
**А. Б. БАЗАЕВ,
А. В. ГРЯЗЬКИН,
Х. М. ХЕТАГУРОВ**

ТИС ЯГОДНЫЙ НА КАВКАЗЕ

МОНОГРАФИЯ

УДК 630

ББК 43.8я73

Б 17 **Базаев А. Б.** Тис ягодный на Кавказе : монография /
А. Б. Базаев, А. В. Грязькин, Х. М. Хетагуров. — Санкт-
Петербург : Лань, 2021. — 132 с. : вклейка (4 с.). — Текст :
непосредственный.

ISBN 978-5-8114-8077-7

Коллективный научный труд «Тис ягодный на Кавказе» выполнен по материалам длительных экспедиционных работ. Полевые исследования проводились в самых удаленных урочищах по всему Северному Кавказу. За 18 лет авторами собран и систематизирован значительный объем полевых данных и материалов из научных изданий. Монография состоит из 6 глав, списка литературы из более 200 источников и приложений. В списке литературы перечислены работы, которые прямо или косвенно касаются темы исследования.

УДК 630
ББК 43.8я73

Рецензенты:

Р. Г. КАБИСОВ — доктор биологических наук,
профессор Горского государственного аграрного университета;
Н. Н. ЛАЩИНСКИЙ — доктор биологических наук, главный научный
сотрудник лаборатории географии и экологии биоразнообразия
Центрального сибирского ботанического сада СО РАН.

Обложка
П. И. ПОЛЯКОВА

© Издательство «Лань», 2021
© Коллектив авторов, 2021
© Издательство «Лань»,
художественное оформление, 2021

ВВЕДЕНИЕ

Тис ягодный — вид, занесенный в Красную книгу России. Площади лесов с участием тиса в их составе неуклонно уменьшаются. Состояние изученности тиса нельзя признать удовлетворительным. Крайне мало данных о распространении тиса ягодного на Кавказе и на территории Республики Северная Осетия — Алания в частности. Отсутствуют сведения о структуре фитоценозов с участием тиса в их составе, о влиянии на рост тиса биотических и абиотических факторов, об особенностях воспроизводства тиса в условиях горного рельефа.

Уменьшение площади лесов с участием тиса в их составе связано с комплексом факторов, одним из которых является нарушение условий воспроизводства тиса, и в первую очередь семенного возобновления. Решение этой проблемы позволит сохранить существующий ареал тиса и расширит наши представления об условиях произрастания этого уникального вида.

Морфологические признаки рода *Taxus* изучены далеко не полно (Ругузов, 1974; Крюсман, 1986). Современные работы по морфологии и анатомии тисовых не касаются вопросов структуры тканей хвои и побегов. Отсутствуют сведения о структуре покровных тканей, позволяющих судить о ксероморфности данного вида, произрастающего в различных экологических условиях.

Результаты проведенных исследований будут способствовать углублению знаний о биологии, условиях произрастания этого уникального вида и особенностях его естественного возобновления.

Цель настоящей работы — изучение особенностей структуры фитоценозов с участием тиса в их составе, исследование факторов, влияющих на естественное возобновление тиса ягодного, выявление морфолого-анатомических особенностей структуры кроны, побегов и хвои тиса, произрастающего в различных условиях.

Для достижения поставленной цели были решены следующие задачи.

1. Изучить структурные особенности фитоценозов с участием тиса, произрастающих на разных элементах рельефа в горных лесах Северного Кавказа.

2. Привести в известность места компактного произрастания тиса на территории Северного Кавказа.

3. Оценить состояние естественного возобновления тиса в разных условиях произрастания.

4. Охарактеризовать морфологические и анатомические особенности вегетативных органов тиса, сформировавшихся в разных условиях произрастания.

Работа представляет собой комплексное геоботаническое исследование горных лесов Северного Кавказа в пределах ареала распространения тиса ягодного. Проведенные нами исследования позволили выявить особенности структуры фитоценозов с участием тиса в их составе, определить местонахождение наиболее крупных тисовых рощ на территории Северного Кавказа. Показано, что лесные фитоценозы с участием тиса ягодного характеризуются значительной неоднородностью состава и структуры растительного покрова. Изучены особенности семенного возобновления тиса ягодного на разных элементах рельефа и особенности структуры подроста по возрасту, высоте и жизнеспособности. Дана оценка успешности естественного возобновления тиса в зависимости от особенностей структуры фитоценозов и высоты над у. м. На микроскопическом уровне проведено анатомо-морфологическое исследование структуры хвои и побегов, сформировавшихся в различных условиях произрастания.

В работе дана оценка современного состояния горных лесов с участием тиса ягодного и его возобновительного потенциала.

Выявленные анатомо-морфологические особенности хвои и побегов могут быть использованы для определения ксероморфности разных экотипов тиса ягодного.

Основные положения данной работы докладывались на международных и всероссийских совещаниях и конференциях (Владикавказ, 1998, 2002, 2008, 2016, 2017; Санкт-Петербург, 1999, 2004, 2012, 2016, 2021; Пенза, 2001; Пятигорск, 2010; Сухум (Абхазия), 2011, 2016; Уфа, 2017; Бол-

гария, 2020; Восточное Сараево (Босния и Герцеговина), 2020). По материалам проведенных исследований подготовлено более 40 научных статей и тезисов докладов, отражающих основные итоги проделанной работы.

Глава 1

СОСТОЯНИЕ ВОПРОСА

1.1. ОБЩИЕ СВЕДЕНИЯ О ТИСЕ ЯГОДНОМ

Первые сведения о тисе ягодном в литературе появились в Древней Греции. Древнегреческий философ и мыслитель Плиний писал о том, что люди, пившие из тисовых кубков, нередко отравлялись и что деревообработчики, работавшие с тисом, страдали кожными заболеваниями (Загуровская, 1981). Египтяне и греки называли тис «деревом смерти», высаживали его на кладбищах, держали ветки в руках в знак траура. Считалось также, что не только разные части тиса, но даже тень и запах его вредны для животных и насекомых. П. М. Вергилий 42–38 гг. до н. э. (Scheda, 1969) в «Буколиках» предупреждает: «Не допускай, чтобы тис рос около пасеки».

Древние явно преувеличивали ядовитость тиса. Лошади и коровы действительно чувствительны к содержащемуся в хвое и коре тиса ядовитому алкалоиду, но зайцы, олени и зубры употребляют ветви и кору тиса в пищу (Комжа, 1988). И для человека, если он соблюдает элементарные правила, работа с древесиной тиса не представляет особой опасности.

Массовое уничтожение тиса началось в XVI в., когда во многих странах мира стало интенсивно развиваться судостроение. Для подводных и подземных сооружений тис незаменим. В этом случае сохранность его гораздо выше, чем у металла.

Естественно, что широкая сфера использования древесины тиса породила спрос на нее и высокие закупочные цены. Этим пользовались те, кому принадлежали тисовые рощи. Так, в XVIII в. часть дани феодалам крестьяне вносили древесиной тиса (Загуровская, 1981).

1.2. МЕСТО ТИСА ЯГОДНОГО В СИСТЕМАТИКЕ РАСТЕНИЙ

Тис ягодный (*Taxus baccata* L.) — порядок Хвойные (*Coniferales*), семейство Тисовые (*Taxaceae* Lindl.). Семейство *Taxaceae* тесно примыкает к *Cephalotaxaceae* и *Podocarpaceae* и имеет, вероятно, общее с ними происхождение. В семейство Тисовые входит 3 рода и около 20 видов, распространенных в Северном полушарии.

Род *Taxus* L. был описан К. Линнеем в 1737 г. Он входит в состав семейства *Taxaceae*, насчитывающего три рода, из которых один (*Taxus* L.) представлен в естественном состоянии на территории Европейской части России только одним видом *Taxus baccata* L. — тис ягодный. На Дальнем Востоке России растет *Taxus cuspidata* Sieb. et Succ. — тис остроколючный (дальневосточный), который близок к тису ягодному. В Европейской части России он встречается только в культуре (Заклинская, 1958).

Современные представители семейства *Taxaceae* отнесены к порядку *Taxaceae* и стоят в начале филогенетического ряда семейств этого порядка (Pilger, 1903; Florin, 1951; Zimmerman, Tomlinson, 1970).

История семейства *Taxaceae*, по данным А. Н. Криштофовича (1959), начинается с нижнеюрского семейства *Paleotaxus*, и несколько позднее выделяется уже настоящий тис — *Taxus jurassica*, который вместе с другими представителями этого семейства (*Austrotaxus* и *Anemotaxus*) заселял обширные пространства.

В рамках классической систематики, признающей видами таксоны крупного объема — линнеоны, а географические изоляты трактующей как географические подвиды, будет наиболее правильной трактовка рода *Taxus*, принятая в свое время еще Пильгером (Pilger, 1916). В составе вида *Taxus baccata* он различает семь подвидов:

- 1) *Taxus baccata* subsp. *enbaccata* Pilger (Европа, Западная Азия, Азия, Северная Африка);
- 2) *Taxus baccata* subsp. *wallichiana* (Zucc.) Pilger (Гималаи);
- 3) *Taxus baccata* subsp. *cuspidata* (Sieb. et Zucc.) Pilger (Япония);

4) *Taxus baccata subsp. brevifolia* (Nutt.) Pilger (Западная часть Северной Америки);

5) *Taxus baccata subsp. canadensis* (Marsh.) Pilger (Западная приатлантическая часть Северной Америки);

6) *Taxus baccata subsp. floridiana* (Nutt.) Pilger (Флорида);

7) *Taxus baccata subsp. globosa* (Schlecht.) Pilger (Мексика).

С точки зрения Пильгера и его последователей, виды *Taxus baccata* — тис ягодный (тис европейский) — и *Taxus cuspidata* — тис остроконечный (тис дальневосточный) — всего лишь подвиды единого политипного тиса — *Taxus baccata sensulato*, встречающиеся на территории России в естественном состоянии.

Интересующий нас вид тиса — *Taxus baccata* — отличается высоким полиморфизмом, свойственным главным образом вегетативной сфере растения. В литературе описано много природных и садовых форм тиса ягодного. В капитальной сводке «Деревья и кустарники СССР» (1949, т. 1) приведено 48 форм этого вида, в основу их классификации положен признак формы роста. Отдельные формы сгруппированы по признакам окраски хвои, они перечислены, но описания форм не дано. Из классификации, составленной В. В. Ухановым (1949), обработавшим сесеиство *Taxaseae* для вышеприведенного издания, видно, что изменчивость тиса ягодного весьма высока. Приведено пять основных форм роста:

1 — колонновидные или пирамидальные, с ветвями, направленными вверх;

2 — со свисающими побегами;

3 — распростертые;

4 — карликовые;

5 — нормального роста.

В пределах этих категорий выделены группы форм с различной окраской хвои: хвоя зеленая, хвоя желтая или желто-пестрая и т. д.

В результате исследований по роду *Taxus* в гербарии БИН АН бывшего СССР, в институтах ботаники АН бывших Азербайджанской ССР, Армянской ССР и Грузинской ССР

установленная А. В. Фоминым (1928) вариация *Taxus baccata var. caucasica Form.* подтверждена З. И. Гумбатовым (1989). Кроме морфологических отличий кавказских и европейских вариаций тиса ягодного им обнаружены также и анатомо-морфологические и палинологические различия.

По тисовым лесам Кавказа, которые занимают площадь более 2000 га, работ сравнительно мало. Некоторые сведения, касающиеся основных структурных черт, характерных для всего рода и, в частности, тиса ягодного, имеются в сводных работах по систематике и интродукции растений (Арнольди, 1903; Уханов, 1949; Тахтаджян, 1956; Комарницкий и др., 1962; Муравьева, Борхвардт, 1978). Указанные авторы описывают лишь общие морфологические особенности видов рода *Taxus L.*

А. Нејnowicz (1975) в научно-популярной монографии по тису ягодному приводит краткие сведения по анатомии, эмбриологии и кариологии этого вида. Она отмечает, что в развитии генеративных структур наблюдаются существенные различия не только между родами, но и между видами семейства Тисовые.

1.3. АНАТОМИЯ ХВОИ ТИСА

И. А. Ругузов и Г. В. Куликов (1972), Г. В. Куликов и И. А. Ругузов (1973), И. А. Ругузов (1974), изучая ксерофитность и изменчивость анатомических признаков тиса ягодного у трех его садовых форм, произрастающих в различных экологических условиях Крыма и Кавказа, установили, что хвоя имеет элементы мезоморфности и ксероморфности. Авторы считают, что эти признаки строения связаны с субтропическим происхождением тиса в мезоморфных флорах Земли. Вместе с тем резкие климатические изменения, происходившие на европейском материке во время ледникового периода и сопровождавшиеся похолоданием, а в некоторых местах (Средиземноморье) и аридизацией климата, способствовали появлению некоторых ксероморфных признаков в строении хвои тиса ягодного, таких как образование толстой многослойной верхней кутикулы, «валикообразной» кутикулы на нижней бугорчатой эпидер-

ме, своеобразное расположение устьиц и их погруженность в листовую ткань. Разнообразие современных природных условий, в которых произрастает тис ягодный, нашло отражение в структуре хвои. С ухудшением условий произрастания на Кавказе наблюдается увеличение толщины хвои и палисадности, уменьшение высоты клеток верхней и нижней эпидермы. По количественным анатомическим показателям авторами установлены различия между хвоей женских и мужских особей. Хвоя мужских растений более ксероморфна, чем женских, она более толстая, имеет развитую кутикулу и эпидерму. Ксероморфность тиса ягодного хорошо согласуется с его ксерофитностью. Авторы предполагают, что мужские особи по сравнению с женскими более устойчивы к крайним условиям существования и поэтому преобладают в естественных популяциях.

В связи с исследованиями засухоустойчивости тиса ягодного и некоторых его форм Г. В. Куликовым и И. А. Ругузовым (1973) проведено изучение изменения общего состояния воды и прочности ее удержания структурными элементами хвои. В результате исследований установлено, что в наиболее засушливый период года общими для всех трех форм тиса являются снижение содержания воды в хвое к концу этого периода и увеличение водоудерживающей способности хвои. Хвоя всех исследуемых форм тиса ягодного показала высокую устойчивость к высоким температурам. Полная гибель хвои наступает при температуре 69–70°C.

В результате изучения строения хвои сделан вывод, что условия произрастания и режим освещенности являются существенными факторами в формировании структуры хвои. Изменение лесорастительных условий вызывает глубокие изменения в строении хвои, что обуславливает образование двух основных и резко различных экологических типов: мезоморфного и ксероморфного (Окроецваридзе, 1975).

М. В. Литвинцева (1974) и С. Я. Орлова (1978) дают краткое описание строения хвои разного возраста и распределение в них фенольных соединений. Ими выявлены периоды формирования различных тканей хвои, сроки зрелости и продолжительности его жизни. Максимальное накопление флавоноидов и фенолкарбоновой кислоты (регулято-

ров роста) происходит на 3–4-й год жизни, в период полной зрелости хвои, в то время как хвоя тиса ягодного живет 7–8 лет и более. Многие исследователи (Ругузов, Куликов, 1972; Куликов, Ругузов, 1973; Ворошилова, 1978; Орлова, 1978; Эсау, 1969, 1980; Гумбатов, 1984 и др.) отмечают, что у видов тиса и различных его форм, произрастающих на территории России, в хвое отсутствуют смоляные ходы, гиподерма, механические волокна и склереиды. Rao and Malaviya (1963, 1964 а, б, 1965) в результате изучения развития и распределения склереид в генеративных и вегетативных органах некоторых форм тиса ягодного установили, что наличие склереид присуще не всем формам тиса ягодного — у одних они образуются, у других полностью отсутствуют. В хвое некоторых форм тиса ягодного, произрастающего в Индии, склереиды обнаружены на очень ранней стадии развития паренхимных клеток, содержащих еще ядро и густую цитоплазму. Позднее они подвергаются вторичной склерификации. Заслуживает особого внимания установленная этими исследователями коррелятивная зависимость в развитии склереид и трансфузионной ткани проводящего пучка. Зависимость эта выражается в том, что если образуются склереиды, трансфузионная ткань развивается очень слабо, в то время как мощное развитие трансфузионной ткани связано с практически полным отсутствием склереид. Очевидно, как указывают Rao and Malaviya (1965), эти анатомические структуры выполняют сходные функции. Отсутствие или наличие склереид в хвое различных форм тиса ягодного является устойчивым диагностическим признаком и может быть использовано для решения вопросов систематики таксонов.

На основании собственных данных и сведений, полученных из литературных источников, Г. И. Ворошилова (1978) пришла к выводу о том, что строение мезофилла хвои тиса остроконечного имеет много общего с мезофиллом хвои тиса ягодного. Это подтверждает родственную близость видов в систематическом отношении.

Исследователи отмечают, что на поверхности хвои, в том числе и хвои тиса, происходит образование толстого слоя воска. Однако до сих пор роль воска и влияние экологиче-

ских условий, вызывающих его отложение, остаются еще невыясненными.

В результате изучения физиологической роли воска эпидермы хвойных Дальнего Востока было установлено, что наиболее толстый слой воска откладывается при недостатке воды в почве и при сильной инсоляции. С увеличением слоя воска снижается транспирация. Мощный восковой покров является показателем затрудненного водоснабжения тканей надземных органов. Синтез воска ослабляет эффект воздействия неблагоприятных климатических факторов и сокращает амплитуду обмена веществ (Чернышев, 1984). Данные В. Д. Чернышева интересны тем, что могут помочь объяснить различную степень отложения воска на хвое тиса ягодного, обитающего в разных экологических условиях Кавказа.

R. Florin (1931, 1933, 1951) изучал устьица целых порядков голосеменных растений, в том числе и некоторых представителей семейства Тисовых. Его данные широко используются многими исследователями для сравнительной анатомии голосеменных и покрытосеменных растений. R. Florin установил, что для зрелой хвои характерны два структурных типа устьичных аппаратов.

Первый тип устьиц — моноциклический, когда устьице окружено только побочными клетками, образовавшимися путем непосредственного превращения в них материнских побочных клеток.

Второй тип устьиц — амфициклический, когда устьице окружено побочными и вечноными клетками. Последние могут быть расположены в 1–2 или в несколько кругов, часто неполных.

R. Florin установил, что амфициклический тип характерен практически для всех представителей семейства Тисовых.

Детальное изучение эпидермы и кутикулы, как указывает И. Н. Свешникова (1963, 1966, 1970, 1978), повлекло за собой разработку специальной терминологии, применяемой исследователями при описании эпидермальных структур. Большое внимание разработке классификации устьиц и номенклатуре эпидермальных структур вымерших растений уделил В. А. Красилов (1968, 1978).

За последние десятилетия многими исследователями существенно усовершенствована классификация устьиц для голосеменных (R. Florin, 1931, 1933, 1951; С. В. Мейер, 1965; М. А. Баранова, 1968, 1985; В. А. Красилов, 1968, 1978; С. А. Stace, 1965; Г. С. Сашина, 1975).

Строение эпидермальных структур хвои при изучении хвойных растений используется также для диагностики вымерших растений и их систематического положения (Свешникова, 1952, 1963; Самылина, 1980). И. Н. Свешникова (1978) разработала методику препарирования хвои хвойных на примере современных таксодиевых для изучения на сканирующем электронном микроскопе. В результате исследования она установила, 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. А. Л. Тахтаджян (1966), ввиду особой диагностической важности устьичного аппарата и окружающих его эпидермальных клеток, впервые предложил термин «стоматография».

Определение сроков сбора материала (хвои) исследуемых видов тиса имеет большое значение для точного описания структуры хвои. В. П. Кондрашева и Л. Л. Веселкова (1984) установили, что зимой в клетках мезофилла хвои имеются осмиофильная цитоплазма и диффузный танин. Весной, а затем с постепенным переходом к середине лета начинают образовываться межклетники, вакуоли с осмиофильными зернами. В июле количество крахмала в клетках мезофилла хвои достигает максимума.

Значительно меньше проведено исследований по выявлению внутреннего строения стебля, и отсутствуют работы, освещающие структуру корней. Краткое описание строения древесины некоторых видов тиса приводится в работах А. А. Цымека, В. Н. Сергеевой (1951), А. А. Яценко-Хмелевского (1954 а, б), П. Грегуша (1963), Л. В. Рыфы (1965), Л. И. Лотова (1987). Более подробное описание строения древесины тиса имеется в работе Е. С. Чавчавадзе (1979). Автор указывает, что древесина тиса представлена трахеидами и лучами, тяжевая паренхима встречается спорадически. Годичные кольца выражены отчетливо, ширина их 0,5–

2 мм; переход от ранней древесины к поздней постепенный, ранняя древесина всегда шире поздней. Трахеиды ранней древесины на поперечном сечении квадратные или округло-прямоугольные, а поздней — округло-прямоугольные и округлые. Трахеиды со спиральным утолщением и окаймленные поры расположены диффузно. Лучи простые однорядные, очень редко частично двухрядные от 1 до 34 клеток высотой, преобладают 3–12-слойные.

По данным сравнительного анатомического анализа коры тиса ягодного и тиса остроконечного В. М. Еремин (1972, 1976, 1984) приходит к выводу, что строение этого комплекса тканей обоих видов во многом сходно. Различия наблюдаются только в структуре наружной и вторичной перидермы, мощности их развития, наличии или отсутствии склерифицированных элементов в коре молодых побегов, наличии или отсутствии первичных лубяных волокон. Чрезвычайное сходство в строении вторичного луба обоих видов согласуется с данными об однотипном анатомическом строении их древесины. Л. И. Лотова (1979) не находит различий между этими видами в анатомическом строении вторичной флоэмы.

Данные о строении пыльцевых зерен тиса свидетельствуют о сходстве последних с пыльцой других голосеменных (Зауер, 1950; Erdtman, 1957; Ueno, 1959, 1985; Мейер, Бернгард, 1973; Мейер, 1977; Орел, 1983; Сурова, Гумбатов, 1986; Куприянова, Гумбатов, 1988). Среди исследователей нет единого мнения относительно стратификации спородермы и названия ее слоев пыльцы тиса ягодного. Пока еще не вполне ясны причины заметной деформации пыльцевых зерен. Это отмечается всеми авторами у всех изученных видов рода тис. Отсутствуют также сведения о таксономической значимости признаков пыльцы разных видов тиса.

1.4. ПРОБЛЕМЫ ГОРНОГО ЛЕСОВОДСТВА

В последние десятилетия площадь тисовых насаждений на Северном Кавказе стремительно сокращается. Возникает вопрос: является ли этот процесс естественным или же он всецело связан с интенсивной эксплуатацией лесов? Произ-

растание тиса не связано с определенными формациями. Спорадически он встречается в широколиственных лесах. Обычно единичные экземпляры тиса встречаются во многих типах леса и притом в самых разнообразных физико-географических, орографических и почвенно-грунтовых условиях.

На современном этапе развития лесного хозяйства основной задачей стала охрана природных территорий в целях сохранения биоразнообразия и поддержания в естественном состоянии природных комплексов. Сохранение видового разнообразия в естественных условиях произрастания, целостности природных растительных сообществ должно осуществляться по научно обоснованным программам.

В последнее время активно разрабатывается международная стратегия сохранения биологического разнообразия, однако реальной программы пока нет. Сохранение биологического разнообразия возможно лишь через сохранение различных растительных сообществ в местах их естественного произрастания.

В защитных лесах (ранее — леса первой группы), где запрещены рубки главного пользования, проводятся практически все виды рубок ухода. Новые виды рубок ухода, рубки обновления и переформирования по своим организационно-техническим характеристикам практически являются рубками главного пользования. С введением этих видов рубок стало возможным вовлечение в промышленную эксплуатацию практически всех лесов этой категории (Наставление по рубкам ухода в горных лесах Северного Кавказа, 1993). В наиболее густонаселенных регионах России с большой долей лесов первой группы и наиболее резко выраженными проблемами, связанными с истощением запасов древесины, большая часть лесов первой группы уже оказалась вовлеченной в исключительно интенсивную промышленную эксплуатацию. Формальное запрещение рубок главного пользования (исключение из расчета главного пользования) воспринимается как серьезное ограничение лесозаготовок. Однако целый ряд действующих ведомственных нормативных актов и «Наставление по рубкам ухода...», «Правила заготовки древесины» устанавливают для защитных лесов, где запрещены рубки главного пользования, такой режим экс-

плуатации, который часто позволяет изымать гораздо больше древесины, чем это можно было бы сделать при разрешенных рубках главного пользования. Например, широко используются санитарные рубки, при которых можно древесной вырубать полностью (сплошные санитарные рубки), рубки обновления — вид рубок ухода, предназначенный для удаления перестойных деревьев. Часто такие рубки позволяют изымать из древостоя до 90% запаса.

В настоящее время не все жизненно важные для людей функции лесов могут быть оценены в денежном выражении. К ним относятся: защита почв и горных склонов от эрозии, регулирование стока рек и защита берегов водоемов от размыва, защита нерестовых рек, защита железных и шоссейных дорог от заносов снегом и песком, средообразующая роль лесов, их эстетическое и санитарно-гигиеническое значение — сохранение естественного генофонда.

1.5. ПРОБЛЕМЫ СОХРАНЕНИЯ И ВОССТАНОВЛЕНИЯ ТИСА

Вопросы охраны, защиты и возобновления тиса ягодного изучались в основном на базе заповедников и в культуре. В недавнем прошлом тис европейский был широко распространен по всему югу большой Европы. По данным академика А. А. Гроссгейма (1952), только на Кавказе было известно 111 мест его произрастания.

В настоящее время, именно в связи с уникальными свойствами древесины, ценными эстетическими характеристиками (для целей озеленения населенных мест) тис постепенно истребляется во всех областях его распространения. Так, Ю. А. Нечаев (1957) в свое время сообщал, что «...теперь тис уже редко встречается и в горных лесах Кавказа, и в Карпатах». По словам Ю. А. Нечаева, характер и места распространения тиса ягодного на Северном Кавказе еще недостаточно исследованы. Несколько лучше этот реликтовый вид изучен в Закавказье. Отдельные участки тисовых лесов (локации) объявлены заповедными, например Хостинская роща (Гулисашвили, Махатадзе, 1975). Необходимы более детальное изучение особенностей распространения этой ценной породы и всемерное содействие ее защите, охране и вос-

становлению не только на Кавказе, но и там, где природные условия наиболее благоприятны для произрастания этой вечнозеленой лесообразующей породы.

Изменению географического распространения и характера распределения тисовых насаждений Северной Осетии посвящена заметка К. М. Мирзаева (1957). Он пишет, что в еще сравнительно недавнем прошлом тис имел здесь гораздо более широкое распространение и деревья его достигали гораздо большей высоты и толщины, чем теперь. В доказательство этого он описывает старинную молельню, виденную им близ селения Цей (высокогорье, примерно 2000 м над уровнем моря) и построенную около 800 лет тому назад из массивных тисовых бревен. В настоящее время насаждения тиса ягодного состоят по большей части из небольших деревьев и часто под пологом верхнего яруса, сложенного буком и сопутствующими породами. Автор призывает к энергичной охране этой редкой породы от незаконных рубок, к улучшению ухода за насаждениями и к распространению тиса ягодного путем искусственных посадок.

П. Л. Львов (1959, 1986) сообщает о тисовых рощах в Дагестане, представленных деревьями небольшой высоты. Отдельные особи, по словам автора, достигают 3–4 м высоты и 10–12 см в диаметре ствола. Дагестанские рощи не упоминаются среди мест произрастания тиса даже в таком капитальном труде, как «Флора СССР».

В. М. Коновалов (1957) описывает гигантские единичные экземпляры тиса, которые он наблюдал в Хостинской тисово-самшитовой роще (филиал Кавказского государственного заповедника). Отдельные деревья тиса ягодного достигают высоты 25 м с диаметром ствола до 40 см. Возраст таких крупных деревьев исчисляется одной-двумя тысячами лет (Виноградов-Никитин, Юшкевич, 1926).

Естественное семенное возобновление тиса в природных условиях Кавказа изучалось Л. Б. Махатадзе (1960) в Северной Армении на протяжении 25 лет (1931–1956). Наблюдения велись в бассейне реки Гетик, в Ахнабадской тисовой роще, площадь которой составляла около 25 га. Длительные наблюдения, проводимые автором, показали, что тис в этих условиях плодоносит ежегодно, но обильное плодоношение происходит через 2–3 года. Начало созревания семян чаще

всего приурочено к середине июля, и этот процесс продолжается до конца сентября. После этого наступает продолжительный период покоя семян, длящийся от 20 до 32 мес. Всходы появляются в мае-июне. В урожайные годы, если таковые совпадают с благоприятными условиями среды, количество всходов тиса ягодного составляет в среднем до 14 тыс. экз. на гектар, а в некоторые годы доходит и до 24 тыс.

Несмотря на обильное семеношение тиса ягодного, все же его семенное возобновление в большинстве тисовых насаждений Кавказа затруднено и идет очень медленно. Причины этого разнообразны. Кроме неблагоприятного антропогенного влияния они кроются также и в неблагоприятных условиях окружающей среды (Базаев, Николаев, 2004). Имеет значение и то обстоятельство, что семенами тиса питаются дикие животные (Муравьева, Борхвардт, 1978). Семена также съедобны для птиц, грызунов и насекомых. Следует отметить, что птицы, поедая семена тиса, способствуют его распространению. Такой способ распространения объясняет произрастание единичных экземпляров тиса в местах, значительно удаленных от основного местообитания. На это указывают С. Х. Шхагапсоев, Д. К. Гериев, Н. В. Старикова (1999).

Наиболее успешно семена тиса распространяются с помощью талых вод после снежной зимы, ливневых осадков, крутых склонов, на которых произрастает тис. На воду как агента распространения семян тиса указывает тот факт, что чаще всего местообитания тиса ягодного сосредоточены по берегам горных рек, речушек и ручейков. Наиболее слабое возобновление наблюдается в сухих местообитаниях и на сильнозасоленных почвах.

Семена, попадающие в сухие места и не защищенные от солнечных лучей, быстро теряют влагу и всхожесть. Интенсивный отпад наблюдается из-за температурного шока и недостатка влаги в период набухания, прорастания и на начальных этапах роста.

Выводы. Многие авторы, изучавшие тисовые насаждения на Кавказе, отмечают сокращение ареала тиса и делают вывод о том, что для охраны и защиты этого уникального вида непременным условием является сохранение всего фи-

тоценотического его окружения, что возможно только в результате создания заповедного режима (организация особо охраняемых природных территорий) во всех урочищах и ущельях, где произрастают тис ягодный и его спутники. Необходимость установления такого режима очевидна не только для специалистов, но и для всех, кому дороги уникальная природа, растительность и биологическое разнообразие экосистем Кавказа. Это необходимо делать потому, что нарушение состава и структуры естественных фитоценозов ведет к вымиранию тиса.

