,80. Значение индекса больше единицы указывает на вытянутую форму шишкочагод (буйнакская популяция). Индекс шишкочагод хунзахской популяции (последний показатель) соответствует более уплощенной форме. Этим двум формам и характерен большой размер воронки.

Для выявления соотносительного роста элементов шишкочагод при органогенезе нужны специальные аллометрические исследования, которые не входят в задачу настоящей работы. Однако общий анализ развития шишкочагод разных популяций позволяет сделать заключение о некоторой положительной зависимости между длиной, шириной и диаметром воронки шишкочагод; эти связи существенны и усиливаются при улучшении условий произрастания деревьев тиса ягодного (табл. 2). В целом шишкочагоды с деревьев, произрастающих в Предгорных районах Дагестана на высотах 800–1044 м над уровнем моря, оказались несколько крупнее шишкочагод с деревьев хунзахской внутреннегорной популяции (1532 м).

Выявленные различия зависят от многих факторов: степени наследственной гетерогенности, условий произрастания, фитоценологических взаимовлияний, возрастной неоднородности и т.д., тесно взаимодействующих друг с другом, тем более, что признаки генеративной сферы у хвойных деревьев считаются более устойчивыми [12;5;11].

Таблица 2. – Межпопуляционная изменчивость количественных признаков шишкочагод *T. baccata*

Популяц ии (высота над ур.м.)	Признаки							
	Длина шишкочагод ы, мм	Ширина шишкочагод ы, мм	Масса шишкочаго ды мг	Диамет р воронк и, мм	Ширин а семени (узкая), мм	Ширина семени (широкая , мм	Длина семени , мм	Масса семени, мг
Кайтагс кая (800 м)	7,6±0,07	8,1±0,07	403,8±7,16	5,0±0,0 5	4,2±0,0 2	4,8±0,02	5,8±0,0 3	77,2±0, 59
	11,7	10,0	21,7	12,2	4,4	5,7	6,8	9,4
Буйнакс кая (977 м)	8,0±0,13	7,9±0,07	460,1±8,35	5,9±0,0 7	4,3±0,0 2	4,9±0,03	5,9±0,0 4	81,0±1, 13
	19,9	10,4	22,2	13,8	6,3	8,5	7,3	17,0
Казбеков с кая (1044 м)	7,4±0,08	8,0±0,06	373,4±8,04	4,8±0,0 3	3,9±0,0 3	4,5±0,02	5,3±0,0 4	65,0±0, 81
	13,2	9,1	26,4	8,9	7,9	5,7	8,6	15,3
Хунзахс кая (1532 м)	6,5±0,04	7,8±0,05	399,6±5,48	5,4±0,0 3	4,4±0,0 2	5,0±0,02	6,0±0,0 3	89,3±1, 00
	6,9	7,6	16,8	7,1	4,8	5,6	6,2	13,7
Общее (CV,%)	16,3	9,4	23,2	13,7	7,3	7,6	8,4	18,1
F между популя- ми	61,9***	4,8**	26,5***	109,8** *	111,4** *	78,7***	86,9** *	143,9** *
F между деревьям и	12,5***	14,5***	11,8***	6,0***	8,3***	16,7***	26,8** *	22,9***

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

В нашем случае низкая вариабельность средних значений признаков генеративных органов тиса ягодного (кроме массы шишкочагод) свидетельствует, с одной стороны, о высокой генетической детерминированности линейных признаков шишкочагод и семян, с другой стороны, о стабильности почвенно-климатических условий мест произрастания независимо от физико-географических показателей этих же мест. Несколько выше оказались показатели изменчивости массы шишкочагод, что определяется условиями питания, освещения и т.д их места прикрепления в кроне. Низкие показатели CV признаков шишкочагод 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 [10].

Ранее на разных видах показано, что в более суровых по климатическим показателям условиях размеры плодов и шишкочагод уменьшаются. Такая закономерность выявлена для *Juniperus virginiana* [17], *Mimulus longiflorus* [16], *Pinus sibirica*, *Picea obovata*, *Pinus sylvestris* [9], *Juniperus oblonga* [1]. У тиса ягодного по показателям признаков шишкочагод такая тенденция также подтверждается (рис. 1) 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. Выше было отмечено, что 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 шишкочагод хунзахской популяции позволяет нам сделать заключение, во-первых, о наличии определенных генетически закрепленных отличий между внутреннегорной и предгорными популяциями. Во-вторых, о более высокой дессиминационной 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 шишкочагод.