Анализ степени изученности представителей рода тис по публикациям разных авторов позволяет говорить о том, что до сегодняшнего дня еще не решены окончательно таксономические вопросы представителей тисовых, недостаточно исследовано внутреннее строение вегетативных и генеративных органов тиса ягодного, нет полных данных о биологии и распространении реликта третичного периода на Кавказе. Если по морфологии вида сформировалось устойчивое мнение специалистов, то по анатомическим особенностям и микроструктуре хвои, семян, пыльцы единого мнения исследователей пока нет.

Введение тиса ягодного в озеленение городов и населенных мест началось сравнительно недавно. Публикации о применении тиса в садовом строительстве единичны. В целом эта древесная порода теплолюбива, поэтому изучение биологических особенностей необходимо продолжать.

Тис ягодный, когда-то в изобилии произраставший во многих горных областях, в настоящее время грозит превратиться в исчезающий вид. Об этом с тревогой пишут многие исследователи и натуралисты. Необходимо тщательно изучить и выявить все места его естественного распространения, выявить особенности его возобновления. Решению этой задачи на территории Кавказа и в первую очередь в лесах Северной Осетии — Алании и посвящены наши многолетние исследования.

На сегодняшний день общая площадь учтенных лесов с тисом ягодным во втором ярусе составляет на территории лесного фонда РСО — Алания менее 100 га. Материалы лесоустройства не содержат сведений о составе и площади древостоев с участием тиса.

Проблема возобновления тиса в естественных условиях остается нерешенной до настоящего времени. Это связано в первую очередь с биологическими особенностями данной породы — медленный рост, низкая всхожесть семян. Без предварительной стратификации прорастание семян тиса может задерживаться на 2–3 года.

Глава 2

ПРОГРАММА И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Как было сказано выше, цель наших исследований — изучение особенностей структуры лесных фитоценозов с участием тиса в их составе, а также изучение возобновительной способности тиса, произрастающего на различных элементах ландшафта, и исследование анатомо-морфологических особенностей хвои, отражающих условия произрастания и изменения, связанные с увеличением возраста хвои.

Достижение поставленной цели стало возможным при решении следующих программных вопросов.

1. Привести в известность места компактного произрастания тиса на территории Северного Кавказа.

2. Изучить структурные особенности фитоценозов с участием тиса в их составе.

3. Дать подробное описание условий произрастания тиса ягодного на разных элементах рельефа.

4. Выявить причины неудовлетворительного возобновления тиса ягодного в условиях естественного произрастания.

5. Провести морфолого-анатомический анализ вегетативных органов тиса (хвои, побегов и стволовой древесины), сформировавшихся в разных условиях произрастания.

2.1. МЕТОДИКА ПОЛЕВЫХ РАБОТ

Изучение особенностей распространения и структуры подроста тиса ягодного проводили под пологом древостоев на северных макросклонах Большого Кавказа. Объекты исследования были выбраны в древостоях с буком восточным в верхнем ярусе. По вертикальному профилю опытные участки расположены на высоте от 700 до 1100 м над уровнем моря.

Методическая основа изучения структуры фитоценозов — работа на пробных площадях и маршрутные исследования. Маршруты намечали после предварительного изучения картографических материалов и таксационных описаний. Закладку временных пробных площадей проводили по свободным ходам с учетом рельефа местности, с последующим изучением таксационных описаний. Пробные площади закладывались в соответствии с требованиями ГОСТ 16128-70 «Площади пробные лесоустроительные». Размер пробной площади, отводимой в древостое, определяется исходя из количества деревьев на пробной площади и среднего расстояния между деревьями в древостое. По ОСТ 56-69-83 («Площади пробные лесоустроительные. Метод закладки») размер пробной площади установлен в пределах 0,5 га при условии, что количество деревьев главной породы на этой пробной площади должно быть не менее 200.

На каждой пробной площади в полевых условиях определяли сомкнутость полога и абсолютную полноту древостоев, состав древостоя и класс возраста, средний диаметр стволов и среднюю высоту деревьев по породам. Диаметр стволов измеряли с использованием специальной мерной вилки с точностью 2 см. На каждой пробной площади выполнен сплошной пересчет деревьев. Высота деревьев определялась с помощью высотомера Блюме-Лейса, точность измерения — 0,5 м. Сомкнутость крон устанавливали с использованием крономера С. В. Белова — КБ-2 (рис. 2.1). Для этого необходимо было провести измерения не менее чем в 200 точках. В каждой точке устанавливали степень заполнения поля зрения кронами деревьев. Все случаи распределяли по 5 вариантам:

- 1 — в поле зрения небо во всех четырех секторах окуляра;
- 2 — из четырех секторов только в одном видны кроны деревьев;
- 3 — из четырех секторов только в двух видны кроны деревьев;
- 4 — из четырех секторов в трех видны кроны деревьев;
- 5 — кроны деревьев видны во всех четырех секторах окуляра (табл. 2.1).



Рис. 2.1
Крономер С. В. Белова КБ-2

Таблица 2.1

Инструментальное определение сомкнутости полога

| | 0 | 0,25 | 0,5 | 0,75 | 1,0 |
|----------------------------|----------|-------------|------------|---------------------|------------|
| Количество случаев (точек) | | | | □ | ... □ |
| Количество случаев | 4 | 42 | 41 | 88 | 38 |

Сомкнутость древесного полога (C) определялась по следующей формуле (пример):

$$C = [(0 \cdot 4) + (0,25 \cdot 42) + (0,5 \cdot 41) + (0,75 \cdot 88) + (1 \cdot 38)] / 213 = (135 / 213) \cdot 100 = 63\%.$$

Тип леса устанавливали по В. Н. Сукачеву с указанием условий мест произрастания по П. С. Погребняку. Бинарное название типа леса давали по преобладающей породе в верхнем ярусе древостоя и по доминирующему виду в составе подлеска или живого напочвенного покрова (травяно-кустарничковый и мохово-лишайниковый ярусы фитоценоза).

При изучении нижних ярусов растительности использовали преимущественно выборочно-статистический метод.

В общепринятую методику учета подроста (Инструкция по сохранению 1984; Правила лесовосстановления, 2019) был внесен ряд изменений. Независимо от густоты подроста и подлеска, их высоты и состояния, во всех случаях закладывались круговые площадки по 10 м^2 с радиусом круга 178,5 см (Грязькин, 1997, 2001).

Предварительная разметка учетных ходов и учетных площадок (УП) на пробных площадях не проводилась, так как общее количество закладываемых площадок обеспечивало требуемую точность и достоверность полученных результатов.

Оценка урожайности семян тиса ягодного осуществлялась по шкале В. Г. Каппера (1926), а также по модельным ветвям и модельным деревьям в соответствии с «Указаниями по лесному семеноводству в Российской Федерации» (2000). Для этой цели в каждом урочище с трех модельных деревьев срезали по три модельные ветки. Затем с каждой ветки семена собирали и взвешивали.

Биометрические характеристики семян определяли с околоплодником и без него. Массу устанавливали при помощи электронных весов с точностью 0,01 г. Длина семян измерялась с точностью 0,1 мм при помощи штангенциркуля.

Световой режим (относительную освещенность) устанавливали с помощью портативного фотоэкспонетра ТКА-люкс (рис. 2.2) с одновременным измерением освещенности на открытом месте и в месте обитания тиса в различных частях кроны. Измеряли приходящую освещенность и отраженную от почвы.

Температуру воздуха и почвы измеряли электронными термометрами в четырех точках (рис. 2.3). Температура воздуха измерялась на высоте 1,3 м и на поверхности почвы. Температуру почвы измеряли на разной глубине — 5, 10 и 20 см.

Образцы почв для анализа брали в активный вегетационный период в горизонте A_1 на всю глубину (около 10 см). Агрохимический анализ почв осуществлен в агрохимической лаборатории Горского государственного аграрного университета.



Рис. 2.2
Портативный люксметр ТКА-люкс



Рис. 2.3
Измерение температуры почвы электронным термометром ТЕ-113

2.2. МЕТОДИКА КАМЕРАЛЬНЫХ РАБОТ

Объектами исследования служили модельные деревья тиса ягодного, произрастающие в естественных условиях на территории лесного фонда Республики Северная Осетия — Алания и других республик, на северных макросклонах Большого Кавказа. Модельные деревья в возрасте от 100 до 220 лет подобраны в буковых лесах на высотах 700, 1000 и 1100 м над уровнем моря. Относительная полнота древостоев составляет 0,5–0,8. Подбор моделей осуществляли с учетом их произрастания на склонах одинаковой крутизны и ориентации по странам света.

При подготовке к световой микроскопии образцы побегов в полевых условиях фиксировали 4%-ным раствором формалина. Затем в лаборатории структуры побегов — хвоя, почки, стебли — без заливки в твердые среды разрезались в водной среде на вибрационном микротоме на срезы толщиной 15–20 мкм по методике В. Б. Скупченко (1979). Срезы помещали для хранения в спиртовой раствор. В процессе изготовления светомикроскопических препаратов под стереоскопическим микроскопом МБС-9 отбирали осевые и несколько боковых срезов каждого образца, которые помещали в воду на 5 мин. Затем их окрашивали гистохимически метиловым зеленым — пиронином по Браше (Дженсен, 1965). Данный реактив позволяет выявлять в ядрах и цитоплазме клеток структуры, содержащие нуклеиновые кислоты, при этом также окрашиваются оболочки и иные структуры клеток. Окраску проводили в течение 2 мин, затем срезы промывали в чистой дистиллированной воде 1–2 мин. В дальнейшем срезы обезвоживались спиртом и заключались в канадский бальзам.

Морфометрический анализ анатомической структуры побегов выполняли в световом микроскопе при помощи модернизированного винтового окулярного микрометра МОВ-1-15, в котором установлены подвижная шкала, дополнительные линза и рукоятка для быстрого перемещения шкалы (Скупченко, 1990). Данный окулярный микрометр позволяет определять под микроскопом площадь контуров любой конфигурации методом их линейного интегрирования. Высокая точность в таких измерениях достигается

применением «формулы прямоугольников» (Выгодский, 1963; Скупченко, 1997). Данная методика измерений позволяет получать сведения о площадях сечений тканей в любом сочетании их встречаемости в поле зрения светового микроскопа. Объем хвоинки определяли по сумме объемов ее отрезков: объем каждого отрезка хвоинки, принимаемого по форме за усеченный конус, рассчитывался по известной высоте и величинам площади нижнего и верхнего оснований.

Глава 3

ФАКТОРЫ ФОРМИРОВАНИЯ ГОРНЫХ ЛЕСОВ

3.1. ОБЩИЕ СВЕДЕНИЯ

Кавказ — полигенетическая складчатая горная система, формировавшаяся в течение многих, многих геологических периодов. Это горная страна с разнообразными природными условиями. Она расположена на перешейке между Черным и Азовским морями на западе и Каспийским морем на востоке — между $47^{\circ}15'$ и $38^{\circ}25'$ северной широты и $36^{\circ}30'$ и $50^{\circ}20'$ восточной долготы.

Большой Кавказ — грандиозное горное поднятие, состоящее из многочисленных хребтов и отрогов длиной более 1500 км и площадью около 150 тыс. км². Большой Кавказ принято делить на три части: от Черноморского побережья до горы Эльбрус — Западный Кавказ; от Эльбруса до Казбека — Центральный Кавказ; восточнее Казбека до Каспийского моря — Восточный Кавказ (Олисаев, 1991).

Центральный Кавказ характеризуется наибольшими высотами (5000–5633 м над уровнем моря). Северные склоны Большого Кавказа образуют Боковой, Скалистый, Пастбищный, Предгорный и Лесистый хребты. Скалистый, Пастбищный, Предгорный хребты продолжаются лишь до Восточного Кавказа.

Основное количество ледников и снежников сосредоточено на пяти- и четырёхтысячниках, которые влияют не только на дебит рек и речушек, но и в целом на климат прилегающих районов. Ледники и снежники Кавказа являются резервуарами пресной воды, отсюда берут начало почти все горные реки региона.

Самые мощные ледники расположены на высокогорном Центральном Кавказе. Хотя снеговая линия здесь лежит на уровне 3500 м над уровнем моря, многие вершины поднимаются значительно выше, их покрывают вечные снега, от ко-

торых во все стороны сползают длинные ледники. Всего на Центральном Кавказе известно более 600 ледников общей площадью 1116 км². Они оказывают существенное влияние на климат прилегающих районов. По данным В. В. Агибаловой (1983), значительная часть ледников расположена на территории Северной Осетии — Алании — 227 ледников, т. е. около 38% от их общего количества на Центральном Кавказе. Площадь оледенения на территории республики составляет 170 км².

3.2. ЗНАЧЕНИЕ РЕЛЬЕФА В ФОРМИРОВАНИИ ГОРНЫХ ЛЕСОВ

Наиболее крупными орографическими элементами Северной Осетии — Алании являются: на севере республики — равнины Предкавказья, на юге — Большой Кавказ. Основной орографический план горной части республики соответствует плану Большого Кавказа с субширотным простиранием. Но при этом хребты ветвятся, образуя горные узлы, от которых отходят отроги — перемычки.

Рельеф территории республики отличается большой сложностью и разнообразием со значительными амплитудами абсолютных и относительных высот, что является следствием длительной геологической истории. Многочисленные хребты, ущелья, реки и их притоки делают карту территории весьма мозаичной.

На территории Северной Осетии — Алании нами исследованы Лесистый, Предгорный, Пастбищный и Скалистый хребты. На склонах этих основных хребтов в пределах территории республики встречаются небольшие роци из тиса ягодного естественного происхождения.

Хребты образуют несимметричные гряды и уступы в рельефе, образованные путём размыва наклоненных в одну сторону (моноклинальных) напластований, состоящих из чередующихся пластов различной твёрдости. Пологий склон совпадает с падением стойких бронирующих пластов, крутой — обнажает «головы» пластов.

Скалистый хребет сложен главным образом карбонатными породами верхней юры и нижнего мела. Северные

склоны хребта сравнительно пологие, южные — крутые, обрывистые, местами принимающие форму эскарпов. От них спускаются мощные шлейфы осыпей. Глубокими поперечными долинами Скалистый хребет делится на ряд массивов. В вершинной части хребта и на его северном склоне развиты карстовые формы рельефа.

Пастбищный хребет представляет собой асимметрично построенную расчлененную гряду. Вершины его не достигают и 2000 м. Восточная часть хребта в бассейне р. Камбилевка денудирована водно-ледниковой эрозией, здесь образовалась Тарская котловина, в формировании которой важную роль играло тектоническое погружение. Хребет сложен карбонатными и терригенно-карбонатными породами верхней юры и нижнего мела. В известняках хребта также широко развит карст.

Предгорный хребет расчленён поперечными долинами на отдельные части, местами он денудирован и поэтому менее выражен в рельефе. Его склоны сравнительно пологи, он сложен палеогеновыми и неогеновыми карбонатными породами.

Лесистый хребет сильно расчленён поперечными долинами на отдельные части, местами он заметно денудирован (продукты природного разрушения горных пород переносятся в пониженные участки, где происходит их накопление, за счет чего рельеф выравнивается). Из-за длительного процесса денудации Лесистый хребет менее других выражен в рельефе. Очертания большинства его вершин округлены, а основная часть склонов сильно выположены. В восточной части Лесистый хребет несколько выше, чем в западной части. Лесистый хребет сложен преимущественно породами палеогенового и неогенового возраста.

Пастбищный, Предгорный и Лесистый хребты иногда называют Черными горами. Отроги и шлейфы Лесистого хребта называют «предлесной полосой». Она является переходом предгорий в Северо-Осетинскую наклонную равнину.

Состав лесов на указанных хребтах различается несущественно. В своей основе — это смешанные леса преимущественно из широколиственных пород. В большей степени состав лесов и их структура зависят от экспозиции склона, его крутизны и высоты над уровнем моря.

3.3. ЗНАЧЕНИЕ КЛИМАТА В ФОРМИРОВАНИИ ЛЕСОВ

На формирование климата Кавказа оказывают влияние многие факторы. Важнейшие из них — широтная зональность и вертикальная поясность. Однако действие этих основных факторов в значительной степени корректируется особенностями географического положения и рельефа. Кроме того, для формирования климата Кавказа весьма важное значение имеет его географическое положение. Кавказ расположен на границе умеренного и субтропического поясов и находится под воздействием влажных воздушных масс, приходящих со стороны Атлантического океана и Средиземноморского бассейна, а также под влиянием сухого континентального климата Иранского нагорья, Средней Азии, Сибири.

Заметное влияние на климат Кавказа оказывают Черное и Каспийское моря. Черное море лежит на пути западных влажных воздушных течений. Они принимают испарившуюся с водной поверхности влагу, ещё более насыщаются и приносят ее с собой на горы Кавказа и увлажняют их. Воздушные массы, направляющиеся со стороны пустынь Средней Азии, проходят над Каспийским морем, в этом случае они не насыщаются в достаточной степени влагой и приходят на Кавказ сухими.

С горным рельефом связана и высотная зональность климата, выражающаяся в изменении температуры и осадков с высотой над уровнем моря. Градиент падения температуры с высотой на каждые 100 м для отдельных участков неодинаков. В целом с увеличением высоты увеличивается количество выпадающих осадков. С увеличением высоты местности возрастает и интенсивность солнечной радиации.

В горах отмечаются большие колебания температур воздуха в течение суток. Почва в солнечные дни сильно прогревается, особенно на склонах южных экспозиций. Температура почвы с увеличением высоты изменяется меньше, чем температура воздуха, а разница между температурами воздуха и почвы становится очень незначительной. В ночные часы поверхностный слой почвы на склонах заметно охлаждается, но в более глубоких слоях его температура превышает температуру воздуха.

Высокие горные хребты оказывают влияние на продвижение воздушных масс. Так, Главный Кавказский хребет преграждает продвижение холодных воздушных масс, надвигающихся с севера. Движение воздушных масс и их трансформация отличаются исключительной сложностью и многообразием. На севере от Ледовитого океана до Кавказа нет существенных орографических препятствий. На юге, наоборот, поднимаются высокие цепи гор. Поэтому во все сезоны года на Северный Кавказ могут проникать различные массы воздуха: холодный сухой воздух Арктики, или насыщенный влагой воздух, сформировавшийся над Атлантическим океаном, или влажный тропический воздух Средиземноморья, или очень редко тоже тропический, но сухой и сильно запылённый воздух из пустынных нагорий Передней Азии и Ближнего Востока. Наибольшее количество осадков связано с западными ветрами, несущими влагу из Атлантики. Их влагу перехватывают склоны гор и возвышенности, обращенные к западу, а на востоке нарастают сухость и континентальность климата, что сказывается на всем ландшафте.

Высокие горные хребты с самыми высокими на Кавказе вершинами, являясь барьером для холодных влагоносных воздушных масс северо-восточного и северо-западного направлений, а также южных теплых ветров, коренным образом меняют ход микроциркуляционных процессов в атмосфере. Тёплые южные ветры не проникают на Северный Кавказ, а холодные и влажные северо-западные наполняют Северо-Осетинскую наклонную предгорную равнину, и обильные осадки орошают северные склоны гор. Наличие ледников создает резкие колебания температуры. Даже в самое тёплое время года в горах ночи прохладные.

Поскольку склоны разной экспозиции и крутизны, то они получают неодинаковое количество тепла. Южные склоны крутизной в 10° весной на $3-4^\circ\text{C}$, а осенью на $5-6^\circ\text{C}$ теплее северных, крутизной 20° — соответственно на $7-8^\circ\text{C}$ и $11-13^\circ\text{C}$, при большей крутизне различия достигают двукратной величины (Гольдцберг, 1961).

Продолжительность сезонов года в горах и в предгорьях значительно различается. В горах по мере поднятия над уровнем моря продолжительность зимы и весны увеличива-

ется, а лета и осени уменьшается. Так, если на высоте 150 м над уровнем моря зима начинается в первой декаде декабря, то на высоте 1800 м над уровнем моря — во второй декаде ноября и заканчивается в конце марта.

Весна (0–15°C) на высоте 1000 м над уровнем моря начинается во второй декаде марта и заканчивается в первой декаде июня, а на уровне 1800 м над уровнем моря начинается в конце марта. Выше 1800 м над уровнем моря устойчивого перехода температуры через 15°C не бывает, весна начинается при более низкой температуре.

Лето (выше 15°C) на высоте 1000 м над уровнем моря начинается в июле и заканчивается в сентябре. На уровне 1800 м над уровнем моря лето длится в среднем всего несколько дней, а выше 1800 м над уровнем моря лета не бывает.

Осень (температура 15–0°C) на высоте 1000 м над уровнем моря начинается в первой декаде сентября и заканчивается в конце ноября. На высоте 1800 м над уровнем моря начинается в первой декаде августа и заканчивается во второй декаде ноября.

В горах возрастает интенсивность ультрафиолетовой радиации. По данным В. Н. Оболенского (1936), в среднем на каждые 100 м подъема интенсивность ультрафиолетовой радиации увеличивается на 3–4%.

Повышенный фон ультрафиолетовой радиации в горах до высоты 2000 м над уровнем моря в умеренной дозе благотворно влияет на человека и животных. Большое влияние на радиационный режим горных склонов оказывает не только их крутизна, но и экспозиция, в связи с чем различаются состав, строение и продуктивность лесных формаций на склонах разных экспозиций и крутизны.

3.4. СТРОЕНИЕ И СОСТАВ ПОЧВ ПОДОГОМ ГОРНЫХ ЛЕСОВ

По результатам почвенных исследований в Дагестане и Осетии В. В. Докучаев установил закон вертикальной зональности почв. В процессе изучения почвенного покрова гор он пришел к выводу, что «рельеф местности в горных

странах является вершителем почвенных судеб» (Докучаев, 1883).

Преобладающие типы почв на территории республики показаны в Приложении 1. Наиболее распространенными почвами в местах естественного произрастания тиса ягодного являются бурые лесные оподзоленные почвы, сформировавшиеся под насаждениями с преобладанием бука, где тис формирует второй ярус. Насаждения с участием тиса ягодного спорадически произрастают на склонах Лесистого, Предгорного, Пастбищного и Скалистого хребтов. На большей части их площади тис не встречается — из-за суровых климатических условий, особенностей рельефа и характеристик почвы.

Приведем описание морфологических признаков профиля бурой горно-лесной оподзоленной почвы (Бясов и др., 2000). Разрез заложен на северном склоне Черных гор в окрестностях г. Алагир (табл. 3.1). Склон — пологий. Буковый лес с примесью граба, во втором ярусе тис. Подлесок отсутствует, напочвенный покров представлен папоротником (*Dryopteris filix-mas L. Schott.*).

Бурые лесные оподзоленные почвы по механическому составу относятся к легкосуглинистым иловато-пылеватым (табл. 3.2). По содержанию пылеватых фракций в материнской породе и генетических горизонтах заметных различий не наблюдается. Фракции физической глины (меньше 0,01 мм) обнаруживают заметные изменения по профилю в связи с выносом их из верхних горизонтов и накоплением в нижних и в материнской породе.

Таблица 3.1

Морфологическое описание профиля бурой горно-лесной почвы

| Горизонт | Мощность, см | Описание |
|----------------|--------------|--|
| A ₁ | 0–16 | Сверху — лесная подстилка мощностью до 2 см, состоящая из буковых листьев, под которой обнаруживается гумусовый почвенный горизонт темно-бурого цвета; рыхлый, комковато-пороховидной структуры, при высыхании сереет. На отдельных комках ясно выступает кремнеземистая присыпка. Переход в следующий горизонт отчетливый, особенно резко — при высыхании |
| | 16 | |

| Горизонт | Мощность, см | Описание |
|------------------|--------------|---|
| A ₂ | 16–29 | Подзолистый, буровато-белесого цвета; комковато-ореховатой структуры, отдельные структурные элементы имеют угловатую форму. Переход в следующий горизонт постепенный, хорошо заметный только при высыхании |
| | 13 | |
| A ₂ B | 29–42 | Переходный, буро-белесый, с отдельными желтовато-коричневыми пятнами-затеками; структура призмовидно-ореховатая, отдельные элементы ее очень плотные, по граням отчетливо белесые; при разламывании распадаются на более мелкие призмочки, по граням тоже белесые. Переход в следующий горизонт постепенный, но хорошо заметный |
| | 13 | |
| B ₁ | 42–70 | Иллювиальный, желтовато-коричневый, отдельные участки имеют ясный красноватый оттенок, на вертикальном изломе структурных элементов — темно-бурые и белесые потеки. Структура — комковато-призмовидная, структурные элементы крупнее, чем в горизонте A ₂ B. Переход постепенный, но достаточно отчетливый |
| | 28 | |
| B ₂ | 70–104 | Иллювиальный, желто-бурый, с красноватым оттенком, окраска неоднородная из-за наличия темных и ржавых пятен; сложение плотное; крупнокомковатая структура, комки имеют призмовидную форму. Переход в следующий горизонт постепенный |
| | 34 | |
| BC | 104–178 | Переходный, светлее лежащего выше горизонта, красноватый оттенок выражен еще отчетливее; влажный, бесструктурный, вязкий. Переходит в следующий горизонт постепенно |
| | 72 | |
| C | Более 178 | Желто-бурая бесструктурная глина. Вскипание не обнаружено (общая глубина разреза 220 см) |

Значительная оглиненность нижних горизонтов бурых лесных почв как типичный их признак была отмечена в свое время Л. И. Прасоловым (1947). Наблюдаются значительное обогащение илистой фракцией (меньше 0,001 мм) горизонта В и значительное обеднение ею горизонтов A₁ и A₂.

Накопление ила в горизонте В может происходить за счет выветривания и новообразования его из продуктов выветривания, поступающих из горизонтов А, и вторичного синтеза глинных минералов.

Таблица 3.2

Результаты анализа механического состава бурых лесных оподзоленных почв (окрестности г. Алагира)

| Горизонт | Глубина взятия образца, см | Потеря от обработки, HCl, % | Содержание, % по фракциям; размеры, мм | | | | | | |
|----------------|----------------------------|-----------------------------|--|-----------|-----------|------------|-------------|-------------|------------|
| | | | 1-0,25 | 0,25-0,05 | 0,05-0,01 | 0,01-0,005 | 0,005-0,001 | менее 0,001 | менее 0,01 |
| A ₁ | 3-8 | 0,8 | 0,2 | 5,6 | 29,7 | 12,7 | 27,3 | 23,7 | 63,7 |
| A ₂ | 20-30 | 0,3 | 0,1 | 7,6 | 28,6 | 14,1 | 22,8 | 26,4 | 63,3 |
| B ₁ | 60-70 | 0,9 | 0,0 | 1,7 | 22,8 | 10,6 | 15,9 | 48,1 | 74,5 |
| B ₂ | 90-100 | 0,2 | 0,2 | 7,5 | 17,8 | 8,6 | 23,7 | 42,0 | 74,3 |
| BC | 183-193 | 0,3 | 0,1 | 2,8 | 23,6 | 11,5 | 18,5 | 43,4 | 73,4 |
| C | 265-275 | 0,2 | 2,0 | 11,6 | 21,4 | 10,1 | 18,2 | 36,3 | 64,7 |

Оподзоленность буроземов связана с наличием остаточных полевых шпатов и вторичного кварца, преимущественно биогенного происхождения. Еще одна характерная особенность бурых лесных почв — накопление окисных соединений железа в форме лимонита по всему профилю (что также присуще почвам влажных и теплых областей), приближающее их к желтоземам и красноземам.

Содержание гумуса в бурых лесных оподзоленных почвах Северной Осетии высокое, достигает 7% и более (табл. 3.3). Максимальное его количество сосредоточено в верхнем гумусовом горизонте А1, который обычно очень богат полуразложившимися органическими остатками и корешками. Резкое снижение содержания гумуса наблюдается в оподзоленном горизонте А2, еще более резкое — в горизонте А2В. Глубже происходит постепенное уменьшение содержания гумуса. Такой характер распределения гумуса по профилю сближает бурые лесные почвы с лесными почвами лесостепи. Запасы гумуса в метровой толще составляют 170 т/га и более, из них 46–50% сосредоточено в слое 0–20 см.

Таблица 3.3

**Содержание гумуса в бурых лесных оподзоленных почвах
(окрестности г. Алагира)**

| Горизонт | Глубина взятия образца, см | Содержание гумуса, % | Запасы гумуса, т/га | |
|------------------|----------------------------|----------------------|-----------------------|----------------------|
| | | | в слое почвы 0–100 см | в слое почвы 0–20 см |
| А | 0–8 | 7,01 | 167 | 105 |
| А ₂ | 10–20 | 3,56 | | |
| А ₂ В | 40–50 | 0,85 | | |
| В ₁ | 60–70 | 0,42 | | |
| В ₂ | 90–100 | 0,36 | | |
| ВС | 180–190 | 0,26 | | |
| С | 265–275 | 0,15 | | |

Для установления генетической принадлежности почвы большое значение имеет состав гумуса. В составе гумуса преобладают гуминовые кислоты I фракции — свободные и связанные с подвижными формами R_2O_3 , близкие к фульвокислотам. Это свойственно почвам подзолистого ряда почвообразования. В данном случае это обстоятельство дает основание отметить кислый характер гумуса, который становится

еще более кислым в горизонте A_2 — за счет значительного повышения в нем количества кислот.

Характер форм связи фульвокислот в бурых лесных почвах Северной Осетии приближает их к бурым лесным почвам Западного Кавказа, Крыма, Закарпатья, Чехии и Словакии.

Результаты валового анализа почвы (табл. 3.4) наглядно показывают накопление оксидов кремния в оподзоленных горизонтах и вынос полуторных оксидов в иллювиальные горизонты. Такой характер распределения их по профилю свидетельствует о наличии процессов оподзоливания в этих почвах. Одновременно наблюдается также вынос оксидов щелочных и щелочноземельных металлов.

Высокое содержание кальция в породе обусловлено ее карбонатностью и накоплением его за счет выноса из верхних горизонтов. Распределение фосфора по профилю тесно связано с минерализацией органических остатков, накапливающихся в почве (большой частью фосфор обнаружен в верхних горизонтах, с глубиной количество его существенно уменьшается). Из щелочных металлов выше всего содержание натрия, что связано со значительным содержанием в почвах слюдистых минералов. Валовые анализы илистых фракций показали однородность состава ила по профилю, что подтверждает наличие в бурых лесных почвах процессов лессиважа.

Бурые лесные почвы характеризуются слабой насыщенностью основаниями, особенно это касается оподзоленных горизонтов (табл. 3.5). Сравнительно большую насыщенность основаниями горизонта A_1 можно объяснить постепенным биологическим накоплением в нем щелочноземельных металлов. В составе поглощенных катионов доминирующее положение занимает кальций, второе место — магний. По профилю наблюдается вынос обменных оснований. В значительной степени представлен поглощенный алюминий, что указывает на специфику бурых лесных почв, близких к желтоземам и красноземам.

Высокая кислотность бурых лесных оподзоленных почв обусловлена не столько поглощенным водородом, сколько поглощенным алюминием. Емкость поглощения с глубиной значительно увеличивается и наибольшей становится в иллювиальных горизонтах, что связано с повышением содержания в них минералов монтмориллонитовой группы.

Таблица 3.4

Валовой химический состав бурой лесной оподзоленной почвы (окрестности г. Алагира)

| Горизонт | Глубина взятия образца, см | В % на абсолютно сухую почву | | Содержание, % на прокаленную почву | | | | | | | | |
|-------------------------------|----------------------------|------------------------------|-----|------------------------------------|--------------------------------|--------------------------------|------|------|------------------|-------------------|-------------------------------|-----------------|
| | | потеря при прокаливании | С | SiO ₂ | Al ₂ O ₃ | Fe ₂ O ₃ | CaO | MgO | K ₂ O | Na ₂ O | P ₂ O ₅ | SO ₃ |
| A ₁ | 0–7 | 15,8 | 7,9 | 73,1 | 13,9 | 5,6 | 1,97 | 1,31 | 1,57 | 2,21 | 0,42 | 0,52 |
| A ₁ A ₂ | 7–15 | 9,6 | 4,2 | 74,3 | 13,3 | 5,7 | 1,54 | 1,24 | 1,25 | 1,40 | 0,50 | 0,48 |
| A ₂ | 20–30 | 5,7 | 2,0 | 73,4 | 12,3 | 8,1 | 1,74 | 1,45 | 1,12 | 1,39 | 0,47 | 0,38 |
| A ₂ B | 40–50 | 6,9 | 1,2 | 69,9 | 13,7 | 8,4 | 1,80 | 1,73 | 1,42 | 1,85 | 0,28 | 0,61 |
| B | 90–100 | 8,9 | 2,3 | 68,8 | 13,2 | 9,6 | 2,16 | 1,77 | 1,62 | 2,14 | 0,18 | 0,40 |
| C | 190–200 | 10,2 | 0,9 | 67,1 | 12,1 | 7,3 | 4,82 | 2,62 | 1,95 | 2,08 | 0,18 | 0,42 |

Таблица 3.5

Содержание обменных катионов и кислотность бурой лесной оподзоленной почвы

| Горизонт | Глубина взятия образца, см | Обменные катионы, мг-экв. на 100 г почвы | | | | | Степень насыщенности основаниями, % | pH | |
|-------------------------------|----------------------------|--|-----|-----|-----|-------|-------------------------------------|------------------|-----|
| | | Ca | Mg | H | Al | сумма | | H ₂ O | KCl |
| A ₁ | 0–8 | 8,9 | 3,0 | 0,1 | 2,0 | 14,1 | 84 | 4,9 | 3,8 |
| A ₁ A ₂ | 20–30 | 2,4 | 0,1 | 1,2 | 4,4 | 8,1 | 31 | 4,7 | 3,4 |
| B ₁ | 60–70 | 15,0 | 6,8 | 4,1 | 4,9 | 30,8 | 71 | 5,1 | 3,5 |
| B ₂ | 90–100 | 18,3 | 6,6 | 0,4 | 2,6 | 27,9 | 89 | 5,9 | 3,6 |
| BC | 183–193 | 24,9 | 5,9 | 0,1 | 0,0 | 30,9 | 99 | 6,5 | 3,9 |
| C | 265–275 | 27,8 | 6,9 | 0,1 | 0,0 | 34,7 | 99 | 6,7 | 4,0 |

Снижение емкости поглощения в верхних горизонтах связано с интенсивно идущими в них процессами выветривания, приводящими к разрушению вторичных минералов.

Тис может произрастать и на других почвах. Наши исследования проводились на объекте 4 (урочище Фассалугардан, 700 м над уровнем моря). Разрез заложен на крутом склоне южной экспозиции (мертвопокровная парцелла). Фитоценоз представлен буковым древостоем с тисом во втором ярусе. Подробная характеристика этого урочища будет приведена ниже (см. главу 4). Описание почвенного разреза приводится в таблице 3.6.

Таблица 3.6

Морфологическое описание почвы в урочище Фассалугардан

| Горизонт | Мощность, см | Описание |
|------------------|--------------|--|
| A ₀ | 0–2 | Лесная подстилка, состоящая из опада листьев следующих пород: тис, бук, граб, из мелких веточек деревьев. Переход заметный |
| | 2 | |
| A ₁ | 2–14 | Гумусовый горизонт темно-бурого цвета, влажный, рыхлый, глинистый, зернисто-комковатой структуры, пронизан корнями, имеются разложившиеся корневины. Переход постепенный |
| | 12 | |
| A ₁ B | 14–19 | Переходный к иллювиальному, желтовато-бурой окраски, влажный, плотноватый, зернисто-крупнокомковатой структуры, глинистый, встречаются корни растений. Переход постепенный |
| | 5 | |
| B | 19–37 | Иллювиальный горизонт желто-бурого цвета с сероватым оттенком, влажный, плотный, глинистый, крупнокомковатой структуры, комки призмической формы, неоднородно окрашен. Темные пятна гумуса в виде затеков и рыжие пятна окиси железа Fe ₂ O ₃ , встречаются корни растений, переход в следующий горизонт постепенный |
| | 18 | |
| BC | 37–46 | Переходный к материнской породе, желтовато-бурого цвета, уплотненный, глыбистой структуры, глинистый, мелкие корневины, переход постепенный |
| | 9 | |
| C | более 46 | Материнская порода, желто-бурые карбонатные глины, бесструктурные, во влажном состоянии вязкие |

Строение почвы показано на рисунке 3.1. Наименование почвы — остаточно-карбонатная горно-лесная бурая почва на карбонатной глине.



Рис. 3.1

*Почвенный разрез на пробной площади 2
(учрочище Фассалугардан, 700 м над у. м.)*

Характеристика почвы по генетическим горизонтам приводится в таблице 3.7. Остаточно-карбонатная почва имеет нейтральную реакцию верхних горизонтов и щелочную — нижних. Она отличается от других горно-лесных бурых почв полной насыщенностью поглощающего комплекса и наличием остаточных карбонатов в нижней части профиля. Почва имеет высокое содержание гумуса, хорошо структурирована в верхней части профиля.

Таблица 3.7

**Результаты химических анализов остаточно-карбонатной
горно-лесной бурой почвы**

| Горизонт, мощность, см | Гумус, % | pH H ₂ O | Гидролитическая кислотность, мг-экв/100 г | Сумма об- менных оснований, мг-экв/ 100 г | Степень насыщен- ности осно- ваниями, % |
|------------------------------|-------------|------------------------|---|---|---|
| A ₁ 5–12 | 8,14 | 6,43 | 0,16 | 49,95 | 99 |
| B 20–30 | 1,86 | 6,93 | 0,05 | 51,10 | 100 |
| BC 38–46 | 1,06 | 8,00 | 0,11 | 53,20 | 100 |

Выводы. Бурые лесные оподзоленные почвы благоприятны для произрастания тиса. Об этом можно судить по видовому составу всех компонентов лесного фитоценоза.

Высокое содержание кальция в почвах обусловлено их карбонатностью и накоплением его за счет выноса из верхних горизонтов. Наблюдается также вынос оксидов щелочных и щелочноземельных металлов.

Распределение фосфора по профилю тесно связано с минерализацией органических остатков, накапливающихся в почве. Из щелочных металлов выше всего содержание натрия, что связано со значительным содержанием в почвах слюдистых минералов.

Глава 4

ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ ТИСОВЫХ ЛЕСОВ

4.1. ОСОБЕННОСТИ ВЕДЕНИЯ ЛЕСНОГО ХОЗЯЙСТВА В ГОРНЫХ ЛЕСАХ

Горные леса Кавказа отнесены к защитным лесам и призваны выполнять почвозащитные, водоохранные, курортно-оздоровительные, рекреационные и эстетические функции. Лесной покров снижает интенсивность таяния снегов и, что особенно важно для горной части лесного фонда, предотвращает оползни и сходы снежных лавин.

Распределение площади лесов по фондодержателям рассмотрим на примере горных лесов Республики Северная Осетия — Алания. Лесная площадь республики составляет около 225 тыс. га. Распределение лесного фонда по владельцам приведено в таблице 4.1.

Таблица 4.1

Распределение площади лесов по фондодержателям, тыс. га

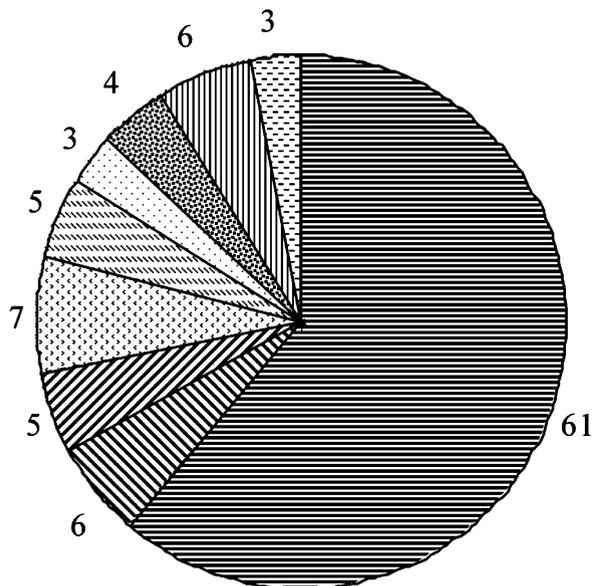
| Лесофондодержатели | Общая | Лесная |
|-----------------------------|--------|--------|
| Агентство лесного хозяйства | 191,2 | 173 |
| Леса госзаповедника | 29 | 9,2 |
| Прочие | 4,64 | 2,0 |
| Итого | 224,84 | 184,2 |

За последние три года существенных изменений в лесном фонде не произошло. На 409 га увеличилась покрытая лесом площадь за счет искусственного лесоразведения. С 1984 г. лесоустройство в гослесфонде не проводилось. Нет точного учета лесов, относящихся к категории «прочие леса».

Основные лесообразующие породы — бук, граб, дуб, ясень, сосна, берёза, клён. Процентное соотношение площадей по преобладающим лесообразующим породам приведено на рисунке 4.1.

Современное состояние лесов определяется последствиями интенсивных рубок, проводимых до 1960 г., когда при-

менялись сплошные бессистемные рубки, приведшие к сокращению покрытых лесом площадей, снижению возраста насаждений и ухудшению породного состава.



■ бук ▣ граб ▤ ольха ▥ берёза ▦ дуб ▧ клён ▨ липа ▩ сосна ▪ прочие

Рис. 4.1

Породный состав лесов РСО — Алания, % от общей площади

На территории Северо-Осетинского Госзаповедника леса используются в научно-познавательных и рекреационных целях. В ограниченном количестве допускаются заготовка дров и выпас скота местными жителями.

В лесах колхозов осуществляются выпас скота, сбор дикоплодовых, лекарственных трав, активный отдых населения. Систематического ухода за лесом нет. Имеют место несанкционированные рубки.

Объемы рубок ухода и санитарных рубок в Гослесфонде представлены на рисунке 4.2. Проводимые в настоящее время рубки промежуточного пользования часто направлены на решение экономических задач лесного хозяйства, в то время как лесоводственные требования отошли на второй план. На эксплуатационной части лесов сохраняется тенденция к ухудшению защитных функций лесов и их породного состава. Мало строится новых и практически не поддерживаются в надлежащем состоянии существующие лесохозяйственные дороги.

Охраной лесов республики занимается более 350 человек. За последние три года выявлено 225 нарушений.

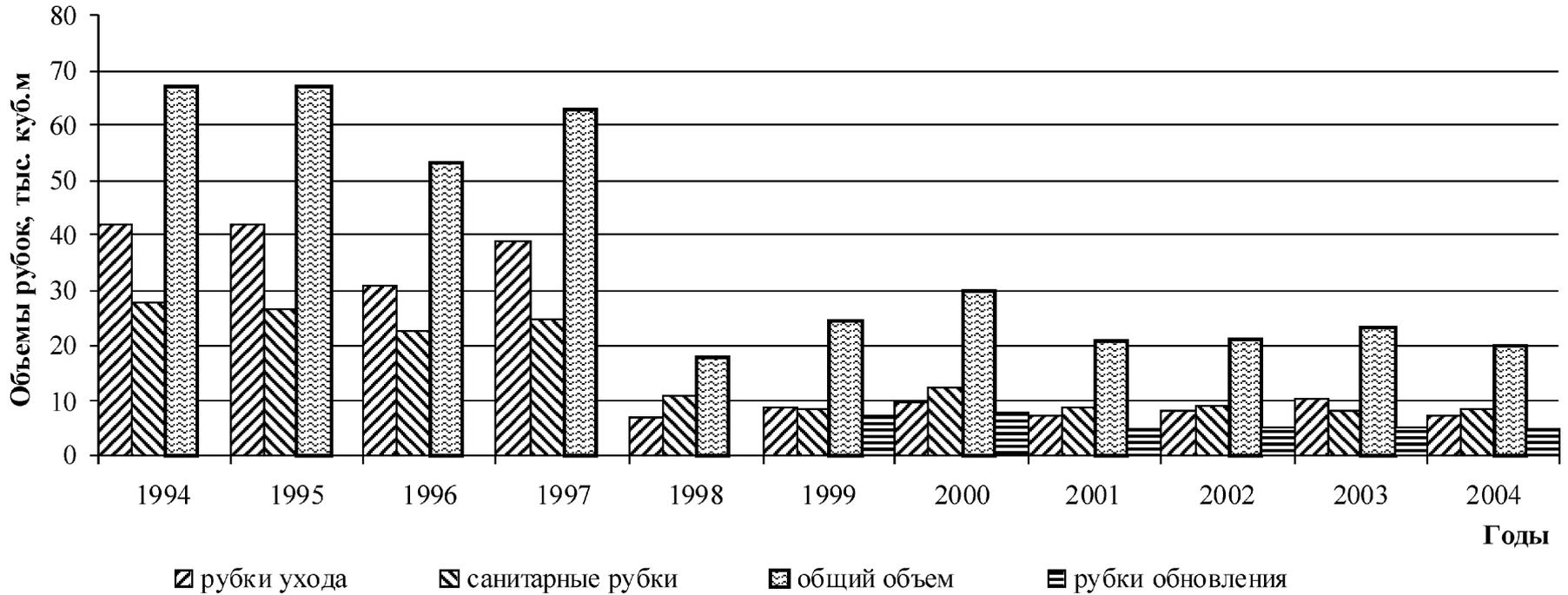


Рис. 4.2
Объемы лесозаготовок от рубок ухода и санитарных рубок

Наиболее ощутимый ущерб был нанесен пожарами. Всего зарегистрировано 19 лесных пожаров, в том числе по причинам: сельскохозяйственные палы — 7, по вине населения — 10 случаев. Всего пожарами было охвачено 1475 га. Сумма ущерба составила 664,3 тыс. руб. Затраты на тушение составили 114 тыс. руб.

Кроме того, имеет место самовольная рубка леса, в результате которой вырубаются лучшие экземпляры ценных древесных пород, в том числе тиса ягодного. Привлечено к уголовной ответственности 3 человека, 18 дел передано для рассмотрения в следственные органы, наложено 90 штрафов на сумму 45 тыс. руб.

Не контролируются и не регулируются выпас скота, сбор ягод, грибов, дикоплодовых, лекарственного и технического сырья. Из года в год число лесонарушений увеличивается, бороться с браконьерами становится всё тяжелее. Необходимо поднять техническую оснащенность сотрудников государственной лесной охраны. На природоохранные мероприятия Комитет природных ресурсов по РСО — Алания выделил за 3 истекших года всего 1730 тыс. руб., что составляет менее 8 руб. на 1 га (7,69 руб./га в год).

4.2. УСЛОВИЯ ПРОИЗРАСТАНИЯ ТИСА ЯГОДНОГО

Тис ягодный (*Taxus baccata L.*) внесен в Красную книгу Российской Федерации. Места его произрастания весьма специфичны. В литературе этот вопрос еще не получил достаточного освещения. В условиях района исследования тис достигает нормального развития только под пологом из других древесных пород (рис. 4.3). В тех ассоциациях, где сомкнутость древесного яруса велика, тис имеет прямые, малосбежистые стволы с неразветвленными вершинами и образует отдельный ярус. В фитоценозах с меньшей сомкнутостью древесного полога тис бывает приурочен к просветам в древесном пологе и имеет сильно сбежистые стволы с искривленными и разветвленными верхушками (рис. 4.4). Состояние подроста лучше также под пологом древостоев, включая и мертвопокровные парцеллы (рис. 4.5).



Рис. 4.3

Тис ягодный под пологом бука восточного



Рис. 4.4

Сильно сбежистые стволы с разветвленной вершиной



Рис. 4.5

Подрост тиса на мертвопокровных парацеллах

Необходимо отметить, что важнейшим фактором, определяющим границы распространения и характер произрастания тиса, является влага. Это видно из того, что участки с большим количеством деревьев тиса всегда приурочены к крутым склонам глубоких и узких долин горных рек, где наблюдаются большая влажность воздуха, а также уменьшение продолжительности и напряжения солнечного освещения.

На местообитаниях физически сухих, например на известковых скалах, тис всегда имеет вид угнетенного и искривленного кустарника.

В то же время встречаемость тиса от берега моря и до верхнего предела лесов включительно (от 650–1300 м над

уровнем моря) говорит о сравнительно малом влиянии на его распространение температуры воздуха. Что же касается физических и химических свойств субстрата, то в этом отношении тис не является породой особенно требовательной и может успешно произрастать на почвах, богатых известью, что неоднократно отмечалось и другими авторами (Лозовой, 1953; Арбузов, 1992).

В общем, наблюдения за условиями произрастания тиса в горах Кавказа дают возможность утверждать, что тис обладает большой экологической амплитудой и среди древесных пород выделяется большой пластичностью и способностью переносить резкие изменения условий существования. Это особенно заметно на верхней границе распространения тиса тогда, когда она совпадает с верхней границей широколиственных лесов.

4.3. ВЛИЯНИЕ ЛЕСОРАСТИТЕЛЬНЫХ УСЛОВИЙ НА СТРУКТУРУ ГОРНЫХ ЛЕСОВ

Природно-климатическая зона района исследований — Кавказ, подзона — Большой Кавказ, провинция Северо-Кавказская, лесорастительный район — Центральная часть Большого Кавказа. Участки, на которых встречается тис ягодный, расположены в горно-лесном поясе буково-грабовых лесов на высотах от 400 до 1300 м над уровнем моря, в системе Лесистого Предгорного, Пастбищного, Скалистого хребтов и относятся к низкогорному и среднегорному климатическим районам.

Количество осадков в среднем 890 мм в год, коэффициент увлажнения 1,4; гидротермический коэффициент (по Селянину) более 1,5; сумма температур выше 10°C колеблется в пределах от 2600 до 2800°C, среднегодовая температура 9,4°C, наиболее распространенными почвами являются горно-лесные бурые и перегнойно-карбонатные (Ливерский, 1948; Калоева, 1970; Будун, 1989).

Хребты на данной территории не являются единым образованием, а представлены системой нескольких параллельных друг другу хребтов, которые вытянуты в восточно-западном направлении и прорезаны руслами притоков

р. Терек. Эти хребты, в свою очередь, изрезаны овражно-балочной системой, образованной притоками более низкого порядка, что создает сложный и запутанный рельеф. С севера Лесистый хребет примыкает к густонаселенной, безлесной Осетинской наклонной равнине, по этой причине в полосе шириной 5–7 км к югу от нее тис нигде нами не выявлен. К югу от Лесистого хребта и параллельно ему расположены Предгорный, Пастбищный и Скалистый хребты. На большей части их площади тис расти не может в первую очередь из-за более суровых климатических условий, связанных с высотой над у. м., а также из-за особенностей рельефа и эдафических условий. Указанные факторы определяют характер распространения тиса на территории Северного Кавказа и форму его местного ареала, имеющего вид сравнительно узкой полосы шириной до 10 км. Ареал расположен между описанными выше естественными границами и представлен большей частью автономными массивами различной величины. Внутри этого ареала растительные сообщества с участием тиса ягодного приурочены, как правило, к гребням небольших хребтов, и другим возвышенным элементам рельефа на водоразделах рек и ручьев.

Тис присутствует в фитоценозах, занимающих склоны северных экспозиций. Для таких участков характерны высокая крутизна склонов, смытый гумусовый горизонт, более ксерофильные, по сравнению с окружающей территорией, условия. Это определяет появление в составе некоторых фитоценозов с тисом дуба скального (*Quercus petraea* L.), рябины глоговины — береки лекарственной (*Sorbus torminalis* Crantz.), а также черники кавказской (*Vaccinium arctostaphylos* L.). Интересен факт совместного произрастания тиса ягодного и плюща колхидского (*Hedera colchica* C. Koch.), находящегося здесь на восточной границе ареала на Северном Кавказе (Попов 1986; Арбузов 1992).

Как будет показано ниже, тис — участник многоярусных формаций. В абсолютном большинстве случаев он произрастает под пологом букового древостоя различной полноты. Участие других пород в формировании первого яруса не более 30%. Второй ярус, как правило, сложен тисом. В третьем ярусе (который формируется не всегда) обычно

присутствуют, подрост тиса, лещина, бузина черная, кизил, черника кавказская.

4.4. ОБЩИЕ СВЕДЕНИЯ О МЕСТАХ ЛОКАЛЬНОГО ПРОИЗРАСТАНИЯ ТИСА ЯГОДНОГО

Фитоценозы, в составе которых встречается тис ягодный, произрастают в различных условиях (табл. 4.2). Они отличаются разнообразной структурой (о чем подробнее будет сказано в разделе 4.5). Общие характеристики по отдельным урочищам показывают, что ареал распространения тиса сильно фрагментирован, он сохранился на крутых склонах, на участках небольшой площади в труднодоступных горных районах Алании. Весь ареал тиса на территории республики занимает, как уже указывалось, менее 100 га.

Таблица 4.2

Общая характеристика объектов исследования

| Номер объекта | Высота над уровнем моря, м | Общая экспозиция склона | Крутизна склона | Площадь урочища, га |
|---------------|----------------------------|-------------------------|-----------------|---------------------|
| 1 | 650 | СЗ | 40° | 2 |
| 2 | 700 | СЗ | 45° | 27 |
| 3 | 700 | С, СЗ | 60° | 11 |
| 4* | 700 | С, СЗ, З | 50° | 8 |
| 5 | 700 | СЗ | 40° | 1 |
| 6 | 800 | СЗ | 30 | 2 |
| 7 | 800 | СЗ | 35° | 7 |
| 8 | 900 | С, СЗ | 60° | 0,5 |
| 9 | 900 | СЗ | 40° | 2 |
| 10 | 950 | СЗ, З | 25° | 2 |
| 11* | 1000 | З | 30° | 3 |
| 12* | 1100 | С, СЗ | 40° | 3 |

* Стационарные пункты мониторинга с детальной характеристикой всех компонентов биогеоценоза.

Тисовые рощи сохранились на территории Владикавказского, Пригородного, Суадагского, Алагирского и Ирафского лесхозов, а также на территории Северо-Осетинского государственного заповедника и федерального комплексного заказника «Цейский». Состояние тиса и фитоценозов с его

участием в целом на территории заповедника по степени негативного воздействия мало отличается от состояния насаждений с участием тиса в других категориях лесов.

Ниже приводится полный перечень объектов исследования с тисом ягодным. Большинство этих фитоценозов последним лесоустройством не учтено. Все исследованные фитоценозы по типологии В. Н. Сукачева относятся к типу леса бучина разнотравная. По классификации П. С. Погребняка это D_2 – D_3 . Исключение составляет древостой с преобладанием граба в первом ярусе, тип леса — грабовник сложный (D_3).

Производительность древостоев на исследованных объектах высокая и преимущественно оценивается вторым классом бонитета. На объектах 8 и 11 производительность ниже, соответственно III и IV.

Возрастная структура исследованных древостоев носит отпечаток предыдущих рубок. В связи с преобладанием сплошных рубок до 1960-х гг. возрастную структуру сформировавшихся древостоев можно считать условно разновозрастной. Средний возраст древостоев на исследованных объектах — от 60 до 90 лет.

1. Урочище «Липовый шпиль» в верховьях р. Суадагон на территории заказника «Цейский». Зона лесозаготовок Суадагского лесхоза 650 м над уровнем моря, склон СЗ, крутизна 40° , площадь 2 га. Состав первого яруса 100Бк ед. Г, Лп, второго — 100Тс. Подрост тиса — единично. Подлесок отсутствует. В живом напочвенном покрове (ЖНП) купена, вороний глаз. Почвы бурые горно-лесные, тип условий произрастания D_3 . Тип леса — букняк разнотравный. Класс бонитета II, класс товарности I. Средняя высота первого яруса 19 м, средний диаметр 20 см. Второй ярус — тис ягодный, средняя высота 5 м, средний диаметр 8,2 см.

Запас древесины на корню составляет $108 \text{ м}^3/\text{га}$, в том числе тиса $5 \text{ м}^3/\text{га}$. Поврежденность тиса достигает 40–45%, кроны слаборазвитые, густота до 201 экз./га. Подлеска нет, подрост только мелкий.

2. Майрамадагское лесничество, квартал 46, выдел 4, 700 м над уровнем моря. В насаждении проведена выборочная рубка в 1965 г. Попутно самовольно вырубались деревья тиса диаметром около 30 см, поэтому здесь сохранилось мо-

лодое тисовое насаждение под пологом бука восточного. Крутизна северо-западного склона 45° , площадь 27 га. Состав первого яруса 70Бк20Ил10Г ед. Лп Олч, второго — 100Тс. Подрост встречается небольшими куртинами на ровных элементах рельефа в местах скопления опада разной степени разложения. В подлеске бузина черная, черника кавказская. ЖНП представлен купеной, вороньим глазом. Почвы бурые горно-лесные, тип условий произрастания D_3 . Тип леса — букняк разнотравный. Класс бонитета I, класс товарности I. Первый ярус: средняя высота 27 м, средний диаметр 45 см. Второй ярус — тис ягодный, средняя высота 8,1 м, средний диаметр 10,4 см. Густота — 229 экз./га, запас древесины на корню — 339 м³/га, тиса — 5 м³/га. Подрост на участке не обнаружен.

3. Лесничество Урсдонское, квартал 126, выдел 4, 700 м над уровнем моря, насаждение не тронута рубками из-за очень крутого склона 60° , площадь 11 га. Состав первого яруса 100Бк, второго — 100Тс. В подлеске бузина, черника кавказская. В ЖНП купена, вороний глаз. Почвы бурые горно-лесные, тип условий произрастания D_3 . Тип леса — букняк разнотравный. Класс бонитета II, класс товарности I. Первый ярус — бук восточный, средняя высота 26 м, средний диаметр 50 см. Второй ярус — тис ягодный, средняя высота 9,3 м, средний диаметр 18,5 см. Густота второго яруса составляет 79 экз./га, запас древесины на корню — 245 м³/га, в том числе, тиса — 53 м³/га.

4. Фассалугардан. Тамискское лесничество квартал 2, выдел 4 (постоянный пункт мониторинга с 2002 г.). Высота 700 м над уровнем моря, крутизна С, СЗ и З склонов до 50° , площадь 8 га. Состав: первый ярус 80Бк20Г ед. ВпР, второй ярус 100Тс. В подлеске черника кавказская, в ЖНП купена, вороний глаз, красавка. Почвы бурые горно-лесные, тип условий произрастания D_3 . Тип леса — букняк разнотравный. Класс бонитета I, класс товарности I. Первый ярус — бук восточный, средняя высота яруса 24 м, средний диаметр 25 см. Второй ярус — тис ягодный, средняя высота яруса 7,5 м, средний диаметр 12,7 см. Густота древостоя составляет около 702 стволов на 1 га. Запас древесины на корню — 160 м³/га, в том числе тиса — 55 м³/га.

5. Водораздел между реками Цахсадыкомдон и Ахшкадон. Территория Северо-Осетинского государственного заповедника (СОГЗ). Участок расположен на гребне перемычки, связывающей между собой два других, более крупных хребта. Основная масса деревьев тиса расположена на северо-западном склоне. Деревья угнетены, отпад составляет 40%. Средний диаметр — 11,3 см, высота — 5,3 м. Общее количество деревьев тиса — 204 шт. К юго-востоку от отмеченного участка на схожих с описанным выше объектом элементах рельефа также встречаются отдельные небольшие куртины тиса по 200–300 особей на 1 га.

6. Участок в ущелье Цахсадыком на территории СОГЗ. Расположен на гребне спускающегося к реке отрога хребта. Общая экспозиция северо-западная, высота 800 м над уровнем моря, крутизна склонов до 30°, площадь 2 га. Тис образует второй ярус в буково-грабовом насаждении. Средняя высота — 6,1 м, средний диаметр — 14,2 см, возраст 100–120 лет, густота 298 экз./га. Большинство стволов повреждено, крона редкая, слаборазвитая, деревьев тиса — 500 шт.

7. Территория заказника «Цейский», высота 800 м над уровнем моря, крутизна СЗ склона до 35°, площадь около 7 га. Состав первого яруса 100Бк ед. Г Лп, второго — 100Тс. В ЖНП купена, вороний глаз. Почвы бурые горно-лесные. Тип условий произрастания Д₃, тип леса — букняк разнотравный. Класс бонитета II, класс товарности II. В первом ярусе бук восточный, его средняя высота 22 м, средний диаметр 40 см. Второй ярус представлен тисом ягодным, имеющим среднюю высоту 5,1 м, средний диаметр 15,4 см. Запас древесины на корню составляет 152 м³/га, в том числе тиса 44 м³/га. Густота тиса составляет 498 экз./га. На этом участке повреждено до 22% всех деревьев диаметром свыше 6 см.

8. Участок на водоразделе между ущельем Цахсадыком и Суадагским ущельем, крутизна склонов до 60°. Территория СОГЗ. Это небольшая куртина из 30 деревьев тиса, растущих на гребневидной перемычке. Высота до 4,4 м, диаметр до 8,2 см. Кроны хорошо развиты, повреждения минимальны. Подрост не обнаружен, суммарное проективное покрытие ЖНП менее 2%.

9. Урочище Жажджин (Тисовое). Расположено на территории заказника «Цейский» в верховьях рек Хаталдон и Та-

гардон. Участок представляет собой единый массив площадью около 2 га, расположенный на северо-западном и западном склонах, крутизной до 40°. Высота около 900 м над уровнем моря. Средняя высота тисов — 5,7 м. Первый ярус на 80% состоит из бука и на 20% из липы кавказской. Примесь граба незначительна. Средняя высота первого яруса 18 м. На участке сохранилось несколько экземпляров тиса, диаметр которых достигает 1 м. Ядровая часть таких стволов разрушена дереворазрушающими грибами, сохранилась лишь заболонь толщиной до 15 см, возраст таких деревьев оценить невозможно. Однако, основываясь на измерении ширины годичных колец сохранившейся части древесины и ширины колец ныне растущих молодых деревьев, можно предположить, что возраст таких крупных экземпляров — не менее тысячи лет. Высота их достигает 16 м. На описанных выше участках от таких деревьев остались только полуразложившиеся пни, а деревья в возрасте более 120 лет отсутствуют. Густота древостоя 302 экз./га, из них 40% повреждены копытными. Остальные также сильно повреждены и характеризуются слабым развитием кроны. Всего на участке имеется около 500 деревьев тиса с диаметром ствола свыше 6 см.