В целом можно признать, что межпопуляционные различия чаще обусловлены действием общих условий места произрастания на микроэволюционные адаптивные преобразования, а внутрипопуляционные

– больше зависят от генетических и возрастных особенностей каждой особи. Все учтенные признаки шишкочагод *T. baccata*, кроме признака «ширина шишкочагоды», 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 шишкочагоды» (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 шишкочагод; 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 шишкочагоды» (2,2%). Во внутривидовую изменчивость наибольшим вкладом характеризуются признаки «ширина шишкочагоды» (9,9%), «длина семени» (12,1%) и «масса семени» (8,6%) (рис.1).

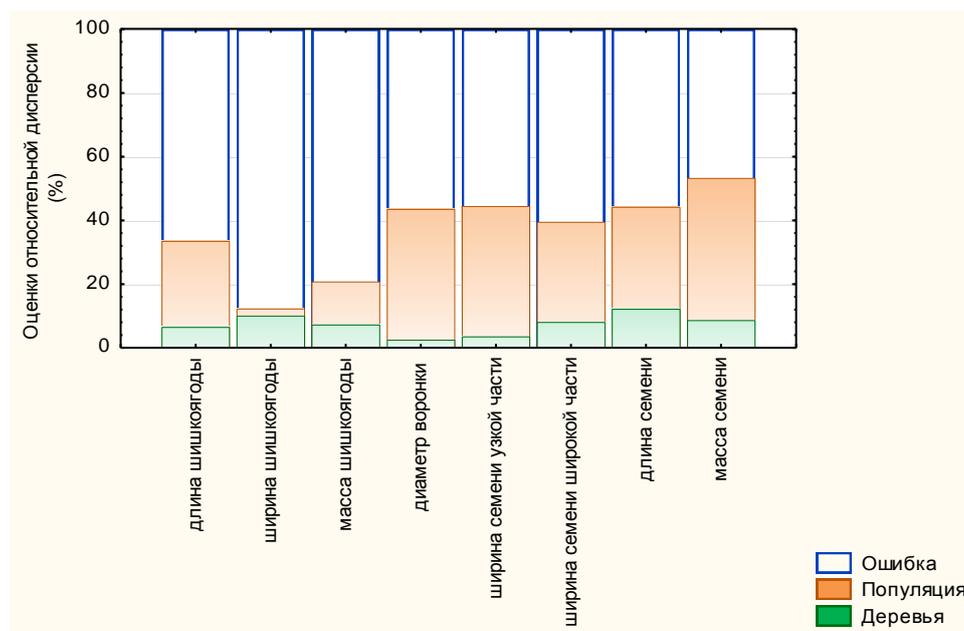


Рис.1. Относительные компоненты дисперсии по итогам двухфакторного дисперсионного анализа для признаков генеративных органов *T. baccata*

Оценку влияния комплекса экзогенных факторов на признаки шишкочагод и семян изучаемых популяций проводили с применением двухфакторного дисперсионного анализа (h^2), а долю в этом влиянии, обусловленное различием межпопуляционных условий определяли по коэффициенту детерминации (r^2) (табл. 3).

Таблица 3. – Результаты дисперсионного и однофакторного регрессионного анализов для признаков шишкочагод *T. baccata*

Признаки	Фактор	$h^2, \%$	$r^2, \%$	r_{xy}
Длина шишкочагоды	дерево	6,4		
	популяция	27,1	16,1***	-0,40***
Ширина шишкочагоды	дерево	9,9		
	популяция	2,3	0,37***	-0,06
Масса шишкочагоды	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	37,5	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 шишкочагоды ($r^2 = 18,3\%$) и масса семени ($r^2 = 12,9\%$). В первом случае отмечена отрицательная связь с высотой над уровнем моря, а во втором – положительная, то есть с высотой над уровнем моря длина шишкочагоды 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 массу шишкочагод ($r^2 = 0,4\%$), и это влияние статистически не доказано, что

подтверждает известную высокую экологическую зависимость весовых признаков.