10. Участок в бассейне реки Ахшкадон. Территория СОГЗ. Расположен на высоте 950 м над уровнем моря на склоне северо-западной и западной экспозиций. Крутизна склона до 25°. Наблюдаются выходы карбонатных горных пород. Тис представлен отдельными деревцами, разбросанными под пологом букового древостоя. Численность деревьев тиса составляет 80 экз./га. Как и на предыдущих участках, крупный и средний подрост отсутствует, а мелкий чаще всего встречается на выходах известняков и вокруг них.

11. Участок севернее села Зинцар. Территория СОГЗ (постоянный пункт мониторинга с 2002 г.). Тянется узкой полосой по линии перехода обрывистых известковых скал в относительно пологий, до 30° крутизной, склон западной экспозиции. Высота около 1000 м над уровнем моря. Тис представлен как примесь к сложному по составу насаждению из граба, березы, дуба, единичных деревьев осины и глоговины. Средняя высота деревьев тиса 3,8 м, численность 251 экз./га, средний диаметр 7,4 см, возраст около 80–100

лет. Встречаются деревья тиса, растущие на скальных обломках, используя для закрепления трещины в породе и довольствуясь небольшим количеством элементов питания. Тем не менее растущие здесь экземпляры обладают нормально развитой кроной и густым охвоением, поврежденность деревьев значительна.

12. Урочище Зилахар в верховьях рек Цраудон и Тамисдон (постоянный пункт мониторинга с 2002 г.). Тис представлен единичными экземплярами, куртинами и массивами с различным количеством — от 5 до 1000 экз., площадью от 0,01 до 3 га. Участки леса с тисом расположены на склонах северных и северо-западных экспозиций, ближе к вершине гребня водораздела и частично на самом гребне. Выделено насаждение со средним возрастом тиса 120 лет и диаметром до 14,6 см, образующее второй ярус в старовозрастном буково-грабовом древостое и относительно молодые тисовники со средним возрастом в 60–80 лет, диаметром 14,6 см и высотой до 7,0 м, составляющие единый полог с грабово-буковым молодняком. Молодые тисовники отличаются высокой густотой и нормальным развитием крон. Отпад по причине болезней и повреждений отсутствует. Общее количество стволов тиса на участке составляет около 3 тыс. Подроста семенного возобновления недостаточно, а вегетативное возобновление — явление редкое для тиса в условиях Северной Осетии.

Критическое положение с тисом усугубляется тем, что сохранившиеся фрагменты ареала его распространения сокращаются как по количеству, так и по площади. Сокращение численности деревьев тиса ягодного напрямую связано с антропогенным воздействием, хотя данный вид уже давно занесен в «Красную книгу».

От антропогенного воздействия в первую очередь страдают урочища, расположенные в непосредственной близости от дорог и населенных пунктов (табл. 4.3).

Причины отпада деревьев тиса известны и объясняются главным образом воздействием как диких, так и домашних животных. Непосредственная вырубка деревьев составляет в отдельных случаях более 20% (табл. 4.3). Случаи самовольной рубки деревьев тиса были отмечены в каждом втором обследованном урочище.

Таблица 4.3

Причины отпада деревьев тиса в зависимости от высоты над уровнем моря и удаленности от населенных пунктов

| Номер объекта | Высота над уровнем моря | Удаленность от населенного пункта, км | Всего деревьев, экз./га | | Причины отпада и доля, % | | |
|---------------|-------------------------|---------------------------------------|-------------------------|-------|--------------------------|--------------|---------------|
| | | | жизнеспособные | отпад | биотические | абиотические | антропогенные |
| 1 | 650 | 1,5 | 201 | 85 | 40 | — | 3 |
| 2 | 700 | 6 | 229 | 12 | — | — | 5 |
| 3 | 700 | 3,1 | 79 | 10 | — | — | 13 |
| 4 | 700 | 4 | 702 | 56 | 1 | 5 | 2 |
| 5 | 700 | 5 | 204 | 61 | 30 | — | — |
| 6 | 800 | 7 | 298 | 105 | 35 | — | — |
| 7 | 800 | 2,0 | 498 | 117 | 19 | 4 | — |
| 8 | 900 | 4,7 | 30 | 5 | 5 | — | 12 |
| 9 | 900 | 9,5 | 302 | — | — | — | — |
| 10 | 950 | 3,7 | 80 | 38 | 40 | 5 | 3 |
| 11 | 1000 | 2,2 | 251 | 75 | 3 | 4 | 23 |
| 12 | 1100 | 12,0 | 504 | — | — | — | — |

Не более 5% от общего количества отпада — случаи уничтожения тиса ветровалом и буреломом, оползнями и селевыми потоками. Сам тис ветроустойчив, однако он страдает от упавших деревьев из верхнего яруса (рис. 4.6).



Рис. 4.6
Повреждение и отпад деревьев тиса в связи с ветровалом деревьев I яруса

4.5. ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ ФИТОЦЕНОЗОВ С УЧАСТИЕМ ТИСА ЯГОДНОГО

Независимо от высоты над уровнем моря первый ярус исследованных древостоев представлен преимущественно букком (табл. 4.4). Преобладание граба на объекте 2 связано со сплошной рубкой букового древостоя, проведенной здесь в 1950-е гг.

Таблица 4.4

Таксационная характеристика первого яруса

| Номер объекта | Состав | Средняя высота, м | Средний диаметр, см | Количество деревьев, экз./га | Запас, м ³ /га | Сомкнутость крон, % |
|---------------|------------------------------|-------------------|---------------------|------------------------------|---------------------------|---------------------|
| 1 | 100Бк ед. Г, Лп | 19 | 20 | 318 | 103 | 81 |
| 2 | 70Бк 20Ил 10Г ед. Лп, Олс | 27 | 45 | 171 | 334 | 86 |
| 3 | 100Бк | 26 | 50 | 80 | 192 | 58 |
| 4 | 80Бк 20Г | 24 | 25 | 174 | 105 | 70 |
| 5 | 90Бк 10Г | 20 | 21 | 202 | 72 | 76 |
| 6 | 80Бк 20Г | 22 | 26 | 111 | 70 | 68 |
| 7 | 100Бк ед. Г, Лп | 22 | 40 | 75 | 108 | 62 |
| 8 | 100Бк | 14 | 20 | 398 | 75 | 87 |
| 9 | 80Бк 20Лп ед. Г | 18 | 21 | 292 | 82 | 75 |
| 10 | 100Бк | 22 | 28 | 92 | 65 | 69 |
| 11 | 70Г 20Лп 10Кл ед. Дс | 13 | 19 | 467 | 85 | 88 |
| 12 | 100Бк ед. Г | 20 | 31 | 159 | 119 | 78 |

Как правило, верхний ярус древостоев, под пологом которых произрастает тис, имеет смешанный состав. Чаще всего в качестве примеси, в количестве от 10 до 20%, встречаются ильм, граб и липа. Дуб, ольха, клен встречаются единично. Чистые букняки сохранились в труднодоступных урочищах, на склонах большой крутизны, на значительном удалении от крупных населенных пунктов.

Верхний ярус древостоев на обследованных площадях представлен разновысотным пологом. Размах варьирования средней высоты первого яруса составляет от 13 до 27 м. Основная причина такой выраженной разновысотности — осо-

бенности условий произрастания. На крутых склонах и на гребнях высота древостоев минимальна. В понижениях рельефа, на пологих элементах ландшафта средняя высота верхнего яруса достигает максимальных значений.

Во всех исследованных урочищах тис произрастает во втором ярусе. Кривая распределения стволов по диаметру отражает и неоднородность возрастной структуры (рис. 4.7). В целом состояние деревьев тиса не зависит от состава древостоев верхнего яруса, однако количество деревьев и основные таксационные показатели существенно различаются (табл. 4.5). Так, средняя высота яруса, сложенного тисом, составляет от 3 до 9 м, а средний диаметр — от 7 до 20 см.

Таблица 4.5

Таксационная характеристика второго яруса

| Номер объекта | Средняя высота, м | Средний диаметр, см | Абсолютная полнота, м ² /га | Густота, экз./га | Запас, м ³ /га | Доля поврежденных деревьев, % |
|---------------|-------------------|---------------------|--|------------------|---------------------------|-------------------------------|
| 1 | 5,0 | 8,2 | 1,4 | 201 | 5 | 57 |
| 2 | 8,1 | 10,4 | 1,1 | 229 | 5 | 95 |
| 3 | 9,3 | 18,5 | 6,7 | 79 | 53 | 97 |
| 4 | 7,5 | 12,7 | 9,6 | 702 | 55 | 92 |
| 5 | 5,3 | 11,3 | 2,5 | 204 | 10 | 70 |
| 6 | 6,1 | 14,2 | 5,8 | 298 | 28 | 65 |
| 7 | 5,1 | 15,4 | 10,2 | 498 | 44 | 77 |
| 8 | 4,4 | 8,2 | 0,7 | 30 | 4 | 83 |
| 9 | 5,7 | 10,5 | 3,1 | 302 | 12 | 0 |
| 10 | 6,0 | 12,2 | 2,0 | 80 | 8 | 52 |
| 11 | 3,8 | 7,4 | 2,1 | 251 | 3 | 70 |
| 12 | 6,9 | 14,6 | 9,1 | 504 | 46 | 0 |

Подлесок редкий, представлен не во всех урочищах (табл. 4.6). Видовой состав беден (общее количество видов — 7).

Преобладающими видами в подлеске являются бузина черная, черника кавказская. Средняя высота подлеска зависит от преобладающего вида, но в целом по урочищам не превышает 3 м. Из-за небольшой численности подлесок встречается изредка (3–10%) небольшими группами или единично.

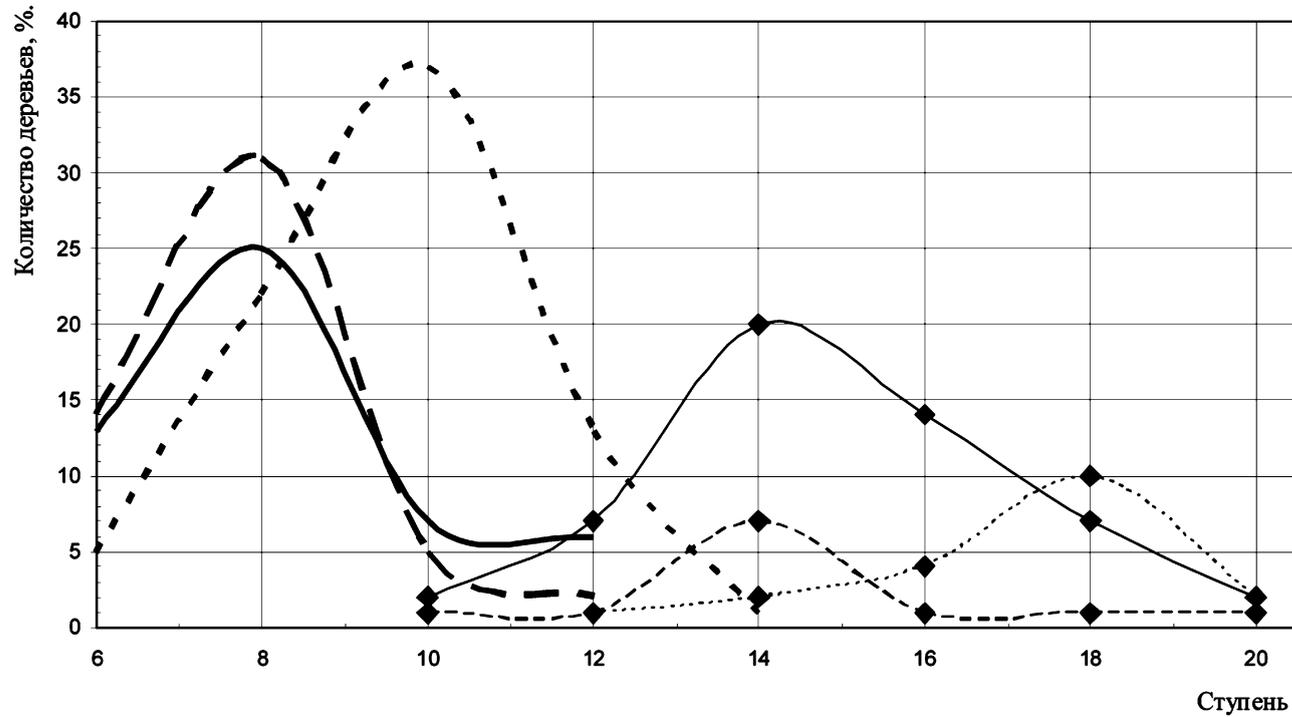


Рис. 4.7

Распределение стволов тиса ягодного по ступеням толщины на трех урочищах:

— — Фассалугардан, 700 м над у. м.; - - — Шуби, 1000 м над у. м.; ... — Зилахар 1100 м над у. м. (◆ — кривая распределения стволов первого поколения, второго — кривые без значков).

Таблица 4.6

**Видовой состав подлеска и его численность под пологом древостоев
на объектах исследования**

| Номер урочища | Название вида | Численность, экз./га | Высота, м |
|---------------|--|----------------------|-----------|
| 1 | — | — | — |
| 2 | Бузина черная (<i>Sambucus nigra</i> L.) | 133 | 2,0 |
| | Черника кавказская (<i>Vaccinium arctostaphylos</i> L.) | 234 | 0,8 |
| 3 | Бузина черная (<i>Sambucus nigra</i> L.) | 167 | 2,2 |
| | Черника кавказская (<i>Vaccinium arctostaphylos</i> L.) | 33 | 0,8 |
| 4 | Черника кавказская (<i>Vaccinium arctostaphylos</i> L.) | 234 | 0,8 |
| 5 | — | — | — |
| 6 | — | — | — |
| 7 | Черника кавказская (<i>Vaccinium arctostaphylos</i> L.) | 33 | 0,7 |
| 8 | Черника кавказская (<i>Vaccinium arctostaphylos</i> L.) | 67 | 0,8 |
| 9 | Черника кавказская (<i>Vaccinium arctostaphylos</i> L.) | 33 | 0,8 |
| 10 | Барбарис (<i>Berberis vulgaris</i> L.) | 33 | 0,9 |
| | Кизил (<i>Cornus mas</i> L.) | 101 | 1,4 |
| | Калина (<i>Viburnum lantana</i> L.) | 33 | 2,5 |
| | Лещина (<i>Corylus avellana</i> L.) | 33 | 25 |
| | Бересклет (<i>Euonymus europaea</i> L.) | 67 | 0,7 |
| 11 | Черника кавказская (<i>Vaccinium arctostaphylos</i> L.) | 201 | 0,8 |

Живой напочвенный покров представлен небольшим количеством видов (табл. 4.7). Суммарное проективное покрытие травянистой растительностью составляет в среднем 5–18%. На одном объекте встречается от 4 до 15 видов. Величина встречаемости преобладающих видов различается существенно, но не превышает 30%.

Таблица 4.7

**Состав живого напочвенного покрова, проективное покрытие
и встречаемость отдельных видов на объектах исследования**

| Номер объекта | Количество видов | Проективное покрытие, % | Встречаемость преобладающего вида, % |
|---------------|------------------|-------------------------|--------------------------------------|
| 1 | 6 | 12,0 | 13,3 |
| 2 | 6 | 8,9 | 13,3 |

| Название вида | Номер урочища | | | | | | | | | | | |
|---|---------------|-----|-----|------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|------|-----|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 |
| Купена кавказская (<i>Polygonatum polyanthum</i> (Bieb.) Deitr.) | sp | sp | sp | un | un | un | un | un | un | un | sp | un |
| Лук медвежий (<i>Allium ursinum</i> L.) | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | cop1 | — |
| Молочай (<i>Euphorbia ardonensis</i> Galushko.) | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | sol | — |
| Овсяница скальная (<i>Festuca saxatilis</i> Schur.) | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | sp | — |
| Овсяница горная (<i>Festuca drymeja</i> Mert. et Koch.) | un | — | — | — | — | — | — | — | — | — | sp | — |
| Осока лесная (<i>Carex silvatika</i> Huds.) | — | — | — | sp | — | — | — | — | — | — | sp | — |
| Папоротник мужской (<i>Dryopteris filix-mas</i> L. Schott.) | sol | sol | sol | sol | sol | sol | sol | sol | sol | sol | sol | sol |
| Петров крест (<i>Lathraea squamaria</i> L.) | un | un | un | un | un | un | un | un | un | un | un | un |
| Пиретрум (<i>Pyrethrum corymbosum</i> L. Willd.) | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | un | — |
| Плющ колхидский (<i>Hedera colchica</i> C. Koch.) | — | — | — | cop1 | — | — | — | — | — | — | — | un |
| Примула макрокаликс (<i>Primula macrocalyx</i> Bunge.) | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | sol | — |
| Фиалка собачья (<i>Viola canina</i> L.) | — | — | — | sp | — | — | — | — | — | — | sp | — |
| Общее количество видов | 6 | 6 | 7 | 12 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 15 | 7 |

Примечание: soc (socialis) — растения смыкаются надземной частью, сплошь; cop1 — весьма обильно; sp. (sparsae) — рассеяно; sol (solitaries) — редко, мало; un (unicum) — единично.

Слабо представленный живой напочвенный покров не оказывает существенного влияния на семенное возобновление тиса ягодного, скорее он играет положительную роль. Более подробно об этом сказано в разделе 5.3.

Материалы, приведенные выше, показывают, что по своей структуре обследованные объекты весьма разнообразны. Общее для них — во всех случаях под пологом верхнего яруса тис формирует отдельный ярус. По своему строению он весьма разнообразен. Основные показатели разнообразия — численность деревьев, их высота, диаметр и возраст.

Высота над уровнем моря, состав основного древостоя и его таксационные характеристики оказывают существенное влияние на численность и размеры деревьев тиса. Жизнеспособность, а точнее степень повреждения тиса, зависит главным образом от доступности урочища для населения и животных.

В этой связи стратегия восстановления тисовников должна быть увязана с географическими особенностями их распространения. Меры содействия естественному возобновлению, лесовосстановительные работы нужно в первую очередь планировать в дальних, менее доступных для населения урочищах.

Глава 5

ОСОБЕННОСТИ ЕСТЕСТВЕННОГО ВОЗОБНОВЛЕНИЯ ТИСА ЯГОДНОГО

5.1. СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ ТИСА

Тис плодоносит регулярно, однако обильные урожаи семян случаются раз в 2–3 года. Судя по литературным данным, на одном дереве может быть до 10 тыс. семян, или до 1 млн шт./га (Семагина, 1983; Howard, 1944; Mitchell, 1990). Семена созревают в год цветения к концу сентября — началу октября. Красный мясистый сладковатый на вкус присемянник (ариллус) является хорошей приманкой для птиц. Они — главные распространители семян тиса. Сильно ядовитый алкалоид (токсин), содержащийся во всех частях растения, на птиц и животных не действует (Элайс, Корженевский, 1993).

Наши данные позволяют говорить о том, что даже в урожайные годы не все деревья репродуктивного возраста способны нести семена. Оценка урожайности с применением метода модельных ветвей дает следующие результаты (табл. 5.1).

Таблица 5.1

Урожайность семян по урочищам

| Номер объекта и высота над уровнем моря, м | Вес 100 семян, г | Среднее количество семян на дереве, шт. | Урожай семян, на модельном дереве, кг |
|--|------------------|---|---------------------------------------|
| 1–700 | 51,02 ± 0,058 | 1140 | 0,58 |
| 2–1000 | 43,10 ± 0,051 | 710 | 0,31 |
| 3–1100 | 49,45 ± 0,067 | 1010 | 0,47 |

Вегетационный период для тиса ягодного продолжается 8 мес., с апреля по октябрь. Период цветения на объектах исследования начинается во второй половине марта (объекты исследования 4 и 11), реже в апреле (объект исследования 12) и продолжается до мая. Выделение спор стробилами,

или так называемое пыление, происходит с марта по май (рис. 5.1). Пыление мегаспорангиев начинается раньше, а заканчивается позже, чем аналогичная фаза микроспорангиев, что является приспособлением для гарантированного оплодотворения.



Рис. 5.1
Пыльники тиса ягодного

Тис ягодный чувствителен к сильным мартовским морозам, часто наступающим после длительных оттепелей. В результате возврата морозов и обильных снегопадов сильно страдают молодые побеги. Также отрицательным фактором являются сильные засухи во второй половине лета, они снижают текущий прирост и посевные качества семян.

Биометрические характеристики семян, взятых с модельных деревьев, различаются существенно (табл. 5.2). В зависимости от высоты над уровнем моря, например, масса семян различается на 16%.

Судя по опубликованным данным, средняя масса 1000 семян слабо зависит от ландшафтно-географических условий (табл. 5.3).

Таблица 5.2

Биометрические характеристики шишкоягод тиса в зависимости от высоты над уровнем моря

| Показатели | Объект 4–700 м над уровнем моря | Объект 11–700 м над уровнем моря |
|------------------------------|---------------------------------|----------------------------------|
| Масса 100 плодов, г | 51,02 ± 0,06 | 43,10 ± 0,05 |
| Средняя масса 100 орешков, г | 6,74 ± 0,04 | 5,70 ± 0,04 |
| Средняя длина орешка, мм | 5,40 ± 0,06 | 5,10 ± 0,06 |
| Средняя ширина орешка, мм | 4,30 ± 0,03 | 4,10 ± 0,03 |

Таблица 5.3

Сводные показатели массы семян тиса по Кавказу

| Место сбора | Вес 1000 семян, г |
|------------------------------------|-------------------|
| Абхазия (С. Я. Соколов, 1952) | 60 |
| Азербайджан (З. И. Гумбатов, 1989) | 58 |
| Армения (З. И. Гумбатов, 1989) | 60 |
| Грузия (З. И. Гумбатов, 1989) | 64 |
| Северная Осетия (наши данные) | 67,4 |

Различия по массе семян (с ариллусом и без него), взятых из разных урочищ, достоверны на 95-м уровне значимости (фактические значения критерия Стьюдента соответственно 8,3 и 2,5; табличное — 2,1). Различия по размерам семян (орешков) недостоверны.

Различия более существенны по отдельным модельным деревьям, так как масса семян и их количество на одном дереве зависят от почвенно-грунтовых условий, режима освещенности, количества влаги и тепла в конкретный вегетационный период.

Семена тиса с ариллусом, называемые иногда ягодами, по мере созревания опадают (рис. 5.2). Они эффективно распространяются птицами, мелкими животными благодаря сочному присемяннику (околоплоднику). Многие представители орнитофауны поедают шишкоягоды и выделяют скарифицированные и стратифицированные семена (голубь, дрозд, поползень, славка, сойка).

Семена сохраняют всхожесть до четырех и даже более лет. Перед посевом семена необходимо стратифицировать, так как семенная оболочка состоит из толстого слоя покров-

ных тканей (рис. 5.3). Прорастание нестратифицированных семян начинается только во вторую весну, так как необходимо время для разрушения оболочки семени (6 мес. теплой фазы, за которой следуют 4 мес. холодной фазы). При осеннем посеве свежесобранными семенами всходы появляются весной следующего года (Шиманюк, 1974).



Рис. 5.2

Семена тиса с околлоплодником (ариллусом)



Рис. 5.3

Семена тиса без околлоплодника

5.2. СТРУКТУРА И СОСТОЯНИЕ ПОДРОСТА ТИСА

Численность подроста тиса, его состояние и характер распределения по площади изменяются во всех обследованных фитоценозах (табл. 5.4). По количеству преобладает мелкий подрост, более приспособленный к жестким условиям светового довольствия. С другой стороны, увеличение количества подроста связано с более благоприятными лесорастительными условиями, обусловленными снижением высоты над уровнем моря.

По состоянию преобладает жизнеспособный подрост, его доля может составлять от 78 до 93%. Поврежденный подрост чаще встречается в урочищах, расположенных в непосредственной близости от населенных пунктов (до 20% от общего количества). Нежизнеспособный подрост тиса встречается довольно редко (рис. 5.4).



Рис. 5.4

Нежизнеспособный подрост тиса

Таблица 5.4

Распределение подроста по породам и группам высот, экз./га

| Лесообразующая порода | Объект 4–700 м над уровнем моря | | | Объект 11–1000 м над уровнем моря | | | Объект 12–1100 м над уровнем моря | | |
|-----------------------|---------------------------------|---------|--------|-----------------------------------|---------|--------|-----------------------------------|---------|--------|
| | крупный | средний | мелкий | крупный | средний | мелкий | крупный | средний | мелкий |
| Бук | 100 | 233 | 4296 | — | — | — | 232 | 83 | 299 |
| Тис | — | 200 | 2165 | 17 | 50 | 481 | 249 | 266 | 1328 |
| Граб | 67 | 366 | 3330 | 50 | 100 | 631 | — | — | — |
| Дуб | — | — | — | — | — | 33 | — | — | — |
| Липа | — | — | 67 | — | — | 797 | — | — | — |
| Вяз | — | 33 | 33 | — | — | 448 | — | — | — |
| Вишня | — | 33 | 233 | — | — | 17 | — | — | — |
| Клен остр. | — | — | 733 | — | — | 631 | — | — | — |
| Клен полев. | — | — | — | — | — | 1295 | — | — | — |
| Итого | 167 | 865 | 10857 | 67 | 150 | 4333 | 481 | 349 | 1627 |
| Всего | 11 889 | | | 4550 | | | 2457 | | |

Таблица 5.5

Численность подроста тиса и его состояние по урочищам

| Номер урочища | Высота над уровнем моря, м | Численность подроста, экз./га | Доля жизнеспособного подроста, % | Встречаемость подроста тиса, % |
|---------------------|----------------------------|-------------------------------|----------------------------------|--------------------------------|
| 1 | 650 | ед. | — | — |
| 2 | 700 | 112 | 84 | 7 |
| 3 | 700 | 214 | 67 | 13 |
| 4 | 700 | 2365 | 78 | 73 |
| 5 | 700 | ед. | — | — |
| 6 | 800 | 248 | 73 | 7 |
| 7 | 800 | 397 | 87 | 13 |
| 8 | 900 | ед. | — | — |
| 9 | 900 | 96 | 84 | 7 |
| 10 | 950 | 318 | 78 | 13 |
| 11 | 1000 | 548 | 81 | 17 |
| 12 | 1100 | 1843 | 90 | 77 |
| Размах варьирования | 650–1100 | 5–2365 | 67–90 | 7–77 |

Величина встречаемости зависит от численности подроста и таксационных характеристик древостоя. В целом по всем урочищам она редко превышает 13%.

Состав и численность подроста по группам высот различается существенно (табл. 5.6). Крупный подрост представлен буком, грабом и тисом. Наибольшее количество видов в составе мелкого подроста. Во всех случаях численность мелкого подроста больше, чем среднего и крупного. В целом доля тиса в составе молодого поколения лесообразующих пород может занимать от 12 до 76%.

Таблица 5.6

Состав подроста по группам высот на объектах исследования

| Номер объекта и высота над уровнем моря, м | Группа высот | | |
|--|--------------|------------------------|--|
| | крупный | средний | мелкий |
| 4–700 | 60Бк40Г | 42Г27Бк23Тс 4Вп 4Вз | 40Бк 30Г20Тс7Кл.о. 2Вп1Лп |
| 11–1000 | 75Г25Тс | 67Г33Тс | 30Кл.п. 18Лп15Г 15Кл.о. 11Тс10Вз1Дб |
| 12–1100 | 52Тс48Бк | 24Бк76Тс | 82Тс18Бк |

Детальное изучение естественного возобновления в трех урочищах показывает, что в целом в составе подроста доминируют теневыносливые породы (табл. 5.6). Их численность определяется представленностью вида в верхнем ярусе фитоценоза и условиями произрастания.

На исследованных объектах структура подроста тиса по высоте существенно различается (рис. 5.5). Это можно объяснить характеристиками древостоев первого и второго ярусов, крутизной склонов, доступностью урочищ для населения.

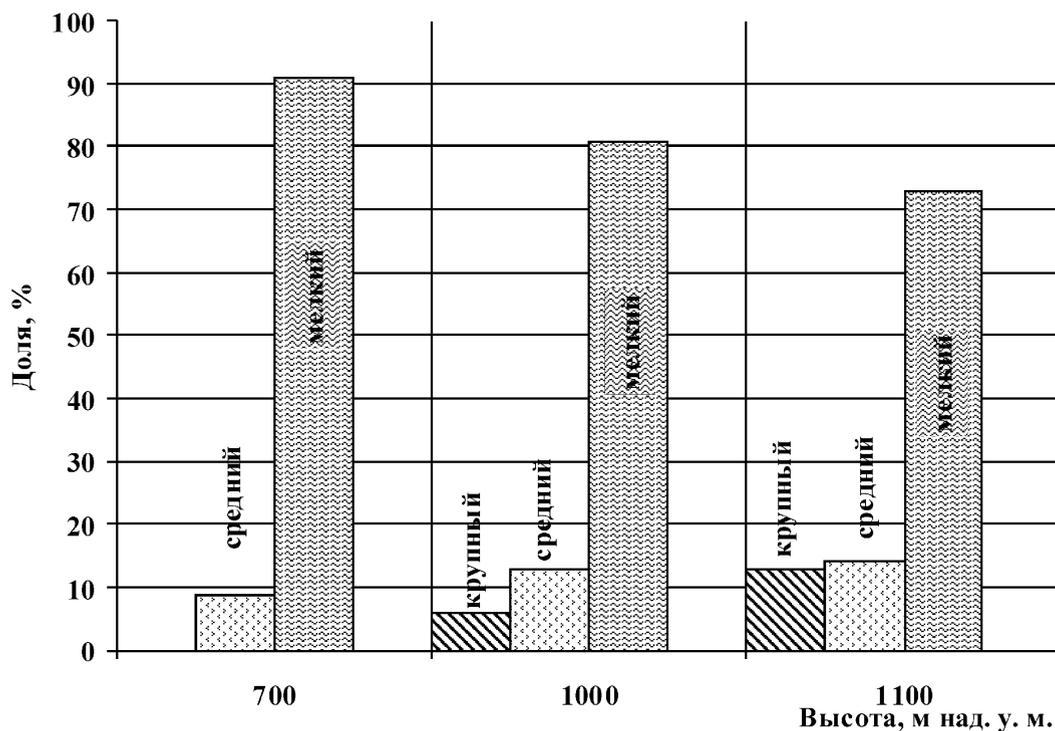


Рис. 5.5

Структура подроста тиса по группам высот в разных урочищах

В урочище Фассалугардан (700 м над уровнем моря) нами детально изучалась структура подроста тиса на разных элементах рельефа. При этом в каждом случае учет подроста проводился на 30 учетных площадках (учетная лента, состоящая из дискретных круговых площадок, примыкающих друг к другу, Грязькин, 2001). Наибольшее количество подроста оказалось на пологих элементах рельефа, на площадках с опадом и травянистой растительностью, сформировавшихся естественным образом (табл. 5.7). С увеличением крутизны склона численность подроста, подлеска и проективное покрытие живого напочвенного покрова резко со-

кращаются, в несколько раз уменьшается и количество видов на таких склонах.

Таблица 5.7

**Структура подроста тиса по высоте и возрасту под пологом
букового леса (пологий склон крутизной 15–20°)**

| Возраст, лет | Высота, см | | | | | | | | всего | % |
|------------------|------------|------|-------|-------|-------|-------|-------|----------|-------|------|
| | 2–7 | 8–13 | 14–19 | 20–25 | 26–31 | 32–36 | 37–43 | более 43 | | |
| 2–3 | 89 | 21 | — | — | — | — | — | — | 110 | 68,9 |
| 4–5 | 2 | 13 | 1 | — | — | — | — | — | 16 | 10,2 |
| 6–7 | 1 | 4 | 3 | — | — | — | — | — | 8 | 5,1 |
| 8–9 | — | 3 | 7 | 2 | — | — | 1 | — | 13 | 8,2 |
| 10–11 | — | — | — | 3 | 2 | — | — | — | 5 | 3,2 |
| 12–13 | — | 1 | — | 1 | — | — | 1 | — | 3 | 1,9 |
| 14–15 | — | — | — | 1 | 1 | 1 | — | — | 3 | 1,9 |
| Более 15 | — | — | — | — | — | — | — | 1 | 1 | 0,6 |
| Всего | 92 | 42 | 11 | 7 | 3 | 1 | 2 | 1 | 159 | — |
| % | 58 | 26,4 | 6,9 | 4,3 | 1,9 | 0,6 | 1,3 | 0,6 | — | 100 |
| A _{ср.} | 2,5 | 4,5 | 7,5 | 9,9 | 10,5 | 14,5 | 15,5 | | | |

На крутых склонах наблюдается интенсивный смыв почвы, опада и мелких растений. Растительность нижних ярусов имеется только у стволов со стороны нагорной части. Подрост тиса встречается на микроплощадках с опадом или живым напочвенным покровом, в западинах и рядом с отпадом и крупными ветвями, играющими роль фашинов (задерживают на склоне опад и семена). На склоне большой крутизны количество подроста тиса заметно уменьшается (табл. 5.8).

Таблица 5.8

**Структура подроста тиса по высоте и возрасту под пологом
букового леса (верхняя часть склона восточной экспозиции
крутизной 40–45°)**

| Возраст, лет | Высота, см | | | | | | | Всего | |
|--------------|------------|------|-------|-------|-------|-------|----------|-------|----|
| | 2–6 | 7–11 | 12–16 | 17–21 | 22–26 | 32–36 | более 36 | экз. | % |
| 2–3 | 13 | 2 | — | — | — | — | — | 15 | 43 |
| 4–5 | 3 | 4 | — | — | — | — | — | 7 | 20 |
| 6–7 | — | 4 | — | — | — | — | — | 4 | 11 |
| 8–9 | — | 3 | — | — | — | — | — | 3 | 7 |
| 10–11 | — | — | 1 | 1 | — | — | — | 2 | 6 |

Продолжение табл. 5.8

| Возраст, лет | Высота, см | | | | | | | Всего | |
|------------------|------------|------|-------|-------|-------|-------|----------|-------|-----|
| | 2–6 | 7–11 | 12–16 | 17–21 | 22–26 | 32–36 | более 36 | экз. | % |
| 12–13 | — | — | — | 1 | — | — | — | 1 | 3 |
| 14–15 | — | — | — | — | 1 | 1 | — | 3 | 7 |
| Более 15 | — | — | — | — | — | — | 1 | 1 | 3 |
| Всего, экз. | 16 | 13 | 1 | 2 | 1 | 1 | 1 | 35 | — |
| % | 45 | 34 | 3 | 6 | 3 | 3 | 3 | — | 100 |
| A _{ср.} | 2,5 | 4,1 | 7,5 | 9,9 | 10,5 | 12,5 | 14,5 | — | — |

Ход 3 заложен на склоне западной экспозиции средней крутизны. Численность подроста тиса здесь больше, чем на крутом склоне любой экспозиции, однако в несколько раз меньше, чем на пологих элементах рельефа (таб. 5.9).

Таблица 5.9

Структура подроста тиса по высоте и возрасту под пологом букового леса (ход 3, склон западной экспозиции крутизной 20–25°)

| Возраст, лет | Высота, см | | | | | | | | Всего | |
|------------------|------------|------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|------|
| | 2–7 | 8–13 | 14–19 | 20–25 | 26–31 | 32–36 | 37–43 | более | экз. | % |
| 2–3 | 18 | 16 | — | — | — | — | — | — | 34 | 55,7 |
| 4–5 | — | 6 | 1 | — | — | — | — | — | 7 | 11,5 |
| 6–7 | — | 4 | 3 | — | — | — | — | — | 7 | 11,5 |
| 8–9 | — | 2 | 3 | 1 | 1 | — | 1 | — | 8 | 13,1 |
| 10–11 | — | — | 1 | 2 | — | — | — | — | 3 | 4,9 |
| 12–13 | — | 1 | — | — | 1 | — | — | — | 2 | 3,3 |
| 13–14 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| 14–15 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| Более | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| Всего, экз. | 18 | 29 | 8 | 3 | 2 | — | 1 | — | 61 | — |
| % | 29,1 | 48 | 13,1 | 4,4 | 3,3 | — | 1 | — | — | 100 |
| A _{ср.} | 2,5 | 4,1 | 7,5 | 9,9 | 10,5 | 12,5 | 14,5 | | | |

При большой крутизне склона (30–40°) численность подроста незначительна даже на склонах южной экспозиции (табл. 5.10). На южных склонах под пологом сомкнутого букового древостоя создаются оптимальные условия для подроста тиса.

Приведенные в таблицах 5.7–5.10 материалы показывают, что основная часть подроста тиса имеет высоту до 13 см

(77–96%). Подрост высотой более 40 см встречается единично.

Таблица 5.10

Структура подроста тиса по высоте и возрасту под пологом букового леса (ход 4, склон южной экспозиции крутизной 30–40°)

| Возраст, лет | Высота, см | | | | | | | Всего | |
|------------------|------------|------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-----|
| | 4–8 | 9–13 | 14–18 | 19–23 | 24–28 | 34–38 | 39–43 | экз. | % |
| 2–3 | 54 | — | — | — | — | — | — | 54 | 92 |
| 4–5 | — | 1 | — | — | — | — | — | 1 | 2 |
| 6–7 | — | — | 1 | — | — | — | — | 1 | 2 |
| 8–9 | — | 1 | — | — | — | — | — | 1 | 2 |
| 10–11 | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| 12–13 | — | — | — | — | — | — | 1 | 1 | 2 |
| Всего, экз. | 54 | 2 | 1 | — | — | — | 1 | 58 | — |
| % | 92 | 4 | 2 | — | — | — | 2 | — | 100 |
| $A_{\text{ср.}}$ | 2,5 | 4,1 | 7,5 | 9,9 | 10,5 | | 10,5 | — | — |

Возрастная структура молодого поколения тиса характеризуется преобладанием особей в возрасте от 2–3 до 8–9 лет (рис 5.6). Абсолютное большинство особей имеют возраст 2–3 года (43–92%).



Рис. 5.6

Молодое поколение тиса

Такой характер структуры подроста по высоте и возрасту говорит о том, что отпад основной части самосева и подроста тиса приходится на первые несколько лет. Одна из главных причин этого явления на крутых склонах — смыв вместе с почвой в периоды снеготаяния и интенсивных дождей. Судя по количеству осадков (более 800 мм), интенсивные дожди случаются часто.

5.3. ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА ЕСТЕСТВЕННОЕ ВОЗОБНОВЛЕНИЕ ТИСА

Нижние ярусы растительности не оказывают существенного влияния на семенное возобновление тиса. В первую очередь это связано с незначительной представленностью подлеска (см. табл. 3.5) и живого напочвенного покрова (см. табл. 3.6 и 3.7). Среднее проективное покрытие живым напочвенным покровом на обследованных объектах составляет 5–18%. Встречаемость отдельных видов колеблется от 3,3 до 33,7 (табл. 5.11). В связи с этим он не является преградой для реализации возобновительного потенциала тиса ягодного. Скорее наоборот, участие травянистой растительности в биологическом круговороте веществ создает благоприятные условия для прорастания семян и сохранения всходов тиса. Кроме того, живой напочвенный покров на крутых склонах является сдерживающим фактором от эрозии почвы, он играет роль фашинов, задерживающих частицы почвы, опад и семена. Таким образом, в горных лесах травяно-кустарничковый и мохово-лишайниковый ярусы эффективно способствуют естественному возобновлению тиса ягодного.

Таблица 5.11

Представленность живого напочвенного покрова под пологом букового древостоя с тисом (Фассалугардан, 700 м над у. м.)

| Название вида | Проективное покрытие, % | Встречаемость, % |
|---|-------------------------|------------------|
| Адамов корень (<i>Tamus communis</i> L.) | 1,2 | 6,7 |
| Валериана лекарственная (<i>Vaieriana saxicola</i> C. A. Mey.) | 0,7 | 3,3 |
| Вороний глаз (<i>Paris incompleta</i> Bieb.) | 2,3 | 10,0 |
| Ежевика (<i>Rubus hirtus</i> Waldst et Kit.) | 0,5 | 3,3 |

Продолжение табл. 5.11

| Название вида | Проективное покрытие, % | Встречаемость, % |
|---|-------------------------|------------------|
| Зубянка (<i>Dentaria bulbifera</i> Bieb.) | 0,4 | 3,3 |
| Красавка кавказская (<i>Atropa belladonna</i> L.) | 1,1 | 6,7 |
| Купена кавказская (<i>Polygonatum polyanthum</i> (Bieb.) Deitr.) | 12,2 | 23,6 |
| Осока лесная (<i>Carex sylvatica</i> Huds.) | 2,4 | 13,3 |
| Папоротник мужской (<i>Dryopteris filix-mas</i> L. Schott.) | 18,1 | 16,7 |
| Петров крест (<i>Lathraea squamaria</i> L.) | 11,3 | 32,2 |
| Плющ колхидский (<i>Hedera colchica</i> C. Koch.) | 3,5 | 10,0 |
| Фиалка собачья (<i>Viola canina</i> L.) | 1,4 | 6,7 |

Прямой связи между численностью подроста и высотой над уровнем моря выявить не удалось, однако в целом доля жизнеспособного подроста заметно возрастает с увеличением высоты над уровнем моря (см. табл. 5.4). Состав подроста, как и его структура, по высоте и возрасту зависят в первую очередь от состава верхнего яруса и других таксационных характеристик.

Немаловажную роль в естественном возобновлении тиса играет орографический фактор. Как видно из представленных материалов на численность подроста и его структуру по высоте и возрасту существенное влияние оказывают экспозиция склона и его крутизна.

На крутых склонах подрост тиса и любая другая растительность смываются дождями и уничтожаются весной при таянии снега и его сползании вниз по склону вместе с оттаившим верхним горизонтом почвы.

5.4. ОСОБЕННОСТИ РОСТА И РАЗВИТИЯ ТИСА ЯГОДНОГО ПОД ПОЛОГОМ БУКОВОГО ДРЕВОСТОЯ

Для исследования особенностей роста и развития тиса ягодного под пологом букового древостоя было выбрано три объекта в разных урочищах, на территории РСО — Алания и Южной Осетии. Первый опытный объект был выбран в Южной Осетии. Здесь тис произрастает под пологом старовозра-

стного букового древостоя на северном макросклоне крутизной $20-40^\circ$, над правым берегом реки Проне Восточная в 200–300 м от русла реки. Высота над уровнем моря 1356 м. Тис представлен чистыми по составу микрогруппами и куртинами. В составе групп и куртин произрастают деревья тиса разного размера и разного возраста — от мелкого подроста до деревьев высотой 10–12 м. Отдельно стоящие деревья встречаются редко. Единично встречаются деревья с диаметром ствола 30–40 см, эти деревья всегда многовершинны.

Второй опытный объект — урочище Сунжа (Сунженское участковое лесничество Пригородного лесничества, кв. 25), на правом берегу реки Сунжа. Высота над уровнем моря 1040 м. Тис произрастает на микросклонах разной крутизны (до 60°) и разной экспозиции. Рельеф выраженный. Верхний ярус на 90% представлен буком среднего возраста (60–80 лет). В составе древостоя встречается небольшая примесь граба, липы и клена остролистного.

Третий опытный объект — урочище Шуби на южном макросклоне. Высота над уровнем моря 921 м. Опытный участок расположен на пологом плато ($5-10^\circ$), на правом берегу реки Ардон. Плато выше уровня реки на 50–60 м. Здесь верхний ярус представлен древостоем смешанного состава с участием осины, бука, граба, груши, дуба и клена. Предельная высота основного яруса 18–20 м. Здесь тис произрастает единичными деревьями и куртинами по 20–30 экземпляров. Общая характеристика объектов исследования представлена в таблице 5.12.

Для детального анализа хода роста было отобрано по одному модельному дереву с каждого опытного объекта. Модели отбирали из числа деревьев, которые преобладали по высоте и по диаметру ствола. Для каждой модели были определены следующие биометрические характеристики: высота, диаметр ствола, количество растущих и сухих ветвей, протяженность и диаметр кроны, высота штамба, наличие водяных побегов.

Со всех модельных деревьев были отобраны образцы для измерения радиального прироста, для чего через каждый метр по высоте ствола выпиливали диск толщиной 2–4 см. В лабораторных условиях на каждом диске измеряли диаметр диска, ядра и толщину коры, определяли возраст (под-

считывали количество годовых колец с разделением по десятилетиям) и измеряли радиальный прирост по четырем направлениям под бинокулярным микроскопом МБС-2 с точностью до 0,1 мм. Каждый диск взвешивали и определяли его объем. После этого от диска отделяли кору и взвешивали отдельно кору и диск для последующего определения доли коры от общей массы. После отделения коры хорошо видны спящие почки. Такие почки часто прорастают через все годовые слои, которые формируются после закладки спящих почек.

Таблица 5.12

Общая характеристика опытных объектов

| Урочище | Высота над уровнем моря, м | Макросклон | Состав верхнего яруса древостоя, % | Крутизна склона, градусов | Экспозиция микросклона |
|------------------------|----------------------------|------------|------------------------------------|---------------------------|------------------------|
| Проне, Южная Осетия | 1356 | Северный | 95Бук3Липа2Клен | 20–40 | СВ |
| Сунжа, Северная Осетия | 1040 | Северный | 72Бук20Липа7Граб1Клен | 40–60 | СВ |
| Шуби, Северная Осетия | 921 | Западный | 41Осина23Бук20Граб10Груша4Дуб2Клен | 5–10 | ЮЗ |

Биометрические характеристики выбранных для анализа модельных деревьев представлены в таблице 5.13.

Таблица 5.13

Основные характеристики модельных деревьев тиса ягодного

| Номер модели | Возраст, лет | Высота, м | Диаметр ствола, см | Диаметр кроны, м | Протяженность кроны, м | Количество растущих ветвей, шт. | Количество сучьев, шт. | Примечания |
|--------------|--------------|-----------|--------------------|------------------|------------------------|---------------------------------|------------------------|----------------------------------|
| 1 | 104 | 4,16 | 4,1 | 3,6 | 2,9 | 18 | 7 | Обилие водяных побегов на стволе |
| 2 | 66 | 5,16 | 6,1 | 4,2 | 3,3 | 37 | 16 | На поверхности хвои темный налет |
| 3 | 81 | 6,75 | 11,2 | 3,8 | 5,2 | 43 | 9 | Две вершины |

Несмотря на небольшой диаметр ствола (4–11 см), возраст моделей от 66 до 104 лет, что характерно для тиса. Под пологом древостоев эта теневыносливая порода растет медленно, особенно на начальном этапе своего развития (табл. 5.14). Если сравнивать средние величины радиального прироста на разной высоте ствола, то можно обнаружить следующую закономерность — минимальные значения прироста у всех модельных деревьев установлены на высоте 0,1–1 м. Это можно объяснить тем, что первые десятилетия своего существования, тис, как правило, находится в условиях дефицита освещенности из-за конкуренции со стороны верхнего яруса, травостоя, подлеска и крупного подростка.

Таблица 5.14

Средний прирост модельных деревьев тиса в высоту и по диаметру на разной высоте ствола

| Высота взятия образца, м | Толщина образца, мм | Возраст, лет | Диаметр образца, мм | | | Средний прирост | |
|-----------------------------------|---------------------------|-----------------|------------------------|-------------|-----------|----------------------------|--------------------------|
| | | | в коре | без коры | яд- ро | радиаль- ный, мм/год | в вы- соту, см/год |
| Модель 1 — Южная Осетия | | | | | | | |
| 0,1 | 25,5 | 104 | 104 | 98 | 87 | 1,12 | — |
| 1 | 38,5 | 73 | 73 | 66 | 56 | 1,05 | 3,2 |
| 2 | 23,5 | 42 | 50 | 46 | 33 | 1,40 | 3,2 |
| 3 | 22,5 | 33 | 45 | 40 | 30 | 0,69 | 9,1 |
| 4 | 30 | 18 | 14 | 12 | 2 | 0,88 | 6,7 |
| Средний | — | — | — | — | — | 1,04 | 4,0 |
| Модель 2 — Сунжа | | | | | | | |
| 0,1 | 45 | 66 | 76,5 | 70,5 | 60 | 0,51 | — |
| 1 | 39 | 49 | 63,5 | 58,5 | 45,5 | 0,58 | 5,9 |
| 2 | 42,5 | 39 | 55 | 50 | 39 | 0,71 | 10,0 |
| 3 | 36,5 | 33 | 48,5 | 43 | 30,5 | 0,78 | 16,7 |
| 4 | 35,5 | 22 | 33 | 28,5 | 16 | 0,80 | 9,1 |
| 5 | 37 | 7 | 8 | 6 | 4 | 0,67 | 6,7 |
| Средний | — | — | — | — | — | 0,56 | 7,8 |
| Модель 3 — Шуби | | | | | | | |
| 0,1 | 50,5 | 81 | 141,5 | 131,5 | 106 | 0,92 | — |
| 1 | 35 | 60 | 115 | 107,5 | 77 | 0,76 | 4,8 |
| 2 | 33 | 49 | 107,5 | 102 | 71,5 | 1,33 | 9,1 |
| 3 | 54 | 41 | 83,5 | 77 | 53 | 1,18 | 12,5 |
| 4 | 30,5 | 29 | 54 | 48 | 29 | 0,89 | 8,3 |
| 5 | 29 | 17 | 34,5 | 30 | 16 | — | 8,3 |

Продолжение табл. 5.14

| Высота взятия образца, м | Толщина образца, мм | Возраст, лет | Диаметр образца, мм | | | Средний прирост | |
|-----------------------------------|---------------------------|-----------------|------------------------|-------------|-----------|----------------------------|--------------------------|
| | | | в коре | без коры | яд- ро | радиаль- ный, мм/год | в вы- соту, см/год |
| 6 | 27 | 7 | 10 | 9 | — | — | 10,0 |
| Средний | — | — | — | — | — | 0,84 | 7,7 |

Данные, представленные в таблице 5.14, показывают, что рост по диаметру и по высоте у каждого модельного дерева имеет индивидуальную динамику. Средний общий радиальный прирост по моделям составляет 0,56–1,04 мм/год. По высоте ствола средний прирост по диаметру имеет такой же широкий размах варьирования — от 0,69 до 1,40 мм/год (модельное дерево 1) или от 0,76 до 1,33 (модель 3). Общий прирост по высоте слабый — от 4,0 до 7,8 см/год. На разных возрастных этапах (по высоте ствола) он изменяется существенным образом — от 3,2 до 9,1 см/год (модель 1) и от 5,9 до 16,7 см/год (модель 2).

Ядро в стволе тиса формируется быстро, уже через несколько лет после начала роста дерева. Слой заболони на всех дисках всех модельных деревьев имеет возраст 6–17 лет, т. е. это узкое кольцо около 1 см шириной на любой высоте ствола. Остальное сечение диска занято ядром красноватого цвета. Доля ядра велика, по диаметру она составляет 53–89%, а по объему — от 28 (верхняя часть ствола) до 65% (комлевая часть) от общего объема образца без коры. Это одна из особенностей тиса. Даже при диаметре ствола 3 см доля ядра по объему составляет более 28%.

Прирост по диаметру изменяется по высоте ствола. Здесь проявляется определенная закономерность — на высоте 0,3–1 м абсолютные значения меньше, чем на высоте 2–4 м (в зоне кроны). Радиальный прирост ствола максимальный в зоне прикрепления самых крупных ветвей к стволу. Размах варьирования абсолютных значений радиального прироста по годам — от 0,1 до 4,0 мм в год. Средние значения чаще всего меньше 1 мм в год, независимо от условий произрастания. По всем объектам исследования средние значения радиального прироста модельных деревьев тиса не превышают 1,4 мм.

Установлено, что на начальном этапе роста и развития тиса растет очень медленно. Дальнейший рост молодого поколения тиса определяется условиями, которые формируются в данном конкретном месте: изменение структуры верхнего яруса древостоев (сухостой, отпад), разрастание подлеска (бересклет, жимолость, калина, черника кавказская) и подрост других пород (бук, граб, клен, липа), обилие и ярусность травостоя.

В таблице 5.15 приводятся данные по массе образцов, плотности древесины, коры и по структуре поперечного среза на примере модели 3 (урочище Шуби, РСО — Алания). Доля коры по объему составляет 10–30%, а по массе — от 12 до 33%. Плотность древесины и коры примерно на одинаковом уровне — около 900 кг/м³. Указанные показатели по высоте ствола изменяются существенным образом.

Таблица 5.15

Масса, плотность и доля элементов дерева в опытных образцах

| Высота взятия образца, м | Масса образца, г | | | Доля по объему, % | | Доля коры по массе, % | Доля ядра по диаметру, % | Плотность, кг/м ³ | |
|--------------------------|------------------|----------|------|-------------------|------|-----------------------|--------------------------|------------------------------|-----------|
| | общая | без коры | кора | кора | ядро | | | кора | древесина |
| 0,1 | 794 | 702 | 92 | 13,0 | 64,9 | 11,6 | 88,8 | 893 | 1022 |
| 1 | 303 | 262 | 41 | 12,4 | 51,3 | 13,5 | 71,6 | 911 | 824 |
| 2 | 251 | 218 | 33 | 9,70 | 48,9 | 13,1 | 70,1 | 1138 | 807 |
| 3 | 278 | 237 | 41 | 15,2 | 47,4 | 14,7 | 68,8 | 911 | 944 |
| 4 | 74 | 62 | 12 | 30,1 | 36,4 | 16,2 | 60,4 | — | 1123 |
| 5 | 25 | 20 | 5 | 23,6 | 28,3 | 20,0 | 53,3 | 847 | 1047 |
| 6 | 3 | 2 | 1 | 19,1 | — | 33,3 | — | — | — |

Базисная плотность древесины тиса ягодного, по нашим данным, опубликованным ранее, составляет 658–741 кг/м³ (Базаев и др., 2016; Vazaev et al., 2019). Было установлено, что плотность заболони выше, чем ядра, — 702–820 и 641–707 кг/м³ соответственно.

Выводы. Установлено, что рост и развитие тиса под пологом букового древостоя характеризуются выраженной динамикой. На начальном этапе, несколько десятков лет, рост тиса замедленный: радиальный прирост 0,1–0,2 мм в год, а

прирост в высоту — 3–6 см в год. Поскольку ежегодно формируются узкие годичные слои, то плотность древесины высокая. По высоте ствола она меняется от 807 до 1123 кг/м³. По плотности кора тиса не уступает древесине (847–1138 кг/м³). Доля коры по массе в зависимости от высоты по стволу колеблется от 12% (у комля) до 33% (у вершины).

Тис — ярко выраженная ядровая порода. Доля ядра по диаметру ствола закономерно уменьшается от комля к вершине и составляет 53–89%. Доля ядра по объему изменяется аналогичным образом, но размах варьирования значений меньше — от 28 до 65%.

Глава 6

СТРУКТУРА КРОНЫ, ПОБЕГОВ И ХВОИ ТИСА ЯГОДНОГО

6.1. МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ

Тис на исследованных опытных участках представлен деревьями высотой от 4 до 15 м. Крона, как правило, низко опущена. Охвоение ветвей в верхней части кроны 100%, в нижней менее 50% (рис. 6.1). Хвоя линейная, иногда немного серповидно изогнута, на вершине коротко заострена, к основанию сужена. Края отвернуты вниз дорсально. Сверху блестящая темно-зеленая с выдающейся продольной жилкой посередине, снизу бледно-зеленая с двумя желтовато-зелеными или сероватыми полосками устьиц.

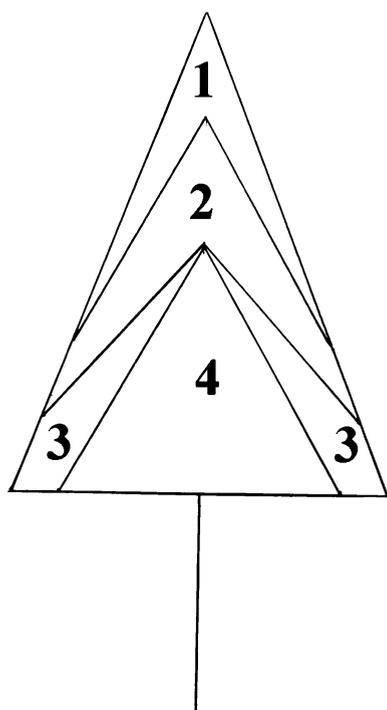


Рис. 6.1

Структура кроны тиса:

1 — «чехол» из световой хвои; 2 — зона с хвоей переходного типа; 3 — зона с теневой хвоей; 4 — зона без хвои.

Количество ветвей на 1 м длины ствола сильно варьирует (табл. 6.1). Это зависит от высоты и возраста дерева, от условий освещенности в течение длительного периода времени.

Таблица 6.1

Морфологические показатели модельных деревьев тиса

| Показатель | Фассалугардан, 700 м над уровнем моря | | | | Зилахар, 1100 м над уровнем моря | | | |
|---|---------------------------------------|-----|-----|---------|----------------------------------|-----|------|---------|
| | номер модели | | | среднее | номер модели | | | среднее |
| | 1 | 2 | 3 | | 1 | 2 | 3 | |
| Диаметр, см | 23 | 13 | 16 | 17,3 | 20 | 16 | 12 | 16,0 |
| Высота, м | 8 | 5 | 5 | 6,0 | 6 | 6 | 5 | 5,7 |
| Протяженность кроны, м | 6,9 | 4,1 | 4,3 | 5,1 | 4,7 | 3,6 | 4,9 | 4,4 |
| Кол-во ветвей на 1 м длины ствола | 4,9 | 8,3 | 6,8 | 6,7 | 4,8 | 5,3 | 6,0 | 5,4 |
| Доля сухих ветвей, % от общего количества | 6,8 | 4,2 | 4,6 | — | 12,1 | 8,9 | 18,4 | — |

Из таблицы следует, что с изменением условий произрастания изменяются и морфологические показатели отдельных деревьев.

Количественное соотношение различных типов побегов в кроне дерева определяет характер деятельности всего организма. Поэтому выделение реально существующего числа типов побегов оправдано как с точки зрения морфологической оценки функциональных типов растений, так и для выявления факторов, обуславливающих формирование того или иного типа побега. И. Г. Серебряков (1962) в связи с этим отмечал, что различия в величине побегов в кроне, а следовательно, и сама форма кроны в значительной степени детерминированы количеством и расположением почек.

В средней и нижней частях кроны возраст хвои достигает 6–8 лет. Поэтому у основания ветвей, на определенном отрезке от ствола, хвоя отсутствует полностью из-за недостатка света. Хвоя тиса сохраняется и закладывается вновь на побегах 3–4 порядков ветвления в условиях светового довольствия (не менее 2%) при максимальной освещенности кроны дерева около 9500 люкс.

Тис — классическая теневыносливая древесная порода. Хвоя способна ассимилировать CO_2 при относительной освещенности 2–3% (табл. 6.2). Ниже этой границы фотосинтез невозможен, поэтому хвоя не закладывается, а сформировавшаяся — отпадает.

Таблица 6.2

**Уровень освещенности кроны модельных деревьев на нижней
и верхней границе распространения тиса**

| Часть кроны | Освещенность в кроне, люкс | | | | | |
|---------------|----------------------------|------|-----------------------|------|----------------------|------|
| | у ствола (ядро кроны) | | в средней части кроны | | на поверхности кроны | |
| | ПП 1 | ПП 3 | ПП 1 | ПП 3 | ПП 1 | ПП 3 |
| Верхняя часть | — | — | — | — | 3000 | 2117 |
| Средняя часть | 433 | 220 | 1567 | 347 | 2067 | 1907 |
| Нижняя часть | 184 | 177 | 933 | 187 | 1567 | 853 |

Оптимальная относительная освещенность для нормальной жизнеспособности тиса составляет 40–45%. В таких условиях освещенности средний ежегодный прирост по высоте может превышать 20 см.

Хвоя у тиса на главной оси дерева и на терминальных побегах ветвей плоская, в верхней части кроны более крупная, чем на побегах средней части кроны и нижней (табл. 6.3).

Таблица 6.3

Длина однолетнего побега и количество хвои на побеге у деревьев на разных высотах произрастания

| Расположение в кроне | ПП 1 — 700 м над у. м. | | ПП 3 — 1100 м над у. м. | |
|----------------------|------------------------|--------------------|-------------------------|--------------------|
| | длина побега, см | число хвоинок, шт. | длина побега, см | число хвоинок, шт. |
| Верхняя часть | 54 ± 0,54 | 32 ± 0,64 | 50 ± 0,56 | 27 ± 0,54 |
| Средняя часть | 49 ± 0,50 | 30 ± 0,58 | 45 ± 0,45 | 25 ± 0,50 |
| Нижняя часть | 53 ± 0,53 | 30 ± 0,60 | 48 ± 0,48 | 22 ± 0,44 |

В направлении к основанию кроны она принимает теневой тип строения (табл. 6.4). Наибольшее количество хвои содержат побеги, находящиеся в вершине кроны на концах ветвей. Каждая хвоинка прикрепляется к стеблю при помощи небольшого возвышения — подушечки. Считается, что листовая подушечка хвойных имеет стеблевое происхождение (Михайленко, 1970).

Данные, представленные в таблице 6.4, показывают, что в нижней части кроны тиса хвоя на побегах более изрежен-

ная, чем в средней и верхней частях кроны. На биометрические характеристики хвои оказывает влияние не только режим освещенности, но и высота над уровнем моря. С увеличением высоты густота охвоения снижается. На одном сантиметре длины побега может формироваться от 4–5 хвоинок (высота над уровнем моря 1100 м) до 6–7 на высоте 700 м над уровнем моря.