В целом, диаметр воронки, ширина семени (узкая и широкая части), длина семени и масса семени имеет тенденцию к увеличению, а длина и ширина шишкочагоды к уменьшению с высотой над уровнем моря (табл. 3).

Для изучения взаимовлияния и взаимосвязи между признаками шишкочагод в зависимости от условий места произрастания популяций был применен корреляционный анализ. При этом изменение связей признаков шишкочагод в меняющихся условиях среды, как показано в работах Ростовской [13] связывают с включением регуляторных механизмов, которые контролируют процессы роста и морфогенеза при адаптации.

Корреляционный анализ выявил статистическую достоверность связей между большинством пар признаков шишкочагод (табл.4). Достоверная положительная корреляция, как на внутривнутрипопуляционном, так и в объединенной выборке наблюдается во всех популяциях между массой шишкочагод, длиной шишкочагоды, шириной шишкочагод и массой семян. Это и понятно, так как эти признаки имеют взаимозависимости близкие к функциональным. Между длиной шишкочагод, шириной шишкочагод и диаметром воронки связи также, в основном, положительные и достоверные. При положительной зависимости между массой шишкочагод 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 шишкочагоды, массой семян и длиной шишкочагоды, а также между шириной шишкочагоды, диаметром воронки и массой семян. Слабая, но положительная связь доказана между длиной шишкочагоды и диаметром воронки. Признаки «длина шишкочагоды» и «масса семян», «ширина шишкочагоды» и «масса семян», и «ширина шишкочагоды» и «диаметр

воронки» характеризуются очень слабой не доказанной и противоречивой корреляционной зависимостью. Независимы друг от друга признаки «ширина шишкягоды» и «диаметр воронки».

Наиболее сильные и достоверные связи массы шишкягоды с длиной и шириной шишкягоды наблюдается в популяции с 1040 м над уровнем моря.

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

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

Таблица 4. – Коэффициенты корреляции для признаков шишкягод *T. baccata*

Признаки	Высота над уровнем моря				Общая
	800	977	1040	1532	
Масса шишкягоды – длина шишкягоды	0,72*	0,66*	0,80*	0,41*	0,64*
Масса шишкягоды – ширина шишкягоды	0,41*	0,51*	0,78*	0,46*	0,50*
Масса шишкягоды – диаметр воронки	0,22*	0,28*	-0,05	0,39*	0,33*
Масса шишкягоды – масса семян	0,08	0,15	0,38*	0,44*	0,28*
Длина шишкягоды-ширина шишкягоды	0,23*	0,34*	0,62*	0,17*	0,35*
Длина шишкягоды-диаметр воронки	0,17*	0,25*	0,06	0,20*	0,17*
Длина шишкягоды-масса семян	0,08	-0,04	0,18	0,10	-0,10*
Ширина шишкягоды-масса семян	-0,04	0,14	0,50*	0,41*	0,11*
Ширина шишкягоды-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 шишкочагод, малоинформативным оказался признак «ширина семени широкой части» (табл.5).

Таблица 5. – Итоги дискриминантного анализа показателей признаков шишкочагод объединенной выборки *T. baccata*

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

Последний является одновременно показателем полноценности семян в зависимости от условий их питания и созревания, и изменяется в несколько больших пределах, чем показатели узкой части семян (табл.2).

Матрица классификаций выявила широкий спектр разброса показателей признаков и не дала 100% классификации ни для одной популяции (табл. 6). 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 6. – Классификационная матрица показателей признаков шишкочагод популяций *T baccata* по результатам дискриминантного анализа

Популяции	Точность классификации,%	Кайтагская	Буйнакская	Казбековская	Хунзахская
Кайтагская	70,7	37	87	2	24
Буйнакская	58,0	42	1	106	1
Казбековская	70,7	106	19	20	5
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 (табл.7). Дистанцируются также буйнакская и казбековская популяции. Одну общую группу составляют кайтагская и буйнакская популяции.