Таблица 6.4

Среднее расстояние между хвоинками на однолетнем побеге, мм

| Расположение в кроне | ПП 1 — 700 м над уровнем моря | ПП 3 — 1100 м над уровнем моря |
|----------------------|-------------------------------|--------------------------------|
| Верхняя часть | $1,6 \pm 0,032$ | $1,9 \pm 0,038$ |
| Средняя часть | $1,6 \pm 0,032$ | $1,8 \pm 0,036$ |
| Нижняя часть | $1,7 \pm 0,034$ | $2,1 \pm 0,042$ |

6.2. АНАТОМИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ХВОИ И ПОБЕГОВ ТИСА ЯГОДНОГО

Анатомическое строение годичного побега тиса изучено мало, особенно это относится к стеблю и почке. В связи с этим есть необходимость остановиться на общей анатомической характеристике основных элементов годичного побега у растений тиса ягодного в РСО — Алания.

Однолетняя хвоя тиса имеет особенности гистологического строения по отношению к другим видам хвойных. Однослойный эпидермис покрыт толстым слоем кутикулы (см. цв. вкл., рис. 6.2). Основной объем хвоинки занят мезофиллом, состоящим из палисадной и губчатой ассимиляционной паренхимы, сложенной из крупных, слегка удлинённых и изодиаметрических клеток. Смоляные ходы отсутствуют. Комплекс клеток проводящего пучка отделен от мезофилла одним слоем клеток паренхимной обкладки, которая в виде цилиндра расположена вдоль хвоинки (см. цв. вкл., рис. 6.3).

Паренхимная обкладка окружает трансфузионную ткань, в которую погружен коллатеральный проводящий пучок, занимающий осевое положение в центральном цилиндре (табл. 6.5).

Таблица 6.5

Размеры клеток ксилемы и флоэмы в хвое тиса

| Номер пробной площади, высота над уровнем моря | Трахеиды ксилемы | | | | Ситовидные клетки флоэмы | | | |
|--|----------------------------|---------------|-------------------------------|---------------|----------------------------|---------------|-------------------------------|---------------|
| | тангенциальное направление | | дорсо-вентральное направление | | тангенциальное направление | | дорсо-вентральное направление | |
| | диаметр, мм | кол-во клеток | диаметр, мм | кол-во клеток | диаметр, мм | кол-во клеток | диаметр, мм | кол-во клеток |
| ПП 1 700 м | 0,006 ± 0,0002 | 17 | 0,007 ± 0,0002 | 5 | 0,007 ± 0,0002 | 21 | 0,004 ± 0,0001 | 9 |
| ПП 2 1000 м | 0,008 ± 0,0002 | 19 | 0,011 ± 0,0002 | 3 | 0,007 ± 0,0002 | 22 | 0,007 ± 0,0002 | 8 |
| ПП 3 1100 м | 0,007 ± 0,00014 | 12 | 0,007 ± 0,00014 | 4 | 0,008 ± 0,00016 | 15 | 0,007 ± 0,0002 | 6 |
| Среднее | 0,007 ± 0,001 | 16 ± 3 | 0,008 ± 0,002 | 4 ± 1 | 0,007 ± 0,001 | 19 ± 3,8 | 0,006 ± 0,002 | 7 ± 1 |

Ближе к оси цилиндра трансфузионная ткань состоит из удлиненных клеток — трахеид, с окаймленными порами, к паренхимной обкладке примыкают ее трансфузионные паренхимные клетки. Проводящий пучок частично разделен радиальными рядами паренхимных клеток. Флоэма в пучках состоит из радиальных рядов ситовидных клеток с утолщенными оболочками.

С двух сторон по краям флоэма сопровождается несколькими слоями альбуминовых клеток. Камбиальные клетки функционируют активно только в период дифференциации хвои. Ксилема образована радиальными рядами трахеид.

Степень развития гистологических элементов хвои тиса изменяется в зависимости от места произрастания, от местоположения в кроне дерева и от условий освещенности. Хвоя также обладает значительной изменчивостью структуры в зависимости от возраста растения. Морфология хвои тиса изучалась в различных аспектах с точки зрения филогенеза (Plavsic, 1938) при установлении характерных признаков на уровне вида (Marco, 1939; Colleau, 1968; Сашина, 1975; Нестерович, Дерюгина, 1976). Анатомическая структура листа хвойных подробно рассмотрена в ряде работ (Napp-Zinn, 1966; Эсау, 1969, 1980; В. Б. Скупченко, 1985).

При изучении элементов структуры на поперечном разрезе хвои тиса внимание обращалось на форму сечения, структуру мезофилла, проводящего цилиндра, толщину кутикулярного слоя; измерялись клетки эпидермы, паренхимной обкладки, проводящего пучка в тангенциальном и радиальном направлениях (табл. 6.6).

Таблица 6.6

Морфолого-анатомические показатели хвои из средней части кроны деревьев, произрастающих на разных высотах местности

| Наименование показателя | Фассалугардан ПП 1. 700 м н. у. м. | Шуби ПП 2. 1000 м н. у. м. | Зилахар ПП 3. 1100 м н. у. м. |
|--|--|----------------------------------|-------------------------------------|
| Число слоев палисадной паренхимы хвои | $3 \pm 0,06$ | $3 \pm 0,06$ | $2 \pm 0,04$ |
| Средняя высота клеток палисадной паренхимы, мм | $0,050 \pm 0,00050$ | $0,041 \pm 0,00041$ | $0,040 \pm 0,0004$ |
| Толщина слоя губчатой паренхимы, мм | $0,229 \pm 0,00229$ | $0,251 \pm 0,0025$ | $0,220 \pm 0,0022$ |

| Наименование показателя | Фассалугардан ПП 1. 700 м н. у. м. | Шуби ПП 2. 1000 м н. у. м. | Зилахар П 3. 1100 м н. у. м. |
|--|--|----------------------------------|---------------------------------|
| Толщина верхнего слоя кутикулы, мм | 0,012 ± 0,0006 | 0,007 ± 0,00035 | 0,009 ± 0,00009 |
| Толщина клеток верхней эпидермы, мм | 0,015 ± 0,0045 | 0,017 ± 0,00021 | 0,021 ± 0,00084 |
| Толщина клеток нижней эпидермы, мм | 0,015 ± 0,0075 | 0,018 ± 0,00054 | 0,019 ± 0,00038 |
| Толщина ксилемы, мм | 0,027 ± 0,00351 | 0,024 ± 0,00504 | 0,022 ± 0,0029 |
| Количество слоев клеток ксилемы в дорсо-вентральном направлении, шт. | 5 ± 0,7 | 3 ± 0,39 | 4 ± 0,56 |
| Количество слоев клеток ксилемы по ширине хвоинки, шт. | 17 ± 2,38 | 15 ± 1,95 | 12 ± 1,44 |
| Толщина флоэмы, мм | 0,043 ± 0,00043 | 0,053 ± 0,00053 | 0,036 ± 0,00036 |
| Количество слоев клеток флоэмы в дорсо-вентральном направлении, шт. | 10 ± 0,2 | 8 ± 0,24 | 6 ± 0,18 |
| Количество слоев клеток флоэмы по ширине хвоинки, шт. | 24 ± 1,2 | 23 ± 1,61 | 12 ± 0,84 |
| Толщина хвои у жилки, мм | 0,523 ± 0,037 | 0,517 ± 0,0398 | 0,509 ± 0,041 |
| Ширина хвои, мм | 2,2 ± 0,044 | 2,4 ± 0,048 | 2,5 ± 0,050 |
| Длина, мм | 21,8 ± 0,06 | 20,7 ± 0,06 | 20,1 ± 0,3 |
| Объем хвои, мм ³ | 10,53 | 10,20 | 8,57 |

Таблица 6.6 показывает, что с увеличением высоты над уровнем моря средняя высота клеток палисадной паренхимы уменьшается. При этом число слоев палисадной паренхимы также уменьшается.

В таблицах 6.7–6.8 представлены данные по площадям сечений тканей хвои, взятых с модельных деревьев с трех ПП.

Приведенные данные свидетельствуют о том, что площадь сечения эпидермы, ассимиляционной ткани и проводящего цилиндра уменьшается с увеличением высоты над уровнем моря.

Таблица 6.7

**Морфометрическая характеристика гистологической структуры
хвои деревьев тиса, произрастающих на разных высотах
местности**

| Ткани хвои | Объект 4, 700 м над уровнем моря | Объект 11, 1000 м над уров- нем моря | Объект 12, 1100 м над уров- нем моря |
|--|--|--|--|
| | площадь сечения тканей, мм ² | площадь сечения тканей, мм ² | площадь сечения тканей, мм ² |
| Кутикула | 0,066 ± 0,00132 | 0,063 ± 0,00126 | 0,048 ± 0,00096 |
| Эпидерма | 0,124 ± 0,00248 | 0,123 ± 0,00246 | 0,090 ± 0,0018 |
| Столбчатый мезофилл | 0,330 ± 0,0066 | 0,229 ± 0,00458 | 0,118 ± 0,00236 |
| Губчатый мезофилл | 0,529 ± 0,01058 | 0,539 ± 0,01078 | 0,237 ± 0,00474 |
| Паренхим- ная обклад- ка прово- дящего пучка | 0,034 ± 0,00068 | 0,045 ± 0,0009 | 0,040 ± 0,0008 |
| Ксилема | 0,003 ± 0,00006 | 0,003 ± 0,00006 | 0,001 ± 0,00002 |
| Флоэма | 0,009 ± 0,00018 | 0,005 ± 0,0001 | 0,004 ± 0,00008 |
| Проводя- щий пучок | 0,046 ± 0,00092 | 0,053 ± 0,00106 | 0,045 ± 0,0009 |
| Общая площадь поперечного сечения | 1,095 ± 0,0219 | 1,007 ± 0,02014 | 0,538 ± 0,01076 |

Таблица 6.8

**Парциальная величина площадей поперечного сечения тканей
хвои у растений, произрастающих на разных высотах над уровнем
моря, %**

| Ткани хвои, % | Объект 4, 700 м над уровнем моря | Объект 11, 1000 м над уровнем моря | Объект 12, 1100 м над уровнем моря |
|---|--|--|--|
| Кутикула | 6,0 | 6,3 | 8,9 |
| Эпидерма | 11,3 | 12,2 | 16,7 |
| Столбчатый мезофилл | 30,1 | 22,7 | 21,9 |
| Губчатый мезофилл | 48,3 | 53,5 | 44,1 |
| Паренхимная обклад- ка проводящего пучка | 3,1 | 4,5 | 7,4 |
| Ксилема | 0,3 | 0,3 | 0,2 |
| Флоэма | 0,8 | 0,5 | 0,7 |
| Проводящий пучок | 4,2 | 5,3 | 8,4 |
| Итого | 100,0 | 100,0 | 100,0 |

Различия биометрических характеристик хвои тиса по урочищам статистически достоверны на 95%-ном уровне значимости как по ширине и длине хвои, так и по площади поперечного сечения (фактическое значение критерия Стьюдента по отдельным характеристикам составляет от 2,8 до 9,2, табличное — 2,1).

Толщина кутикулярного слоя достигает 0,008 мм. Клетки эпидермы крупные, их тангенциальные размеры колеблются от 0,016 до 0,026 мм, а радиальные — от 0,015 до 0,019 мм. В хвое отсутствует гиподерма, сосудисто-волокнистый пучок один. Паренхимная обкладка проводящего пучка имеет округло-овальную форму, клетки ее иногда различны по величине, однако они довольно крупные, вытянуты в тангенциальном направлении. Тангенциальные размеры этих клеток в 1,1–1,4 раза превышают размеры радиальные. Поперечный срез хвои тиса ягодного показан на рисунке 6.2 (см. цв. вкл.).

Из таблицы 6.8 видно, что соотношение отдельных тканей хвои по опытным объектам существенно различается, например отношение площади сечения столбчатого мезофилла к губчатому мезофиллу составляет на объекте 4 (Фасалугардан, 700 м над уровнем моря) — 1,61, на объекте 11 (Шуби, 1000 м над уровнем моря) — 2,35, на объекте 12 (Зилахар, 1100 м над уровнем моря) — 0,48. Таким образом, степень светолюбия хвои с увеличением высоты над уровнем моря (места произрастания деревьев) снижается. Это подтверждается также снижением в данном направлении и парциального объема столбчатого мезофилла (табл. 6.8).

При изучении анатомического строения хвои нами было выявлено, что отношение площади сечения проводящей системы к общей площади поперечного сечения хвои может служить важным показателем при оценке отношения растений к влаге. Расположив исследуемые образцы тиса от большей величины соотношения между площадями центрального цилиндра и поперечного сечения хвои к меньшей, нами получен ряд, в котором прослеживается отношение тиса ягодного к влажности воздуха и почвенному увлажнению в зависимости от высоты над у. м. (рис. 6.4).

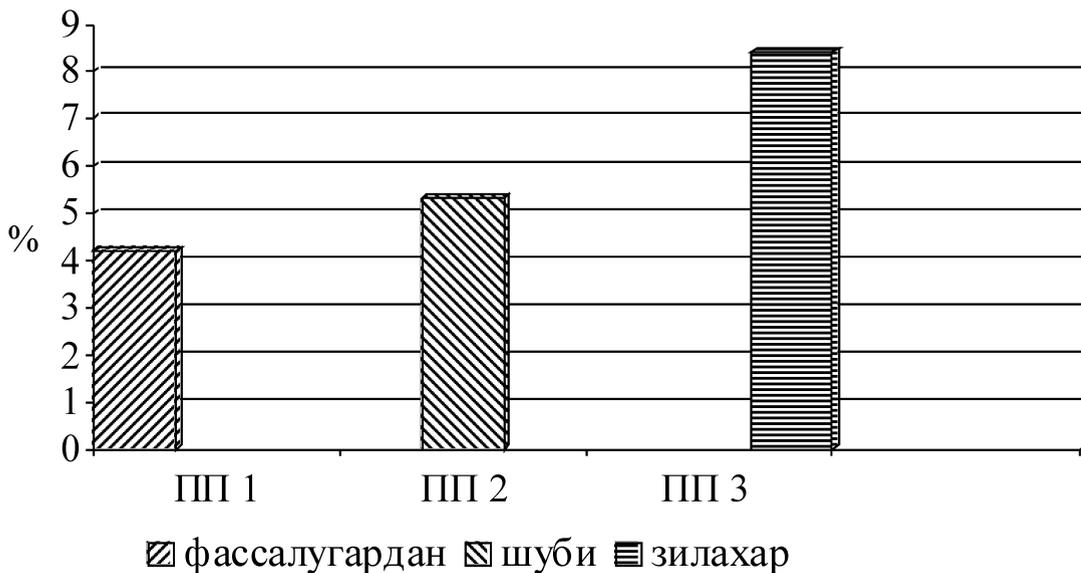


Рис. 6.4

Парциальный объем тканей проводящего пучка хвои деревьев, произрастающих на разных высотах местности над уровнем моря

В частности, можно сделать вывод о том, что у деревьев на опытном объекте 4 хвоя менее ксероморфна, чем на опытных объектах 11 и 12. Данный вывод подтверждается также тем, что парциальные объемы кутикулы и эпидермы аналогичным образом возрастают в направлении увеличения высоты над уровнем моря.

Устьица располагаются только на нижней поверхности хвои по обе стороны жилки (см. цв. вкл., рис. 6.5) полосками. Тип устьичного аппарата амфициклический пинопицеоидальный, число побочных клеток от 2 до 6, длина замыкающих клеток 0,014–0,016 мм, ширина замыкающих клеток 0,0096–0,0098 мм, диаметр надустычной ямки 0,00876–0,0093 мм. Расположение бугорков кутикулы на клетках устьиц беспорядочное.

Терминальные почки на побегах второго порядка ветвления за вегетационный период формируют до четырёх ярусов кроющих чешуй, под ними находятся листовые бугорки (см. цв. вкл., рис. 6.7). Апикальная меристема имеет характерную зональность гистологической структуры, выявленную у хвойных A. S. Foster (1941). Апекс в период роста имеет вытянутую полуэллипсоидальную форму высотой около 60 мкм. Диаметр его основания около 100 мкм. Стеблевая часть почки имеет остро-коническую форму, сердцевина содержит много таниновых клеток, высота почки 0,93 мм,

диаметр — 0,72. Листовые зачатки длиной 0,65 мм \pm 0,05, шириной 0,26 мм \pm 0,02.

Покровная ткань стеблей молодых побегов тиса представлена эпидермой. Клетки её в поперечном сечении квадратно-прямоугольные с выпуклой и сильно утолщенной наружной стенкой (см. цв. вкл., рис. 6.6). В продольном направлении они несколько вытянуты, стенки их гладкие. Эпидерма функционирует в течение 3–4 лет, пока перидерма не образует сплошного чехла. Имеются сведения о длительном функционировании эпидермы у тиса ягодного (M. Busgen, 1897, 1961).

Расположенная под эпидермой паренхима листовых подушек сложена крупными тонкостенными клетками. Субэпидермальный слой клеток по размерам мельче клеток эпидермы. До формирования перидермы паренхима листовых подушек выполняет запасующую функцию — ее клетки заполнены крахмальными зернами. После образования перидермы клетки этой ткани отмирают и заполняются воздухом.

Первичная кора сложена многогранными или овальными изодиаметрическими клетками с межклетниками. Клетки периферической части первичной коры содержат много хлоропластов.

В литературе (A. R. Rao, 1965) есть сведения о том, что первичная кора тиса ягодного содержит склереиды, однако нами они не обнаружены. Округлые в поперечнике, сильно вытянутые в длину одиночные склерифицированные элементы находятся на границе между первичной корой и первичным лубом. Их можно отнести к волокнам первичного происхождения, хотя по внешнему виду они напоминают волокнистые склереиды.

Перидерма у тиса формируется на протяжении нескольких лет, начиная со второго года. В первую очередь феллоген закладывается в периферических слоях клеток первичной коры под впадинами между листовыми подушками и откладывает несколько слоев губчатой феллемы. В последующие 2–3 года феллоген разрастается по окружности (параллельно поверхности), и только на 4–5-й год жизни побега образуется сплошной покров из перидермы. Развитие перидермы для

тиса ягодного описано в нескольких публикациях (Шамбетов, 1960; Holdheide, 1951).

С 5–7-летнего возраста, когда листовые подушки опадают, у тиса ягодного происходит активное образование пробки, и общая толщина перидермы в верхней части ствола составляет свыше 400 мкм. Пробка состоит из 35–40 слоев клеток, причем через каждые 10–15 слоев клеток губчатой пробки располагаются 1–2 слоя клеток с утолщенными одревесневшими тангенциальными стенками (пластинчатая пробка).

Примерно с середины ствола или чуть ниже начинают закладываться повторные перидермы, обуславливающие формирование ритидома. Повторные перидермы тиса ягодного толщиной 100–110 мкм: феллема представлена 2–3 рядами тонкостенных клеток и 2–3 рядами клеток пластинчатой пробки. Повторные перидермы закладываются через 500–800 мкм. Так как повторные перидермы имеют большую протяженность, корка шелушится тонкими чешуйками значительной площади. Формируется типичная чешуйчатая корка (Ванин, 1938).

Вторичная флоэма характеризуется строгой закономерностью в своем строении. Эта особенность вторичной флоэмы у тиса ягодного давно замечена исследователями (Де-Бари, 1887; Раздорский, 1949; Эсау, 1969, Chang Ying-pe, 1954; Holdheide, 1951; Kausmann 1963; Outer, 1882; Srivastava, 1964). Границами годичных слоев флоэмы служат тангенциальные полосы лубяных волокон, откладываемых в начале вегетационного сезона. Между двумя слоями лубяных волокон обычно расположено 3 слоя клеток аксиальной паренхимы и 6–8 слоев ситовидных клеток. Между слоями клеток паренхимы расположено, как правило, одинаковое число слоев ситовидных клеток (по 2 или 3), лубяные волокна от паренхимных клеток отделены одним слоем ситовидных элементов. Указанное число слоев паренхимы и ситовидных клеток может изменяться в зависимости от экологических условий и возраста (К. Эсау, 1969; W. Holdheide, 1951). Ситовидные элементы длиной 1800–2500 мкм, тонкостенные, с большим числом ситовидных полей на радиальных стенках, имеют только первичную оболочку (К. Эсау, 1969), поэтому

в периферической части луба они деформируются до полной потери просвета.

Лубяные волокна, описанные у тиса ягодного еще Н. Е. Цабелем (1864), расположены в самой поздней части луба сплошным кольцом; в периферических слоях кольца лубяные волокна прерывистые. В поперечном сечении волокна более или менее прямоугольные с вогнутыми тангенциальными стенками, в стенках лубяных волокон имеются мелкие кубические кристаллы оксалата кальция (кристаллический песок).

Описанная закономерность в строении луба имеет место только в стволовой части; в побегах она не выражена.

В силу значительного разрастания клеток паренхимы лучи практически не изменяют первоначального направления.

Лубяные лучи — морфологически гомогенные, узкие, высотой до 600 мкм. Они включают 20 слоев клеток и более (В. М. Еремин, 1976; Л. И. Лотова, 1987).

Корни тиса ягодного имеют два периода большого роста (весенний и осенний) и два периода малого роста (летний и зимний). Сроки прохождения их в разные годы колеблются. Большой ранний рост происходит с апреля по август одновременно с ростом побегов, а осенний — в сентябре-ноябре. При отсутствии необходимой влажности почвы (выше 12–13%) осенний большой рост корней иногда не проявляется.

Выводы. При изучении анатомического строения хвои нами было выявлено, что отношение площади проводящей системы к площади поперечного сечения хвои может служить важным показателем при оценке отношения растений к влаге.

Проведенные анатомические исследования позволили дополнить эколого-биологическую характеристику тиса и составить сравнительный ряд по отношению их к влаге в лесорастительных условиях РСО — Алания. Полученные данные могут служить сравнительным материалом при исследованиях по биомониторингу тисовых лесов.

ОСНОВНЫЕ ВЫВОДЫ

Тис ягодный — вид, занесенный в Красную книгу России. Это связано с тем, что площади лесов с участием тиса в их составе неуклонно уменьшаются, а значение возрастает. Уменьшение площади лесов с участием тиса в их составе связано и с тем, что нарушены условия воспроизводства тиса, и в первую очередь семенного возобновления.

На сегодняшний день общая площадь учтенных лесов с тисом ягодным во втором ярусе составляет на территории лесного фонда РСО — Алания менее 100 га. Материалы лесоустройства не содержат сведений о составе и площади древостоев с участием тиса.

Материалы, полученные в ходе исследования, показывают, что по своей структуре обследованные объекты весьма разнообразны. Общее для них — во всех случаях под пологом верхнего яруса тис формирует отдельный ярус. По своему строению он весьма разнообразен. Основные показатели разнообразия — численность деревьев, их высота, диаметр и возраст. Эти показатели зависят от высоты над уровнем моря, состава основного древостоя и его таксационных характеристик.

Изучены особенности семенного возобновления тиса ягодного на разных элементах рельефа и особенности структуры подроста по возрасту, высоте и жизнеспособности. Дана оценка успешности естественного возобновления тиса в зависимости от особенностей структуры фитоценозов и высоты над уровнем моря. Прямой связи между численностью подроста и высотой над уровнем моря не выявлено, но в целом с увеличением высоты доля жизнеспособного подроста заметно возрастает.

Нижние ярусы растительности не оказывают существенного влияния на семенное возобновление тиса. В первую очередь это связано с незначительной представленностью подлеска и живого напочвенного покрова.

Участие травянистой растительности в биологическом круговороте веществ создает благоприятные условия для

прорастания семян и сохранения всходов тиса. Кроме того, живой напочвенный покров на крутых склонах является сдерживающим фактором от эрозии почвы, он играет роль фильтра, задерживающего частицы почвы, опад и семена. Таким образом, живой напочвенный покров, представленный на крутых склонах, фрагментарно содействует естественному возобновлению тиса в горных лесах.

На микроскопическом уровне проведено анатомо-морфологическое исследование структуры хвои и побегов, сформировавшихся в различных условиях произрастания. Отношение площади проводящей системы к площади поперечного сечения хвои может служить важным показателем при оценке отношения растений к режиму увлажнения. Выявленные признаки могут быть использованы для определения ксероморфности разных экотипов тиса ягодного.

ПРИЛОЖЕНИЯ

ПРИЛОЖЕНИЕ 1

ПОЧВЕННАЯ КАРТА РСО — АЛАНИЯ

Карта составлена по материалам Е. В. Рубилина и К. И. Трофименко, масштаб 1:750 000 (см. цв. вкл., рис. П1).

Условные обозначения

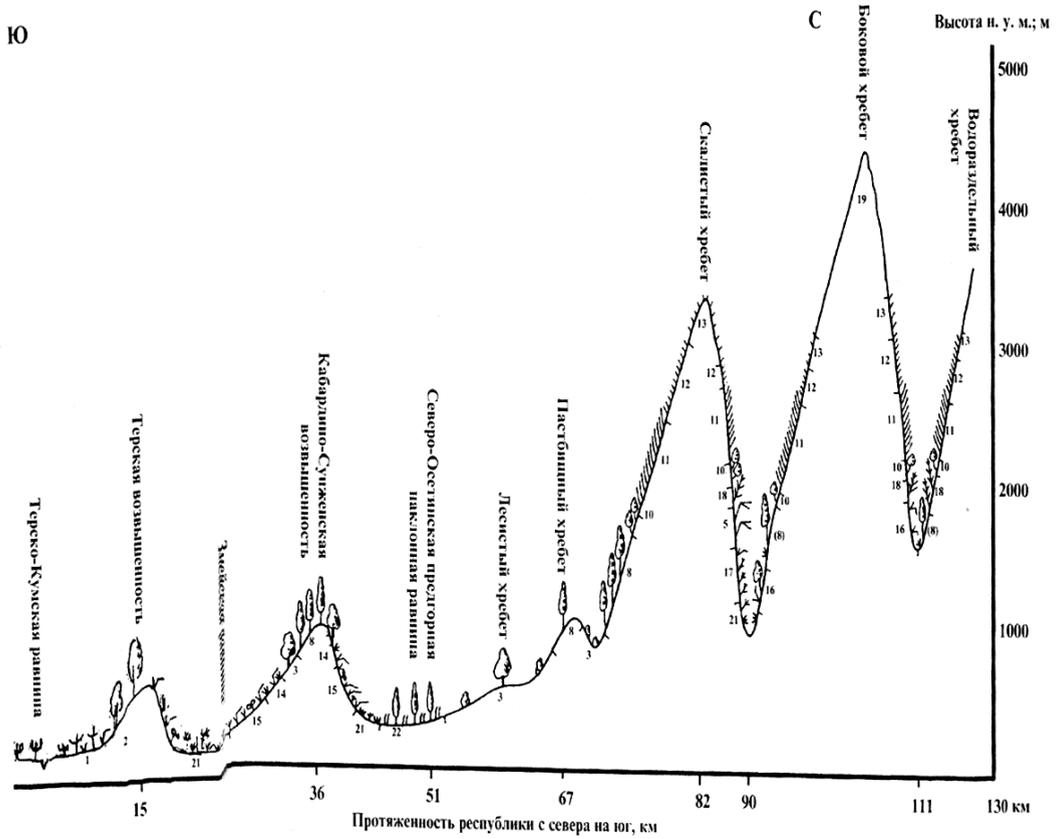
Почвы равнинной и предгорной части:

- 1 — каштановые, суглинистые и глинистые карбонатные;
- 2 — темно-каштановые суглинистые и глинистые карбонатные;
- 3 — черноземы предкавказские карбонатные малогумусные, маломощные;
- 4 — черноземы предкавказские карбонатные среднемощные, малогумусные глинистые и суглинистые;
- 5 — черноземы предкавказские карбонатные среднегумусные, среднемощные, глинистые и суглинистые;
- 6 — черноземы солонцеватые различной мощности, глинистые и суглинистые;
- 7 — черноземы выщелоченные различной мощности глинистые и суглинистые;
- 8 — черноземы выщелоченные среднемощные глинистые и суглинистые, изредка слабо оподзоленные;
- 9 — дерновые и дерново-глеевые в различной степени оглеенные, выщелоченные и оподзоленные, глинистые, реже суглинистые;
- 10 — серые лесные оподзоленные глинистые, изредка каменисто-хрящеватые;
- 11 — лугово-черноземные и луговые (изредка лугово-болотные) аллювиальные глинистые и суглинистые, выщелоченные и карбонатные;
- 12 — аллювиальные наносы, слабо затянутые почвообразованием, маломощные недоразвитые с выходом пород (преимущественно валунно-галечниковых наносов);

Почвы горной части:

- 13 — горно-лесные бурые оподзоленные и неоподзоленные суглинистые и глинистые (иногда каменисто-хрящеватые), по долинам рек луговые аллювиальные;
- 14 — горно-лесные и скрыто-подзолистые каменисто-хрящеватые маломощные;
- 15 — горно-степные с частыми смывами и выходами коренных пород;
- 16 — горно-луговые субальпийские малой и средней мощности, чаще щебневато-суглинистые, реже мощные черноземовидные;
- 17 — горно-луговые альпийские маломощные торфянисто-щебневатые с выходами коренных пород и осыпями;
- 18 — места компактного произрастания тиса ягодного.