Таблица 7. – 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 (рис. 2) также подтверждает отмеченную выше близость или удаленность популяций по совокупности их признаков.

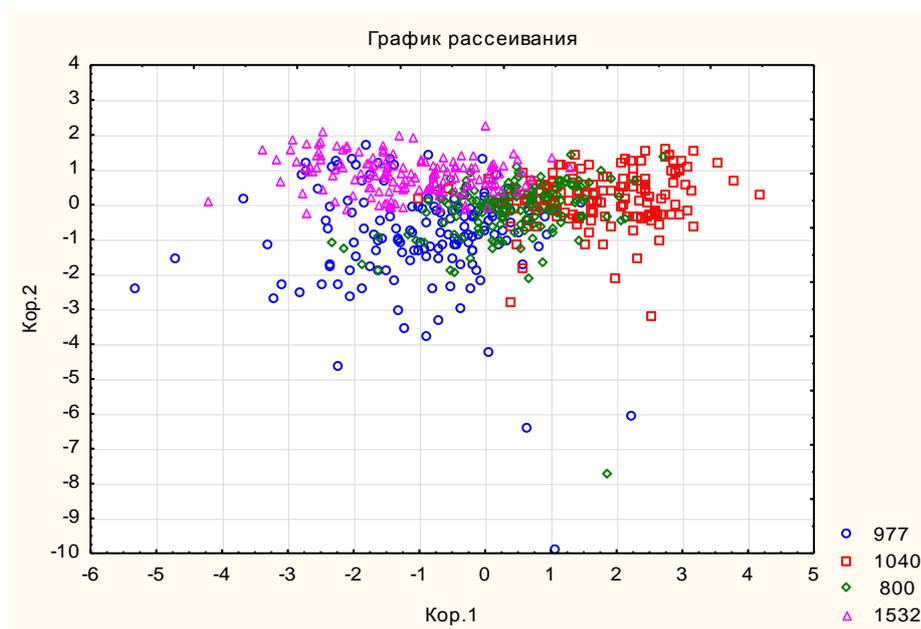


Рис. 2. Рассеивание объектов в пространстве двух канонических корней.

При этом расположение объектов вдоль первой оси мы связываем с особенностями климатических и почвенных условий мест произрастания популяций. Разброс показателей вдоль второй оси отражает

внутрипопуляционные различия между деревьями, в том числе по возрастным и иным показателям.

Выводы

1. Наибольший вклад в межпопуляционные различия вносит признак «диаметр воронки» по сравнению с такими признаками как ширина, длина и масса шишкочкогод. Значительные абсолютные показатели этого признака в буйнакской популяции связаны с вытянутой формой шишкочкогод, а в хунзахской популяции, наоборот, с уплощенной формой шишкочкогод.

2. Низкая вариабельность средних значений признаков генеративных органов тиса ягодного (кроме массы шишкочкогод) свидетельствует о высокой генетической детерминированности линейных признаков шишкочкогод и семян и стабильности почвенно-климатических условий мест произрастания *T. baccata* независимо от физико-географических показателей этих же мест.

3. Стабильность показателей массы семян, относительно крупные их размеры и более приплюснутая форма шишкочкогод хунзахской популяции свидетельствуют о наличии определенных генетических отличий между внутреннегорной и предгорными популяциями, а более высокая дессиминационная активность первой популяции направлена на самосохранение в связи с менее благоприятными для данного вида условиями. При этом межпопуляционные различия по признакам семян выражены сильнее, чем различия по признакам шишкочкогод.

4. Наиболее сильные и достоверные связи признака массы шишкочкогоды с длиной и шириной шишкочкогоды наблюдается в популяции с 1040 м над уровнем моря. В популяции с высоты 1532 м над уровнем моря у всех признаков (кроме длины шишкочкогоды и массы семян) связи достоверные, положительные, но несколько ниже, чем в других популяциях, что объясняется низкими абсолютными показателями всех признаков шишкочкогод и большей стабильностью признаков семян.

5. Классификационная матрица выявила широкий спектр разброса показателей признаков и не дала 100% прогноза ни для одной популяции. Суммарная точность классификации составила 71,5%. Наибольшей степенью самоидентичности отличается хунзахская популяция (86,7%), наименьшей буйнакская (58,0%), что подтверждается и расстояниями Махаланобиса между заданной точкой и центром масс, с учетом рассеивания показателей в эллипсоидном пространстве.

Литература

1. Асадулаев З.М, Садыкова Г.А. Структурная и ресурсная оценка природных популяций можжевельника продолговатого в Дагестане. - М.: Наука ДНЦ, 2011. - 183 с.
2. Базаев А.Б. Тис ягодный в горных лесах Осетии. Особенности строения и возобновительный потенциал дис. ... канд. биол. наук. СПб.: РГБ, 2006. - 123 с.
3. Гриценко В.В. Эколого-генетическая организация изменчивости популяций некоторых видов растений и насекомых. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1989. - 21 с.
4. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. М.: Колос. 1979. - 416 с.
5. Кузьмина Н. А. Изменчивость генеративных органов сосны обыкновенной в Приангарье // Селекция хвойных пород Сибири. – Красноярск, 1978. - С. 96–120.
6. Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: высшая школа, 1980. - 293 с.
7. Майр Э. Популяция, виды и эволюция. М.: Мир, 1974. - 464 с.
8. 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.
9. Мамаев С.А. формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М.: Наука. 1973. - 284 с.
10. Маллалиев М.М., Асадулаев З.М. Соляные и эдафические особенности дифференциации парциальных флор Внутреннегорного Дагестана // Сравнительная флористика: анализ видового разнообразия растений. Проблемы. Перспективы «Толмачовские чтения»: материалы X Междунар школы-семинара. Краснодар. Кубанский гос. уни-т, 2014. - С. 186-187.
11. 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.
12. Петров С.А. Закономерности внутривидовой изменчивости видов древесных растений // Проблемы эволюционной и популяционной генетики. Махачкала. 1978. - С. 54-59.
13. Ростова Н.С. Корреляции: структура и изменчивость СПб.: Изд-во С.-Петербур. Ун-та. 2002. - 308 с.
14. Семериков Л.Ф. Популяционная структура дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) // В сб.: Исследование форм внутривидовой изменчивости растений. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1981. - С. 25-51.

15. Слепых В.В., Шидер Т.Г., Котляров И.И., Придня М.В. Тис ягодный в центральной части Северного Кавказа // Электронный журнал «ИССЛЕДОВАНО В РОССИИ» Москва: ФГУ «НИИгорлесэкол», 2004. - С. 1250-1260.
16. Beeks R.M. Variation and hybridization in southern California populations of *Diplacus* (*Scrophulariaceae*), *Aliso*, 5. 1962. - P. 83-122.
17. Flake R.H., von Rudloff E., Turner B.L. Quantitative study of clinical variation in *Juniperus virginiana* using terpenoid data, *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 64. 1969. - P. 487-494.
18. Soule M.E. Allometric variation. I. The theory and some consequences // *Amer. Naturalist*. 1982. V. 120. № 6. - P. 751-764.
19. Marta Dubreuil, Miquel Riba, Santiago C. Gonzalez-Martinez, Giovanni G. Vendramin, Federico Sebastiani, and Maria Mayol. Genetic effects of chronic habitat fragmentation revisited: Strong genetic structure in a temperate tree, *Taxus baccata* (Taxaceae), with great dispersal capability // *American Journal of Botany* 97(2) America. 2010. - С. 303-310.
20. Richard W. Spjut. Overview of Genus *Taxus* (Taxaceae): The Species, Their Classification, and Female Reproductive Morphology // The World Botanical Associates, Inc Bakersfield, California. 1999. - 29 с.