ПРИЛОЖЕНИЕ 2 СХЕМА ГОРНЫХ ХРЕБТОВ НА ТЕРРИТОРИИ РСО — АЛАНИЯ



**ПРИЛОЖЕНИЕ 3
УЧАСТНИКИ ЭКСПЕДИЦИЙ
ПО УРОЧИЩАМ СЕВЕРНОГО КАВКАЗА**



Слева направо: А. П. Смирнов, С. Е. Тигиев, А. Б. Базаев,
А. В. Грязькин, Х. М. Хетагуров

ПРИЛОЖЕНИЕ 4

ДЛИНА ХВОИ НА УЧЕТНЫХ ДЕРЕВЬЯХ ТИСА ЯГОДНОГО

**Учетное дерево 1. Длина хвои в разных частях кроны, см. ПП 1,
600 м над уровнем моря**

| № п/п | Нижняя часть кроны | Средняя часть кроны | Верхняя часть кроны |
|-------|-----------------------|------------------------|------------------------|
| 1 | 1,1 | 3,1 | 3 |
| 2 | 2,3 | 3 | 3,5 |
| 3 | 3,3 | 2,7 | 2,8 |
| 4 | 3,5 | 2,8 | 2,4 |
| 5 | 2,5 | 3 | 3,4 |
| 6 | 2,7 | 3,4 | 2,3 |
| 7 | 2,7 | 3 | 1,6 |
| 8 | 3,5 | 3 | 2 |
| 9 | 3,5 | 2,9 | 3,4 |
| 10 | 2,3 | 3,5 | 3 |
| 11 | 2,2 | 3 | 3,5 |
| 12 | 3,6 | 3,5 | 3 |
| 13 | 3,4 | 3,2 | 3,4 |
| 14 | 1,2 | 3 | 3,1 |
| 15 | 3 | 2,5 | 1,8 |
| 16 | 3,6 | 2,6 | 3,2 |
| 17 | 1,5 | 2,8 | 2,8 |
| 18 | 2,5 | 3,6 | 3,1 |
| 19 | 1,5 | 3,4 | 3 |
| 20 | 2,4 | 3,3 | 2,6 |
| 21 | 2,8 | 3,4 | 2,8 |
| 22 | 3,7 | 2,8 | 2,8 |
| 23 | 3 | 2,7 | 2,7 |
| 24 | 2,1 | 3 | 3,2 |
| 25 | 2,6 | 3,3 | 2,6 |
| 26 | 3,3 | 3,2 | 3,1 |
| 27 | 3,1 | 3,1 | 2,7 |
| 28 | 3,2 | 3,4 | 3,3 |
| 29 | 2,6 | 2,3 | 3,4 |
| 30 | 2,6 | 3 | 3 |
| 31 | 2,2 | 3,6 | 2,7 |
| 32 | 2,8 | 3,5 | 2,9 |
| 33 | 3 | 3,2 | 2,3 |
| 34 | 2,7 | 3 | 3,2 |
| 35 | 3,3 | 3,3 | 3,1 |
| 36 | 1,6 | 2,5 | 2,1 |

Продолжение табл.

| № п/п | Нижняя часть кроны | Средняя часть кроны | Верхняя часть кроны |
|-------|-----------------------|------------------------|------------------------|
| 37 | 1,6 | 2,9 | 2,6 |
| 38 | 2,6 | 2,7 | 2,5 |
| 39 | 2,7 | 3,3 | 3,5 |
| 40 | 2,5 | 2,7 | 3,2 |
| 41 | 3 | 2,7 | 2,8 |
| 42 | 3,4 | 3,1 | 3,3 |
| 43 | 3,2 | 2,6 | 2,1 |
| 44 | 2,9 | 1,6 | 3 |
| 45 | 2,6 | 0,8 | 2,7 |
| 46 | 2,5 | 0,8 | 3,2 |
| 47 | 2,3 | 3,3 | 3,1 |
| 48 | 2,8 | 3,2 | 3 |
| 49 | 3,5 | 2,6 | 2,5 |
| 50 | 3,3 | 2,5 | 3,5 |
| 51 | 1,8 | 2,1 | 2,5 |
| 52 | 2,6 | 3,3 | 2 |
| 53 | 3,3 | 3,6 | 0,9 |
| 54 | 3 | 3,5 | 3 |
| 55 | 3,2 | 3,3 | 2,5 |
| 56 | 3 | 3 | 2,4 |
| 57 | 3,1 | 3,2 | 3,3 |
| 58 | 3,4 | 2,6 | 2,3 |
| 59 | 2,7 | 1,7 | 1,9 |
| 60 | 2,7 | 3,3 | 2,3 |
| 61 | 2,8 | 2,5 | 2 |
| 62 | 2,3 | 3,1 | 1,7 |
| 63 | 1,5 | 3,3 | 3 |
| 64 | 3,1 | 3,1 | 1,7 |
| 65 | 2,6 | 3 | 1,2 |
| 66 | 2,7 | 3,7 | 3 |
| 67 | 2,8 | 2,7 | 3 |
| 68 | 2,6 | 3 | 2,8 |
| 69 | 2,6 | 2,3 | 3 |
| 70 | 1,7 | 3,3 | 2,4 |
| 71 | 2,7 | 3,2 | 2,6 |
| 72 | 2,8 | 3 | 3,4 |
| 73 | 3,2 | 3,3 | 3,2 |
| 74 | 2,7 | 3,1 | 2,1 |
| 75 | 2,6 | 2,5 | 2,6 |
| 76 | 2,3 | 2,6 | 3,1 |
| 77 | 1,7 | 3 | 2,6 |
| 78 | 3 | 2,6 | 2,6 |
| 79 | 1,9 | 2,3 | 2,6 |

Продолжение табл.

| № п/п | Нижняя часть кроны | Средняя часть кроны | Верхняя часть кроны |
|---------------------------------|-----------------------|------------------------|------------------------|
| 80 | 2,7 | 2,5 | 2,3 |
| 81 | 2,5 | 1,7 | 2,3 |
| 82 | 2,8 | 2 | 2,6 |
| 83 | 3,2 | 1,9 | 2,5 |
| 84 | 3,3 | 2,5 | 2,1 |
| 85 | 0,6 | 2,7 | 3,1 |
| 86 | 2,4 | 3,2 | 3 |
| 87 | 1,5 | 3,1 | 1,8 |
| 88 | 3 | 3,6 | 2,7 |
| 89 | 2,8 | 3,3 | 3,2 |
| 90 | 3,1 | 3 | 3,5 |
| 91 | 2,8 | 3,2 | 2,3 |
| 92 | 3 | 3,2 | 2,3 |
| 93 | 1 | 2 | 2,3 |
| 94 | 2,9 | 2,9 | 3,1 |
| 95 | 2,3 | 2,3 | 2,5 |
| 96 | 3,3 | 3,2 | 2,6 |
| 97 | 2,7 | 2 | 1,6 |
| 98 | 2,2 | 3,4 | 2,2 |
| 99 | 2,6 | 1,1 | 1,8 |
| 100 | 3,2 | 1 | 2,6 |
| Размах варьирования, см | 1,1–3,6 | 1–3,6 | 0,9–3,5 |
| Среднее, см | 2,67 | 2,70 | 2,68 |
| Длина учетной ветки, см | 1,7 | 1,1 | 0,8 |
| Густота ветвей на стволе, шт./м | 45 | 18 | 8 |

Учетное дерево 2. Длина хвои в разных частях кроны, см. ПП 2, 800 м над уровнем моря

| № п/п | Нижняя часть кроны | Средняя часть кроны | Верхняя часть кроны |
|-------|-----------------------|------------------------|------------------------|
| 1 | 2,3 | 2,6 | 2,8 |
| 2 | 2,5 | 2,1 | 2,8 |
| 3 | 2,7 | 1,5 | 2,7 |
| 4 | 2,1 | 2,2 | 2,1 |
| 5 | 2,3 | 2,5 | 2,6 |
| 6 | 2 | 2,8 | 3,1 |
| 7 | 2,4 | 2,4 | 3,1 |
| 8 | 2,3 | 2,5 | 2,8 |
| 9 | 2,3 | 2,6 | 2,5 |

Продолжение табл.

| № п/п | Нижняя часть кроны | Средняя часть кроны | Верхняя часть кроны |
|-------|--------------------|---------------------|---------------------|
| 10 | 2,4 | 2,3 | 2,6 |
| 11 | 2,2 | 2,5 | 2,6 |
| 12 | 2,3 | 3 | 2,6 |
| 13 | 2,3 | 2,7 | 2,6 |
| 14 | 1,9 | 2,7 | 2,6 |
| 15 | 2,1 | 2,5 | 3 |
| 16 | 2 | 2,6 | 2,7 |
| 17 | 2,2 | 2,6 | 2,7 |
| 18 | 2,4 | 2,8 | 3,1 |
| 19 | 2 | 2,8 | 2,8 |
| 20 | 2,1 | 2,8 | 3 |
| 21 | 2,5 | 2,9 | 3,2 |
| 22 | 2,6 | 2 | 3,3 |
| 23 | 2 | 2 | 3,1 |
| 24 | 2,3 | 2,6 | 3,1 |
| 25 | 2 | 2,5 | 3,2 |
| 26 | 1,9 | 2,3 | 2,9 |
| 27 | 2,4 | 2,3 | 3,1 |
| 28 | 2,3 | 3 | 2,8 |
| 29 | 2,5 | 2,5 | 2,8 |
| 30 | 2,2 | 3 | 3,4 |
| 31 | 2,3 | 2,1 | 2,6 |
| 32 | 2,1 | 3 | 3,5 |
| 33 | 2,3 | 2,5 | 3,1 |
| 34 | 2,2 | 3 | 3,1 |
| 35 | 2,2 | 2,6 | 3 |
| 36 | 1,5 | 2,8 | 3,3 |
| 37 | 2,4 | 2,4 | 2,4 |
| 38 | 2,5 | 2,3 | 2,9 |
| 39 | 2,7 | 2,5 | 2,8 |
| 40 | 2,5 | 2,5 | 2,4 |
| 41 | 2 | 2,1 | 3 |
| 42 | 2,6 | 2,4 | 2,9 |
| 43 | 2,5 | 2,7 | 2,6 |
| 44 | 2,4 | 2,4 | 2,3 |
| 45 | 2 | 2,6 | 1,7 |
| 46 | 1,6 | 1,6 | 3,1 |
| 47 | 2,3 | 0,9 | 2,2 |
| 48 | 2 | 2,5 | 2,7 |
| 49 | 2,4 | 2,8 | 2,6 |
| 50 | 2,7 | 2,9 | 2,8 |
| 51 | 2,2 | 2,7 | 3,4 |
| 52 | 2,5 | 2,4 | 3,4 |

Продолжение табл.

| № п/п | Нижняя часть кроны | Средняя часть кроны | Верхняя часть кроны |
|-------|-----------------------|------------------------|------------------------|
| 53 | 2,3 | 2,2 | 2,5 |
| 54 | 0,7 | 2,6 | 3,2 |
| 55 | 2,1 | 2,8 | 2,7 |
| 56 | 2,3 | 1,7 | 2,6 |
| 57 | 1,7 | 2,2 | 3 |
| 58 | 2,2 | 1,6 | 2,8 |
| 59 | 2,3 | 1,7 | 2,7 |
| 60 | 2,4 | 2,6 | 3,1 |
| 61 | 2,2 | 2 | 2,7 |
| 62 | 1,8 | 2,5 | 2,3 |
| 63 | 1,6 | 2 | 2,6 |
| 64 | 2,1 | 2,8 | 2,7 |
| 65 | 2 | 2,8 | 2,7 |
| 66 | 2 | 2,1 | 3 |
| 67 | 2,2 | 0,8 | 3 |
| 68 | 2,2 | 1,6 | 3 |
| 69 | 2,3 | 1 | 2,8 |
| 70 | 2,1 | 2,6 | 2,5 |
| 71 | 2,4 | 2,6 | 3,2 |
| 72 | 2 | 2,6 | 3,3 |
| 73 | 2,2 | 2,8 | 2,8 |
| 74 | 2,3 | 2,4 | 3 |
| 75 | 2,3 | 2,6 | 1,5 |
| 76 | 2 | 2,5 | 2,6 |
| 77 | 2,1 | 1,6 | 2,6 |
| 78 | 2 | 2,3 | 2,2 |
| 79 | 1,8 | 2,6 | 2,6 |
| 80 | 2,2 | 2,5 | 3 |
| 81 | 2,3 | 2,5 | 2,7 |
| 82 | 2 | 1,7 | 1,8 |
| 83 | 2,1 | 3 | 3,1 |
| 84 | 2,2 | 2,1 | 2,6 |
| 85 | 2,4 | 2,6 | 2,7 |
| 86 | 2,7 | 1,3 | 2,8 |
| 87 | 2,5 | 1,8 | 3 |
| 88 | 2,4 | 2,4 | 2,5 |
| 89 | 1,6 | 1,1 | 3,2 |
| 90 | 2,4 | 3 | 3,1 |
| 91 | 1,5 | 2 | 2,8 |
| 92 | 2,4 | 2,2 | 3 |
| 93 | 1,7 | 2,5 | 2,9 |
| 94 | 2,6 | 2,5 | 3,2 |
| 95 | 2,4 | 2,3 | 2 |

Продолжение табл.

| № п/п | Нижняя часть кроны | Средняя часть кроны | Верхняя часть кроны |
|---------------------------------|-----------------------|------------------------|------------------------|
| 96 | 2,3 | 2,8 | 2,6 |
| 97 | 2,4 | 2,4 | 2,1 |
| 98 | 2,4 | 2,7 | 2,6 |
| 99 | 2,2 | 1,5 | 2,5 |
| 100 | 0,9 | 2,5 | 3,2 |
| Размах варьирования, см | 0,9–2,7 | 0,9–3 | 1,5–3,4 |
| Среднее, см | 2,59 | 2,77 | 2,92 |
| Длина учетной ветки, см | 1,62 | 1,45 | 1,08 |
| Густота ветвей на стволе, шт./м | 23 | 10 | 46 |

**Учетное дерево 3. Длина хвои в разных частях кроны,
см. ПП 3, 1100 м над уровнем моря**

| № п/п | Нижняя часть кроны | Средняя часть кроны | Верхняя часть кроны |
|-------|-----------------------|------------------------|------------------------|
| 1 | 3,5 | 1,2 | 3,2 |
| 2 | 2 | 3,1 | 3,2 |
| 3 | 3,2 | 2,9 | 2,8 |
| 4 | 3,6 | 2,5 | 3,1 |
| 5 | 2,8 | 2,1 | 3,5 |
| 6 | 3,6 | 2,6 | 3,3 |
| 7 | 3,4 | 2,8 | 3 |
| 8 | 2,7 | 2,4 | 3,1 |
| 9 | 3,6 | 2,3 | 2,5 |
| 10 | 3 | 2,5 | 3,2 |
| 11 | 2,6 | 2 | 3 |
| 12 | 3,5 | 1,5 | 3,1 |
| 13 | 3,6 | 2,7 | 2,8 |
| 14 | 3,3 | 2,1 | 3,2 |
| 15 | 2,8 | 2,7 | 3 |
| 16 | 3,1 | 1,8 | 3,1 |
| 17 | 3,4 | 2,6 | 2,9 |
| 18 | 2,6 | 2,5 | 3,1 |
| 19 | 2,8 | 2,4 | 2,8 |
| 20 | 3,3 | 2,7 | 2,9 |
| 21 | 3 | 2,6 | 3,2 |
| 22 | 2,3 | 2,3 | 3 |
| 23 | 3,6 | 2,6 | 3,4 |
| 24 | 2,8 | 2,2 | 2,9 |
| 25 | 3,2 | 2,5 | 3,2 |

Продолжение табл.

| № п/п | Нижняя часть кроны | Средняя часть кроны | Верхняя часть кроны |
|-------|--------------------|---------------------|---------------------|
| 26 | 2,7 | 2,5 | 2,9 |
| 27 | 2,8 | 2,6 | 3,2 |
| 28 | 3,3 | 2,3 | 3 |
| 29 | 1,8 | 2,8 | 3,2 |
| 30 | 3,2 | 2,5 | 3,3 |
| 31 | 3,3 | 2,8 | 3,2 |
| 32 | 3,6 | 2,3 | 3,2 |
| 33 | 3,5 | 3,2 | 2,7 |
| 34 | 3,2 | 3 | 3,2 |
| 35 | 3,5 | 2,6 | 3 |
| 36 | 3,2 | 2,3 | 2,6 |
| 37 | 3 | 2 | 3,1 |
| 38 | 3,3 | 2,7 | 3,2 |
| 39 | 2,4 | 2,9 | 3,2 |
| 40 | 2,7 | 3 | 2,2 |
| 41 | 2,3 | 2,6 | 3,3 |
| 42 | 1,5 | 2,4 | 3,4 |
| 43 | 3,1 | 2,3 | 2,9 |
| 44 | 3,7 | 2,2 | 2,8 |
| 45 | 2,3 | 2,3 | 2,8 |
| 46 | 3,4 | 2,1 | 3 |
| 47 | 4,1 | 2,1 | 3 |
| 48 | 3,1 | 2,6 | 3,3 |
| 49 | 3 | 2,5 | 2,6 |
| 50 | 2,5 | 3,1 | 3,1 |
| 51 | 3,4 | 2,5 | 3,1 |
| 52 | 3,3 | 2,5 | 3,1 |
| 53 | 4 | 2,5 | 3,6 |
| 54 | 3,2 | 2,3 | 3,1 |
| 55 | 2,7 | 2,4 | 3 |
| 56 | 2,6 | 2 | 2,7 |
| 57 | 3,1 | 2,4 | 3,3 |
| 58 | 4,3 | 2 | 3 |
| 59 | 2,5 | 2,1 | 3,1 |
| 60 | 3,8 | 2,6 | 3 |
| 61 | 2,9 | 2,4 | 2,8 |
| 62 | 2,7 | 3 | 3,1 |
| 63 | 3,8 | 2,1 | 3,1 |
| 64 | 2,7 | 2,5 | 3,2 |
| 65 | 3,1 | 2,2 | 2,6 |
| 66 | 3 | 2,3 | 3,1 |
| 67 | 2,9 | 2,5 | 3,1 |
| 68 | 3,3 | 2,3 | 3 |

Продолжение табл.

| № п/п | Нижняя часть кроны | Средняя часть кроны | Верхняя часть кроны |
|---------------------------------|--------------------|---------------------|---------------------|
| 69 | 3,5 | 2,8 | 2,7 |
| 70 | 2,3 | 2,3 | 2,5 |
| 71 | 2,3 | 1,5 | 2,1 |
| 72 | 1,5 | 2,2 | 2,4 |
| 73 | 2,4 | 2,2 | 1,8 |
| 74 | 2,9 | 2,4 | 3,3 |
| 75 | 2,8 | 2 | 3,3 |
| 76 | 2,7 | 2,3 | 2,6 |
| 77 | 3,1 | 2,1 | 3 |
| 78 | 2,9 | 2,4 | 3,4 |
| 79 | 2,8 | 1,7 | 3,5 |
| 80 | 2,2 | 2,4 | 3,3 |
| 81 | 3,1 | 2,5 | 2,7 |
| 82 | 3,2 | 2,3 | 3,2 |
| 83 | 3,3 | 2 | 3,4 |
| 84 | 2,7 | 2,5 | 2,8 |
| 85 | 3,5 | 2,4 | 3,3 |
| 86 | 2,8 | 2,2 | 3 |
| 87 | 3,2 | 2,5 | 3,2 |
| 88 | 2,5 | 2,3 | 3,3 |
| 89 | 2,6 | 2,7 | 2,8 |
| 90 | 3,3 | 3,1 | 3,1 |
| 91 | 2,7 | 2,1 | 2,8 |
| 92 | 2,6 | 2,4 | 3 |
| 93 | 3,6 | 2,6 | 3,2 |
| 94 | 3,2 | 2,6 | 3 |
| 95 | 3,1 | 1,2 | 3,6 |
| 96 | 3,7 | 2,6 | 3,6 |
| 97 | 3 | 2,4 | 3,5 |
| 98 | 1,8 | 2,3 | 2,1 |
| 99 | 3,7 | 1,5 | 2,5 |
| 100 | 3,2 | 3 | 1,9 |
| Размах варьирования, см | 1,5–4,3 | 1,2–3,1 | 1,8–3,6 |
| Среднее, см | 3,01 | 2,39 | 3,01 |
| Длина побегов, см | 120 | 132 | 110 |
| Густота ветвей на стволе, шт./м | 14 | 25 | 38 |

ЛИТЕРАТУРА

1. Растительный мир / Л. И. Абрамова [и др.]. — Владикавказ : ПРОЕКТ-ПРЕСС, 2000. — 541 с.
2. Климат / А. Г. Авраменко, Г. А. Афанасьева [и др.]. — Владикавказ : ПРОЕКТ-ПРЕСС, 2002. — 224 с.
3. Агибалова, В. В. Сели в Северной Осетии. — Орджоникидзе : Ир, 1983. — 103 с.
4. Агроклиматический справочник по Северо-Осетинской АССР. — Л. : Гидрометеиздат, 1960. — 120 с.
5. Амирханов, А. М. Северо-Осетинский государственный заповедник / А. М. Амирханов, Ю. Е. Комаров, И. Т. Кучиев. — М. : Агропромиздат 1988. — 199 с.
6. Арбузов, Б. В. Тис ягодный в Северо-Осетинском заповеднике и на сопредельной территории / Б. В. Арбузов, В. Д. Казмин // Охрана и изучение редких видов растений в заповедниках. — М., 1992. — С. 92–101.
7. Арнольди, В. М. Материалы к морфологии голосеменных растений. — Варшава, 1903. — Т. 16. — Вып. 1. — 22 с.
8. Артамонов, В. И. Редкие и исчезающие растения. — М. : Агропромиздат, 1989. — 375 с.
9. Арушанян, Р. И. Тис в лесах Нагорного Карабаха // Лесоводство. — 1976. — № 5. — 92 с.
10. Арушанян, Р. И. Новое местонахождение бука в Нагорном Карабахе // Ботанический журнал. — 1970. — № 4. — 55 с.
11. Асадулаев, З. М. Возрастные анатомические особенности хвои *Taxus baccata* L. / З. М. Асадулаев, П. К. Омарова, З. Р. Рамазанова // Известия Смоленского государственного университета. — 2015. — № 2–1 (30). — С. 55–62.
12. Базаев, А. Б. Антропогенное воздействие на тис ягодный в Северной Осетии / А. Б. Базаев, И. А. Николаев // Материалы VIII молодежной конференции ботаников в Санкт-Петербурге. — СПб., 2004. — 202 с.
13. Базаев, А. Б. Биометрические характеристики *Taxus baccata* в условиях естественного произрастания / А. Б. Базаев, А. В. Грязькин // Сохранение биоразнообразия растений в природе и при интродукции ; международная научная конференция, посвященная 165-летию Сухумского ботанического сада и 110-летию Сухумского субтропического дендропарка Института ботаники АНА, Сухум, 15–20 октября. — 2006. — С. 12–16.

14. Биометрические характеристики *Taxus baccata* в условиях естественного произрастания / А. Б. Базаев, В. В. Бирагова, Х. М. Хетагуров, В. П. Цоциева // Материалы всероссийской научной конференции «Актуальные проблемы экологии и сохранения биоразнообразия» 21–22 октября 2008 г. — Владикавказ, 2008. — С. 112–118.
16. Базаев, А. Б. Анатомическая структура тиса ягодного / А. Б. Базаев, Х. М. Хетагуров // Сборник статей Всероссийской научной конференции «Актуальные проблемы экологии и сохранения биоразнообразия». — Владикавказ, 2009. — С. 22–28.
17. Базаев, А. Б. Тис ягодный (*Taxus baccata*, *Taxaceae*) на территории Северной Осетии / А. Б. Базаев, А. В. Грязькин // Изучение флоры Кавказа ; тезисы докладов международной научной конференции. Пятигорск, 27 сентября — 1 октября 2010 г. — Пятигорск : РИА-КМВ, 2010. — С. 31–33.
18. Базаев, А. Б. Причины сокращения популяции тиса ягодного в горных лесах Северной Осетии / А. Б. Базаев, А. В. Грязькин // Материалы V Всероссийской научной конференции «Актуальные проблемы экологии и сохранения биоразнообразия России и сопредельных стран». — Владикавказ, 2011. — С. 17–18.
19. Особенности структуры древесных ресурсов буковых лесов Северной Осетии / А. Б. Базаев, А. В. Грязькин, С. Е. Тигиев, Х. М. Хетагуров // Вестник Саратовского госагроуниверситета им. Н. И. Вавилова. — 2013. — № 9. — С. 3–7.
20. Базаев, А. Б. Возобновительный потенциал *Taxus baccata* L. / А. Б. Базаев, А. В. Грязькин // Экологические проблемы Арктики и северных территорий ; межвузовский сборник научных трудов. — Архангельск, 2016. — Вып. 19. — С. 29–32.
21. Базаев, А. Б. Свойства древесины тиса ягодного / А. Б. Базаев, А. В. Грязькин, Х. М. Хетагуров // Известия Горского государственного аграрного университета. — 2016. — № 53. — Ч. 2. — С. 171–176.
22. Растения-спутники тиса ягодного / А. Б. Базаев, А. В. Грязькин, Х. М. Хетагуров [и др.] // Свидетельство о государственной регистрации базы данных № 2016620966. — Дата государственной регистрации в Реестре баз данных 19.07.2016. — Заявка № 2016620711.
23. Влияние условий произрастания на биометрические характеристики и анатомию хвои *Taxus Baccata* / А. Б. Базаев, А. В. Грязькин, В. Т. Ярмишко [и др.] // Известия Горского

- государственного аграрного университета. — 2020. — № 57 (2). — С. 157–166.
24. Рост и развитие тиса под пологом букового древостоя / А. Б. Базаев, А. В. Грязькин, Х. М. Хетагуров [и др.] // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. — 2020. — Вып. 231. — С. 7–18.
25. Баранова, М. А. Стоматография и систематика // Ботанический журнал. — 1968. — Т. 53. — № 3. — С. 383–391.
26. Баранова, М. А. Классификация типов устьиц // Ботанический журнал. — 1985. — Т. 70. — № 12. — С. 1585–1595.
27. Бероев, Б. Н. Рекреационные ресурсы / Б. Н. Бероев, К. Х. Караева, З. А. Багаева. — Владикавказ: ПРОЕКТ-ПРЕСС, 2000. — 300 с.
28. Бобореко, Е. З. Культуры тиса ягодного в ботаническом саду АН БССР // Сб. ботан. работ. Белорусского отд. всесоюзного ботанического общества. — 1961. — Вып. 3.
29. Будун, А. С. Природа и природные ресурсы Северной Осетии и их охрана. — Владикавказ: РИО, 1994. — 254 с.
30. Булыгин, Н. Е. Дендрология. Фенологические наблюдения над древесными растениями. — Л.: ЛТА, 1979. — 96 с.
31. Буш, Н. А. К ботанической карте Балкарии и Дигории. Краткий очерк растительности / Н. А. Буш, Е. А. Буш // Тр. Бот. музея АН СССР. — Л., 1932. — Вып. 24. — С. 1–21.
32. Бясов, К. Х. Горные почвы Северной Осетии. — Орджоникидзе: ИР, 1978. — 112 с.
33. Почвы / К. Х. Бясов, С. Х. Дзанагов, Н. И. Калоева [и др.]. — Владикавказ: ПРОЕКТ-ПРЕСС, 2000. — 382 с.
34. Вейнберг, П. И. Влияние зубров на древесную растительность Северо-Осетинского заповедника и заказника «Цейский» // Проблемы охраны генофонда и управления экосистемами в заповедниках лесной зоны: тезисы докл. всеос. совещ. (23–25 сентября 1986 г., Березинский заповедник). — М.: Изд-во АН СССР, 1986. — С. 41–44.
35. Виноградов-Никитин, П. З. Тысячелетняя тисовая роща в Кахетии / П. З. Виноградов-Никитин, Н. Юшкевич // Предварительное сообщение отд. отд. изд-ва Известия Государственного политехнического института. — Тифлис, 1926. — Вып. 2. — С. 321–324.
36. Ворошилова, Г. И. Морфолого-анатомическое строение листа и древесины тиса *Taxia cuspidata* Sied. et Zucc. // В кн. Редкие исчезающие древесные растения юга Дальнего Востока. — Владивосток, 1978. — С. 129–132.

37. *Ворошилова, Г. М.* Формирование и строение дальневосточных хвойных // Тез. докл. I Всесоюзн. конф. по анатомии растений. — Л., 1984. — С. 40–41.
38. *Выгодский, М. Я.* Справочник по высшей математике. — М., 1963. — 870 с.
39. *Галактионов, И. И.* Декоративная дендрология / И. И. Галактионов, А. В. Ву, В. А. Осин. — М.: Высшая школа, 1967. — С. 53–57.
40. *Гольдцберг, И. А.* Агроклиматическая характеристика заморозков в СССР и методы борьбы с ними. — Л., 1961. — 196 с.
41. *Грегуш, П.* Определить древесных голосеменных по микроскопическим признакам. — М.: Изд-во. МГУ, 1963. — 184 с.
42. *Гриневецкий, Б. Б.* Анатомические исследования над устьицами // Тр. общ. естествоиспытателей при Юрьевском университете. — 1913. — Т. 21. — С. 1–135.
43. *Гроссгейм, А. А.* Растительные богатства Кавказа. — М.: Наука, 1952. — 631 с.
44. Особенности структуры древесных ресурсов буковых лесов Северной Осетии / А. В. Грязькин, С. Е. Тигиев, Х. М. Хетагуров, А. Б. Базаев // Аграрный научный журнал. — 2013. — № 9. — С. 3–7.
45. *Грязькин, А. В.* Влияние хозяйственных мероприятий на структурные элементы лесных биогеоценозов / А. В. Грязькин, А. П. Смирнов. — М.: ВИНТИ, 1997. — 74 с.
46. *Грязькин, А. В.* Возобновительный потенциал таежных лесов (на примере ельников Северо-Запада России). — СПб.: СПбГЛТА, 2001. — 188 с.
47. *Грязькин, А. В.* Динамика состава растительности нижних ярусов в парковых фитоценозах / А. В. Грязькин, А. А. Кочкин, В. В. Петрик // Лесной журнал. — 2017. — № 6. — С. 46–55.
48. *Гулисашвили, В. З.* Происхождение древесной растительности субтропического и умеренного климата и развитие его наследственных особенностей. — Тбилиси: Мецниереба, 1967. — 198 с.
49. *Гумбатов, З. И.* Изменчивость анатомических показателей листа тиса ягодного в зависимости от условий места обитания / З. И. Гумбатов, Г. В. Куликов // Экология. — 1973. — № 1. — С. 22–27.
50. *Гулисашвили, В. З.* Растительность Кавказа / В. З. Гулисашвили, Л. Б. Махатадзе, Л. И. Прилипко. — М.: Наука, 1975. — 234 с.
51. *Гумбатов, З. И.* Материалы о фитоценологической структуре тисовых насаждений в лесах Закавказья / З. И. Гумбатов,

- В. Ш. Кулиев // Изв. АН АзССР. — 1985. — № 4. — С. 129–133.
52. Гумбатов, З. И. Экологический и морфолого-анатомический анализ тиса ягодного (*Taxus baccata* L.) в Закавказье и вопросы его охраны : автореф. дис. ... на соиск. учен. степ. канд. биол. наук: 03.00.05 // АН СССР. Гл. ботан. сад. — М., 1989. — 19 с.
53. Гумбатов, З. И. Некоторые вопросы возобновления и охраны тиса ягодного (*Taxus baccata* L.) // Тез. докл. V Республ : науч. конф. асп. ВУЗ Азербайджана. — Баку : 1982. — 136 с.
54. Гумбатов, З. И. О некоторых приспособительных особенностях тиса ягодного (*Taxus baccata* L.) в озеленении // Тез. докл. XIX сессии СБС Закавказья по вопросам интродукции растений и зеленого строительства. — Баку, 1983. — С. 104–105.
55. Гумбатов, З. И. Сравнительно анатомическая характеристика листа тиса ягодного, обитающего в разных экологических условиях Кавказа // Тез. докл. I Всесоюз. конф. по анатомии растений. — Ленинград, 1984. — С. 49–50.
56. Гумбатов, З. И. Субмикроскопическая характеристика эпидермы и кутикулы листа *Taxus baccata*, обитающего в разных экологических условиях Кавказа и Крыма // Тез. докл. I Всесоюз. сов. по экологической анатомии растений. — Ташкент, 1987. — С. 113–114.
57. Гумбатов, З. И. Систематическое значение признаков ультраструктуры кутикулы для рода *Taxus* L. // В кн. Актуальные вопросы ботаники в СССР : тез. докл. VIII делегатского съезда ВБО. — Л. : Наука, 1988. — С. 382.
58. Дерюгина, Т. Особенности морфологического строения некоторых видов рода тис (*Taxus* L.) / Т. Дерюгина, Н. Нестерович // Доклад АН БССР. — 1981. — Т. 25. — № 7. — С. 652–655.
59. Дженсен, У. Ботаническая гистохимия. — М. : Мир, 1965. — 377 с.
60. Дзедзисашвили, Г. С. Таблицы объемов стволов в коре по высоте и диаметру на высоте 1,3 м // Таблицы объемов стволов основных лесобразующих пород Кавказа. — Тбилиси : Мецниереба, 1986. — С. 13–40.
61. Докучаев, В. В. Избранные сочинения. — М., 1947. — Т. II, III.
62. Долуханов, А. Г. Колхидский подлесок. — Тбилиси : Мецниереба, 1980. — 5 с.
63. Долуханов, А. Г. Лесная растительность Грузии. — Тбилиси : Мецниереба, 1989. — 291 с.