References

1. Asadulaev Z.M, Sadykova G.A. Strukturnaja i resursnaja ocenka prirodnyh populacij mozhzhevel'nika prodolgovatogo v Dagestane. - M.: Nauka DNC, 2011. - 183 s.
2. Bazaev A.B. Tis jagodnyj v gornyh lesah Osetii. Osobennosti stroenija i vozobnovitel'nyj potencial dis. ... kand. biol. nauk. SPb.: RGB, 2006. - 123 s.
3. Gricenko V.V. Jekologo-geneticheskaja organizacija izmenchivosti populacij nekotoryh vidov rastenij i nasekomyh. Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. L., 1989. - 21 s.
4. Dospehov B.A. Metodika polevogo opyta. M.: Kolos. 1979. - 416 s.
5. Kuz'mina N. A. Izmenchivost' generativnyh organov sosny obyknovennoj v Priangar'e // Selekcija hvojnnyh porod Sibiri. – Krasnojarsk, 1978. - S. 96–120.
6. Lakin G.F. Biometrija. M.: vysshaja shkola, 1980. - 293 s.
7. Majr Je. Populjacija, vidy i jevoljucija. M.: Mir, 1974. - 464 s.
8. Mamaev S.A. O problemah i metodah vnutrividovoj sistematiki drevesnyh rastenij II. Amplituda izmenchivosti // Tr. In-ta jekologii rastenij i zhivotnyh UF AN SSSR. 1969. Vyp. 64. - S. 3-38.
9. Mamaev S.A. formy vnutrividovoj izmenchivosti drevesnyh rastenij. M.: Nauka. 1973. - 284 s.
10. Mallaliev M.M., Asadulaev Z.M. Soljarnye i jedaficheskie osobennosti differencieacii parcial'nyh flor Vnutrennegornogo Dagestana // Sravnitel'naja floristika: analiz vidovogo raznoobrazija rastenij. Problemy. Perspektivy «Tolmachovskie chtenija»: materialy X Mezhdunar shkoly-seminara. Krasnodar. Kubanskij gos. uni-t, 2014. - S. 186-187.
11. Nikolaeva A. V., Kuznecov M. E. Vnutri- i mezhpuljacionnaja izmenchivost' shishkojagod i kolichestva semjan v nih u *Juniperus excelsa* Bieb v Krymu // Promyshlennaja botanika, 2010, vyp.10. - S. 113-117.
12. Petrov S.A. Zakonomernosti vnutripuljacionnoj izmenchivosti vidov drevesnyh rastenij // Problemy jevoljucionnoj i puljacionnoj genetiki. Mahachkala. 1978. - S. 54-59.
13. Rostova N.S. Korreljicii: struktura i izmenchivost' SPb.: Izd-vo S.-Peterb. Un-ta. 2002. - 308 s.
14. Semerikov L.F. Populjacionnaja struktura duba chereshchatogo (*Quercus robur* L.) // V sb.: Issledovanie form vnutrividovoj izmenchivosti rastenij. Sverdlovsk: UNC AN SSSR, 1981. - S. 25-51.

15. Slep'yh V.V., Shider T.G., Kotljarov I.I., Pridnja M.V. Tis jagodnyj v central'noj chasti Severnogo Kavkaza // Jelektronnyj zhurnal «ISSLEDOVANO V ROSSII» Moskva: FGU «NIIGorlesjekol», 2004. - S. 1250-1260.
16. Beeks R.M. Variation and hybridization in southern California populations of *Diplacus* (Scrophulariaceae), *Aliso*, 5. 1962. - P. 83-122.
17. Flake R.H., von Rudloff E., Turner B.L. Quantitative study of clinical variation in *Juniperus virginiana* using terpenoid data, *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 64. 1969. - P. 487-494.
18. Soule M.E. Allometric variation. I. The theory and some consequences // *Amer. Naturalist*. 1982. V. 120. № 6. - P. 751-764.
19. Marta Dubreuil, Miquel Riba, Santiago C. Gonzalez-Martinez, Giovanni G. Vendramin, Federico Sebastiani, and Maria Mayol. Genetic effects of chronic habitat fragmentation revisited: Strong genetic structure in a temperate tree, *Taxus baccata* (Taxaceae), with great dispersal capability // *American Journal of Botany* 97(2) America. 2010. - S. 303-310.
20. Richard W. Spjut. Overview of Genus *Taxus* (Taxaceae): The Species, Their Classification, and Female Reproductive Morphology // The World Botanical Associates, Inc Bakersfield, California. 1999. - 29 c.