64. Древесные экзоты и их насаждения. Справочное издание. — М. : Агропромиздат, 1986. — 90 с.
65. Дыренков, С. А. Методика лесорастительного районирования. — Л., 1982. — 56 с.
66. Еремин, В. М. Анатомическая структура коры хвойных пород Дальнего Востока : автореф. дис. ... канд. биол. наук — Воронеж, 1972. — 22 с.
67. Еремин, В. М. Ключи для определения некоторых дальневосточных хвойных по анатомической структуре коры // Сб. работ Дальневосточного НИИЛХ. — Хабаровск, 1974. — Вып. 12. — С. 158–167.
68. Еремин, В. М. Анатомическое строение коры тиса ягодного и тиса остроконечного (*Taxus baccata* L, *T. cuspidata* Sieb. et Zucc) // Науч. докл. высш. школы, сер. Биологические науки. — 1976. — № 11. — С. 69–73.
69. Еремин, В. М. Сравнительная анатомия коры сосновых : автореф. дис. ... докт. биол. наук. — Кишинев, 1984. — 47 с.
70. Еремин, В. М. Структурная специализация коры сосновых в филогенезе и критерии примитивности признаков коры // Тез. докл. 1 Всесоюз. конф. по анатомии растений. — Л. : Наука, 1984. — С. 58.
71. Жизнь растений : в 6 т. — М. : Просвещение, 1980. — Т. 3. — С. 88–95.
72. Загуровская, Л. Рассказы о деревьях Крыма. — Симферополь : Таврия, 1981. — 17 с.
73. Заклинская, Е. Д. Типы спорово-пыльцевых спектров палеогеновых отложений различных физико-географических провинций // Материалы по истории флоры и растительности СССР. — М. : Изд-во АН СССР, 1958. — Вып. 3. — С. 43–61.
74. Заповедники СССР. Заповедники Кавказа. — М. : Мысль, 1990. — 365 с.
75. Заур, В. В. Семейство *Taxaceae* // В кн. Пыльцевой анализ. — М. : Наука, 1950. — С. 166–167.
76. Захаров, П. С. Эрозия почв и меры борьбы с ней. — М. : Россельхозиздат, 1978. — 176 с.
77. Калоева, Н. И. К характеристике бурых лесных почв // Научные основы рационального использования почв Северного Кавказа. — Нальчик, 1970. — 12 с.
78. Буковые леса СССР и ведение хозяйства в них / К. К. Карлуцкий, М. П. Мальцев, П. И. Молотков [и др.]. — М. : Лесная промышленность, 1972. — 200 с.

79. *Квачакидзе, Р. К.* Высокогорные леса южного склона Большого Кавказа и основные направления их смен (в пределах Гр. ССР). — Тбилиси : Мицниереба, 1979. — С. 31–154.
80. *Колесников, А. И.* Декоративная дендрология. — М. : Лесная промышленность, 1974. — 697 с.
81. *Кобузов, Г. М.* Современные голосеменные / Г. М. Кобузов, Е. Н. Муратова. — Л. : Наука, 1986. — 191 с.
82. *Комарницкий, Н. А.* Систематика растений / Н. А. Комарницкий, Л. В. Кудряшов, А. А. Уранов. — М. : Изд-во Министерства просвещения, 1962. — 726 с.
83. *Комжа, А. Л.* Тис ягодный. Красная книга РСФСР (растения). — М. : Росагропромиздат, 1988. — С. 464–465.
84. *Кондрашева, В. П.* Сезонное изменение морфолого-анатомического строения хвои сосны обыкновенной в условиях Карелии / В. П. Кондрашева, Л. Л. Веселкова // Тез. докл. I Всесоюз. конф. по анатомии растений. — Ленинград, 1984. — 75 с.
85. *Красилов, З. А.* О классификации устьичных аппаратов // Палеонтологический журнал. — 1968. — № 1. — С. 102–109.
86. *Красилов, В. А.* Электронная микроскопия замыкающих клеток устьиц // Палеонтологический журнал. — 1978. — № 3. — С. 128–130.
87. Красная книга РСФСР. Растения. — М. : Росагропромиздат, 1988. — С. 464–465.
88. Красная книга СССР: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. — М., 1984. — Т. 2.
89. *Кремер, Ф.* Деревья. Местные и завезенные виды из Европы / Ф. Кремер, П. Бруно. — 1998. — 8 с.
90. *Криштовович, А. Н.* Избранные труды. — М. : Л. : Изд-во АН СССР, 1959. — Т. I. — 399 с.
91. *Крюссман, Г.* Хвойные породы / пер. с нем. А. П. Гроздовой. — 1986. — 221 с.
92. Плотность устьиц хвои сосны обыкновенной в географических культурах Приангарья / С. Р. Кузьмин, Е. А. Ваганов, Н. А. Кузьмина [и др.] // Лесоведение. — 2009. — № 2. — С. 35–40.
93. *Кулиев, В. Ш.* Тис ягодный / В. Ш. Кулиев, З. И. Гумбатов // Природа. — 1985. — № 3. — С. 96–97.
94. *Куприянова, Л. А.* Морфология пыльцевых зерен *Taxus baccata* (*Taxaceae*) / Л. А. Куприянова, З. И. Гумбатов // Ботанический журнал. — 1988. — Т. 73. — № 5. — С. 661–665.

95. *Кусильман, Л.* Размножение тисов // Цветоводство. — 1994. — № 2. — 6 с.
96. *Лазук, П. Д.* Восстановление тиса в лесах западного Кавказа // Лесное хозяйство. — 1953. — № 5. — С. 65–67.
97. *Лазук, П. Д.* Ход роста и предельный возраст тиса // Труды Кавказского государственного заповедника. — 1965. — Вып. 8. — С. 123–128.
98. Лесная энциклопедия : в 2 т. — М. : Советская энциклопедия, 1985. — Т. 1. — 560 с.
99. *Ливеровский, Ю. А.* К географии и генезису бурых лесных почв // Тр. Почвенного института. — М., 1948. — Т. XXVII.
100. Система нативных форм хлорофилла, ее роль в первичных процессах фотосинтеза и развитие в процессе зеленения листьев / Ф. Ф. Литвин [и др.]. — Мн. : Наука и техника, 1974. — С. 215–231.
101. *Литвинцева, М. В.* Особенности строения клеток паренхимы хвои у видов группы *Cembra* рода *Pinus* // Ботанический журнал. — 1974. — Т. 59. — № 10. — С. 1501–1505.
102. *Лотова, Л. И.* Анатомия коры хвойных. — М. : Наука 1987. — 152 с.
103. *Лозовой, Д. И.* Тис. Народнохозяйственное значение тисовых насаждений // Природа. — 1953. — № 8. — С. 105–107.
104. *Львов, П. Л.* Редкие реликты флоры Дагестана, внесенные в Красную книгу / Ставропольский государственный педагогический институт; Тебердинский государственный заповедник // Редкие и исчезающие виды растений и животных флористические и фаунистические комплексы Северного Кавказа нуждающиеся в охране. — Ставрополь, 1986. — С. 53–55.
105. *Львов, П. Л.* *Taxus baccata* L. (тис ягодный) в Дагестане // Ботанический журнал. — 1959. — Т. 44. — № 6. — С. 853–854.
106. *Маргайлик, Г. И.* Разведение тиса / Г. И. Маргайлик, Л. А. Кирильчик // Лесное хозяйство. — 1985. — № 2 — 73 с.
107. *Маргайлик, Г. И.* Справочник озеленителя. — Минск : Польша, 1979. — 224 с.
108. *Маркович, В. В.* В верховьях Ардона и Риони: Записки ИРГО по общей географии. — СПб., 1906. — Т. 38. — № 3. — 222 с.
109. *Маркович, В. В.* Краткий очерк об экскурсии на ледники Дигории в 1901 г. // Отд. отт. из известий Кавказского отдела имперского русского географического общества. — СПб., 1901. — Т. 15. — № 3. — С. 7.

110. *Махатадзе, Л. Б.* О заболевании тиса в Тарсачайской роще Армянской ССР / Л. Б. Махатадзе, Д. И. Лозовой // В кн. Труды Кировоканской лесной опытной станции. — Тбилиси, 1942. — Вып. 2. — С. 131–134.
111. *Мейен, С. В.* О классификации дисперсных кутикул // Палеонтологический журнал. — 1965. — № 4. — С. 75–87.
112. *Мейер, Н. Р.* Электронно-микроскопическое исследование развития формирования пыльцевых зерен *Pinus Silvestris L., Juniperus communis L., Larix sibirica Lebed.* / Н. Р. Мейер, В. В. Бернадт // Тр. III Международной палеонтологической конф. СССР. Новосибирск, 1971. — Л.: Наука, 1973. — С. 21–24.
113. *Мейер, Н. Р.* Сравнительно-морфологическое исследование развития и ультраструктуры спородермы голосеменных и примитивных покрытосеменных: автореф. дис... докт. биол. наук. — Ленинград, 1977 — 48 с.
114. *Мельдер, Х. Р.* Судьба тис в прибалтийских губерниях // Лесной журнал. — 1911. — № 3.
115. *Муравьева, О. П.* Семейство Тисовые (*Taxaceae*) / О. П. Муравьева, В. С. Борхвардт // Жизнь растений. — М.: Просвещение, 1978. — Т. 4. — С. 411–420.
116. *Навайтис, М. З.* К вопросу восстановления тиса европейского в Литовской ССР // Лесоведение. Лесоводство и лесные культуры: межвузовская научно-практическая конференция Эстонской СХА. — Тарту, 1988. — 46 с.
117. *Навайтис, М. З.* Распространение и некоторые биологические свойства тиса европейского в Литве // Научно-практическая конференция Литовской СХА. — Вильнюс, 1991. — Вып. 37. — С. 66–67.
118. Наставление по рубкам ухода в горных лесах Северного Кавказа. — М., 1993. — 80 с.
119. *Одинец, А. П.* Дендрология для садовников. — М.: Высшая школа, 1971. — 26 с.
120. *Окресворидзе, П. Л.* Анатомическое строение листьев и хвои основных лесообразующих пород Грузии. — Тбилиси: Институт леса, 1975. — 114 с.
121. *Олисаев, В. А.* Леса Кавказа: Социально-экономические функции / В. А. Олисаев, И. С. Сафаров. — Владикавказ: Ир, 1991. — 271 с.
122. *Орел, Л. И.* Таподерма. Происхождение перины в микроспорангиях растений // Тез. докл. VII делегатского съезда ВБО. — Л.: Наука, 1983. — 266 с.
123. *Орлова, С. Я.* Строение вегетативных органов тиса ягодного, анатомическое изменение листьев разного возраста и рас-

- пределение в них фенольных соединений // Известия АН Азербайджанской ССР. Биологические науки. — 1978. — № 6. — С. 14–19.
124. *Парсолов, Л. И.* Горно-лесные почвы Кавказа // Тр. Почвенного института. — М., 1947. — Т. 25.
125. *Петрик, В. В.* Динамика структуры и состояния парковых фитоценозов в условиях интенсивной рекреации / В. В. Петрик, А. В. Грязькин, В. Н. Смертин. — Архангельск : ИД САФУ, 2015. — 96 с.
126. *Петров, В. А.* Этноботаника Нагорного Карабаха. — Баку : Изд-во АзФАН, 1940.
127. *Петров, В. А.* Флора Азербайджана. — 1952. — Т. 3.
128. *Поварницын, В. А.* Типы лесов Абхазии // Абхазия. Геоботанический и лесоводственный очерк. — М. : Л. : Изд-во Академии наук СССР, 1936. — С. 67 — 156.
129. *Попов, К. П.* Мир растений Северной Осетии. — Владикавказ : Ир, 1991. — 231 с.
130. *Попов, К. П.* Уникальный островок колхидского леса на северном макросклоне Центрального Кавказа. Редкие и исчезающие виды растений и животных, флористические и фаунистические комплексы Северного Кавказа, нуждающиеся в охране. — Ставрополь, 1986. — С. 58–59.
131. *Попов, К. П.* О позиции и исторической динамике популяции тиса ягодного Северной Осетии / К. П. Попов, Р. Д. Каупуш // Проблемы охраны генофонда и управления экосистемами в заповедниках : тезисы докл. Всес. совещ. (23–25 сентября 1986 г. Березинский заповедник). — М. : Изд-во АН СССР, 1986. — Ч. 1. — С. 165–168.
132. Тис. Обзор материалов, поступивших в редакцию. — М. : Изд-во АН СССР, 1957. — Вып. 8. — 96 с.
133. *Рамазанова, З. Р.* Адаптивные морфолого-анатомические особенности листьев тиса ягодного в условиях предгорного Дагестана / З. Р. Рамазанова, З. М. Асадулаев, П. К. Омарова // Известия Дагестанского государственного педагогического университета. — 2016. — Т. 10. — № 2. — С. 56–63.
134. Редкие и исчезающие виды флоры СССР. — Л. : Наука, 1981. — 239 с.
135. Рекомендации по выявлению и рекреационному использованию и восстановлению ценных природных комплексов Северного Кавказа. — М. : ВНИИЛМ, 1992. — 52 с.
136. *Риекстиньш, И. Р.* Аутэкологические исследования тиса ягодного в условиях Латвийской ССР // В кн. Ботанические сады Прибалтики. — Рига, 1980. — С. 11–17.

137. *Риекстиньш, И. Р.* Состояние охраны тиса в Латвийской ССР // В кн. Охрана примечательных природных объектов в Латвийской ССР. — Рига, 1975. — 125 с.
138. *Ругузов, И. А.* К изучению ксерофитности тиса ягодного / И. А. Ругузов, Г. В. Куликов // Природа Кабардино-Балкарии и ее охрана : сб. статей. — Нальчик, 1972. — Вып. 3. — С. 72–80.
139. *Ругузов, И. А.* К вопросу воспроизводства тиса в лесах // Природа Кабардино-Балкарии и ее охрана. — Нальчик, 1972. — С. 81–83.
140. *Ругузов, И. А.* Фертильность пыльцы тиса ягодного и аномалии в ее развитии // Бюл. Никитск. бот. сада. — 1972. — Вып. 2. — С. 34–36.
141. *Ругузов, И. А.* Изменчивость анатомических показателей листа тиса ягодного в зависимости от условий местообитания / И. А. Ругузов, Г. В. Куликов // Экология. — 1973. — № 3. — С. 90–94.
142. *Ругузов, И. А.* Биоэкологические особенности тиса ягодного в связи с распространением и культурой : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Нальчик, 1974. — 25 с.
143. *Ругузов, И. А.* Тис ягодный (*Taxus baccata L.*), биология и экология в связи с распространением и культурой на юге СССР : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Нальчик, 1974. — 24 с.
144. *Ругузов, И. А.* Некоторые популяционно-морфологические аспекты сохранения тиса ягодного в Крыму. 50 лет Черноморскому государственному заповеднику. — Киев, 1978. — С. 134–136.
145. *Рыфа, Л. В.* Сравнительная оценка основных анатомических элементов некоторых хвойных пород юга Дальнего Востока // VIII конф. молодых ученых Дальнего Востока. — Владивосток, 1965. — С. 12–13.
146. *Самылина, В. А.* Значение эпидермально-кутикулярных исследований листьев для познания мезозойских голосеменных // В кн. Систематика и эволюция высших растений. — Л. : Наука, 1980. — С. 31–32.
147. *Сарма, В. П.* Тис в лесах Латвийской ССР // В кн. Исследования о природе древесных пород АН Латвийской ССР. — Рига, 1964. — 133 с.
148. *Сафаров, И. С.* Леса Кавказа. Социально-экологические функции / И. С. Сафаров, В. А. Олисаев. — Владикавказ : Ир, 1991. — 271 с.

149. *Сашина, Г. С.* Устьичный аппарат хвойных и вопросы его филогенеза // Тез. докл. XII междунаро- д. бот. конгресса. — Л. : Наука, 1965. — С. 263–264.
150. *Свешникова, И. Н.* Применение анатомического исследования эпидермиса и кутикулы при определении ископаемой хвои // Докл. АН СССР. — 1952. — Т. 84. — № 1. — С. 95–101.
151. *Свешникова, И. Н.* К методике исследования эпидермиса и кутикулы ископаемых и современных хвойных // Ботаниче- ский журнал. — 1955. — Т. 40. — № 4. — С. 653–655.
152. *Свешникова, И. Н.* Атлас и определитель современных и ископаемых представителей семейства *Sciadopityaceae* и *Taxodeiaceae* на основании строения эпидермиса листьев // Тр. БИН АН СССР. — М. : Л. : Изд-во АН СССР, 1963. — Сер. VIII. — Вып. IV. — С. 205–229.
153. *Свешникова, И. Н.* Исследования листьев ископаемых и современных растений эпидермально-кутикулярным мето- дом // Ботанический журнал. — 1966. — Т. 51. — № 4. — С. 584–590.
154. *Свешникова, И. Н.* О терминологии эпидермы листа совре- менных и ископаемых хвойных // Ботанический журнал. — 1970. — Т. 55. — № 4. — С. 510–524.
155. *Свешникова, И. Н.* Метод изучения эпидермы листьев хвой- ных на сканирующем электронном микроскопе // Ботаниче- ский журнал. — Л., 1978. — Т. 63. — С. 1168–1171.
156. *Семагина, Р. Н.* Состояние естественного возобновления ти- са ягодного в причерноморских лесах кавказского заповед- ника // Бюл. московского общества испытателей природы, отд. биолог. — 1983. — Т. 88. — Вып. 4. — С. 146–149.
157. *Скупченко, В. Б.* Органогенез конусов нарастания вегета- тивных почек ели Шренка // Лесная селекция, семеноводст- во и интродукция в Казахстане. — Алма-Ата, 1969. — С. 57–59.
158. *Скупченко, В. Б.* Динамика нуклеиновых кислот и крахмала в меристеме вегетативных почек ели Шренка // Биология. География : сб. статей аспирантов и соискателей. — Алма- Ата, 1970. — Вып. 6. — С. 36–39.
159. *Скупченко, В. Б.* Количественный анатомический анализ стеблевых структур годичных побегов ели сибирской // Эко- логия роста и развития сосны и ели на Северо-Востоке евро- пейской части СССР : тр. Коми фил. № 44 АН СССР. — Сык- тывкар, 1979. — С. 24–45.

160. Скупченко, В. Б. Вибрационная микротомия мягких тканей. (Сер. препринт, сообщ. «Новые научные методики»). Коми фил. АН СССР. — Сыктывкар, 1979. — Вып. 2. — 56 с.
161. Скупченко, В. Б. Органогенез вегетативных и репродуктивных структур ели. — Л., 1985. — 80 с.
162. Скупченко, В. Б. Морфометрия на экране электронного микроскопа // Ботанический журнал. — 1990. — Т. 75. — № 10. — С. 1463–1467.
163. Формирование побегов и их функциональная организация в кроне *Picea obovata* (*Pinaceae*) / В. Б. Скупченко [и др.] // Ботанический журнал. — 1997. — Т. 82. — № 5. — С. 15–27.
164. Скупченко, В. Б. Структурная организация хвои тиса ягодного в условиях Северного Кавказа / В. Б. Скупченко, А. Б. Базаев, Х. М. Хетагуров // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. — СПб., 2013. — № 205. — С. 74–85.
165. Соколов, С. Я. Некоторые ценные древесные и кустарниковые породы северной части Черноморского побережья Кавказа // Труды ботанического института им. В. Л. Комарова. — М.: Л., 1952. — Вып. 3: Растительное сырье. — С. 335–464.
166. Соколов, С. Я. Ареалы деревьев и кустарников / С. Я. Соколов, О. А. Связева, В. А. Кубли. — Л., 1977. — Т. 1.
167. Справочник лесничего. — М.: Лесная промышленность, 1980. — 399 с.
168. Справочник лесотаксационных нормативов для Северного Кавказа. — М.: ВНИИЦлесоресурс, 1995. — 152 с.
169. Сукачев, В. Н. Широколиственные леса Северо-Западного Кавказа / В. Н. Сукачев, С. В. Зонн. — М.: АН СССР, 1959. — С. 151–583.
170. Сурова, Т. Д. Ультраструктура оболочки пыльцевых зерен кавказских представителей *Taxus baccata* (*Taxaceae*) / Т. Д. Сурова, З. И. Гумбатов // Ботанический журнал. — 1986. — Т. 71. — № 7. — С. 886–888.
171. Красная книга Украинской ССР / К. М. Сытник, А. М. Гроздинский, В. А. Топачевский [и др.]. — Киев, 1980.
172. Тахтаджян, А. Л. Высшие таксоны сосудистых растений, исключая цветковые // Проблемы палеоботаники — Л.: Наука, 1986. — С. 135–142.
173. Тахтаджян, А. Л. Редкие и исчезающие виды флоры СССР. — Л.: Наука, 1981. — 236 с.
174. Тахтаджян, А. Л. Флористические области Земли. — Л.: Наука, 1978. — 248 с.

175. *Тахтаджян, А. Л.* Высшие растения. I. От псилотовых до хвойных. — М. : Л. : Изд-во АН СССР, 1956. — 488 с.
176. *Тахтаджян, А. С.* Система и филогения цветковых растений. — М. : Л. : Наука, 1966. — 611 с.
177. *Терлецкий, В. К.* Экзоты на каждом шагу. — М. : Леспром, 1984. — С. 1–31.
178. Видовое разнообразие полезных растений в буково-грабовых лесах Северной Осетии / С. Е. Тигиев, А. Б. Базаев, Н. В. Ковалев, Х. М. Хетагуров // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. — 2012. — Вып. 199. — С. 17–23.
179. *Уханов, В. В.* Деревья и кустарники СССР. — М. : Л. : Изд-во АН СССР, 1949. — Т. 1. — С. 19–31.
180. *Фомин, А. В.* Голосеменные Кавказа и Крыма (на укр. яз). — Киев, 1928. — 62 с.
181. *Хргиян, А. Х.* Аэроэкологические исследования горнодолинных ветров // Тр. ЦАО. — 1947. — Вып. 387. — С. 102–144.
182. *Холявко, В. С.* Атлас древесных пород Кавказа / В. С. Холявко, Д. А. Глоба-Михайленко, Е. С. Холявко. — М. : Лесная промышленность, 1978. — 216 с.
183. *Холявко, В. С.* Ценные древесные породы Черноморского побережья Кавказа / В. С. Холявко, Д. А. Глоба-Михайленко. — М. : Лесная промышленность, 1976. — 311 с.
184. *Цельникер, Ю. Л.* Физиологические основы теневыносливости древесных растений. — М. : Наука, 1978. — 215 с.
185. *Цингер, Н. В.* Семя, его развитие и физиологические свойства. — М. : Наука, 1958. — 258 с.
186. *Цицивидзе, А. Т.* Особенности роста и развития хвойных в Аджарии // АН ГССР Батумский ботанический сад. — Тбилиси : Мецинереба, 1973. — С. 298–307.
187. *Цымек, А. А.* Анатомические признаки главнейших хвойных пород Дальнего Востока / А. А. Цымек, В. Н. Сергеева // Сб. работ Дальневосточного НИИЛХ. — Хабаровск, 1951. — Вып. 3. — С. 103–122.
188. *Чавчавадзе, Е. С.* Древесина хвойных. — Л. : Наука, 1979. — 192 с.
189. *Чавчавадзе, Е. С.* Паренхима древесины хвойных, ее морфологические особенности и диагностическое значение : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Ленинград, 1966. — 18 с.
190. *Черепанов, С. К.* Сосудистые растения СССР — Л. : Наука 1981. — 509 с.

191. *Чернышов, В. Д.* Физиологическая роль воска эпидермы хвойных Дальнего Востока // Тез. докл. I Всесоюз. конф. по анатомии раст. — Л. : Наука, 1984. — 172 с.
192. *Шакрыл, А. К.* Эпидермис лавровых для диагностики некоторых современных и ископаемых видов. — Тбилиси : Мецниереба, 1965. — 79 с.
193. *Шварц, С. С.* Экология // АН СССР — М. : Наука, 1973. — С. 90 — 94.
194. *Шиманюк, А. П.* Дендрология. — М. : Наука, 1974. — 186 с.
195. *Штромберг, А. Я.* К вопросу о классификации устьичных типов в листьях двудольных растений // В сб. Труды Тбилисского НИ химико-фарм. института. — Тбилиси, 1956. — Кн. VIII. — С. 51–67.
196. *Шхагапсоев, С. Х.* Экологические особенности и новые местонахождения тиса ягодного в Кабардино-Балкарии / С. Х. Шхагапсоев, Д. К. Гериев, Н. В. Старикова // Вести Кабардино-Балкарского государственного университета. — 1999. — Вып. 3. — С. 19–23.
197. *Эсау, К.* Анатомия растений. — М. : Мир, 1969. — 564 с.
198. *Эсау, К.* Анатомия семенных растений. — М. : Мир, 1980. — Кн. 1 и 2. — 558 с.
199. *Ярославцев, Г. Д.* Рост и регенерация корней тиса ягодного // Бюл. Гл. ботан. сада АН СССР. — М., 1968. — Вып. 71. — С. 102–104.
200. *Яценко-Хмелевский, А. А.* Основы и методы анатомического исследования древесины. — М. : Л. : Изд-во АН СССР, 1954. — 337 с.
201. *Яценко-Хмелевский, А. А.* Древесина Кавказа. — Ереван : Изд-во АН Арм. ССР, 1954. — Т. 1. — 675 с.
202. Yew berry in dendrocenoses of North Ossetia / A. B. Bazaev, A. V. Gryazkin, K. M. Khetagurov [et al.] // Research Journal of Pharmaceutical, Biological and Chemical Sciences. March-April. — 2019. — № 10 (2). — P. 926–937.
203. *Bernabei, M.* Tree-ring data for yew (*Taxus baccata*) from the Alps. NOAA Satellite and Information Service / M. Bernabei, P. Gjerdrum. — 2006. — Режим доступа: <http://www.ncdc.noaa.gov/paleo/metadata/noaa-tree-2733.html>(accessed 20.01.13).
204. *Bornemann, J. G.* Ueber organische Reste der Lettenkohlen-gruppe Thüringens. — 1856. — 5 S.
205. *Colleau, C. L.* Anatomie compree des feuilles de Picea. — La cellule, 1968. — Vol. 66. — Fasc. 2. — P. 186–255.
206. Stand structure and natural regeneration of *Taxus baccata* at «Stiwollgraben» in Austria / A. Dhar, H. Ruprecht,

- R. Klumpp, H. Vacik // *Dendrobiology*. — 2006. — № 56. — P. 19–26.
207. *Erdtman, G.* Pollen and spore morphology (plant taxonomy). Gymnospermae. Pteridophyta, Bryophyta. Bryophyta. (Illustrations). — Uppsala, 1957. — 42 p.
208. *Farris, E.* Effects of browsing in relation to vegetation cover on common yew (*Taxus baccata* L.) recruitment in Mediterranean environments / E. Farris, R. Filigheddu // *Plant Ecol.* — 2008. — № 199. — P. 309–318.
209. *Foster, A. S.* Structure and growth of the shoot apex in *Ginkgo biloba*. — *Bull. Torrey Bot. Club*, 1938. — Vol. 65. — P. 531–556.
210. *Florin, R.* Untersuchungen zur Stammesgeschichte der Coniferales und Cordaitales // *Kunigl. Svenska Vetensk. Akad. Handl.* — 1931. — Ser. 3. — № 10. — 588 s.
211. *Florin, R.* Studien über die Gycadales des Mesozoikums nebat erörterungen über die Spaltöffnungsapparate der Bennettitales // *Vetenskapsakad. Handl.* — 1933. — Ser. 13. — № 12. — 134 s.
212. *Florin, R.* Evolution in cordaites and conifers // *Acta horti bergiani*. — Uppsala, 1951. — Band ser. 15. — № 11. — P. 285–388.
213. *Fitschen, J.* *Handbuch der Hadelholzkunde*. — Berlin: Verlagsbuch Paul Parey, 1930. — S. 35–50.
214. *Foster, A. S.* Problems of structure, growth and evolution in the shoot apex of seed plants. — *Bot. Rev.*, 1939. — Vol. 5. — № 8. — P. 454–470.
215. *Foster, A. S.* Comparative studies on the structure of the shoot apex in seed plants. — *Bull. Torrey Bot. Club*, 1941. — Vol. 68. — № 6. — P. 339–350.
216. *Foster, A. S.* *Practical plant anatomy*. Toronto; New York; London, D. Van. Nostrand Comp. Inc. Princeton. — New Jersey, 1949. — P. 1–155.
217. Resources of woody plants of beech forests in North Caucasus / A. V. Gryazkin, M. M. Gutal, A. B. Bazaev [et al.] // 11th International Scientific Agriculture Symposium «AGROSYM 2020» which will be held on Jahorina mountain (Bosnia and Herzegovina), 8–11 October, 2020. Book of abstracts. — 2020. — PP. 558.
218. *Hejnovicz, A.* Anatomis, embriologia i kariologia *Taxus baccata* L. // *Polsca All. Inst. dendrologii*. — Warszawa: Poznan, 1975. — 177 p.
219. Light limitation of growth in 10-year-old seedlings of *Taxus baccata* L. (European yew) / G. Iszku, A. Lewandowski, A. K. Jasinska, M. Dering // *Pol. J. Ecol.* — 2007. — № 55. — P. 827–831.

220. *Iszku, G.* Success and failure of endangered tree species: low temperatures and low light availability affect survival and growth of European yew (*Taxus baccata* L.) seedlings // *Pol. J. Ecol.* — 2010. — № 58. — P. 259–271.
221. *Katsavou, I.* Ecology and conservation status of *Taxus baccata* population in NE Chalkidiki // *Northern Greece Received.* — 2012. — Vol. 68. — P. 55–62.
222. *Mitchell, J. G.* The history and vegetation dynamics of a yew wood (*Taxus baccata* L.) in S. W. Ireland // *New Phytologist.* — 1990. — Vol. 115. — P. 573–577.
223. *Marco, H. F.* The anatomy of spruce needles // *J. Agr. Res.* — 1939. — Vol. 58. — № 5. — P. 357–368.
224. *Mitchell, J. G.* The history and vegetation dynamics of a yew wood (*Taxus baccata* L.) in S. W. Ireland // *New Phytologist.* — 1990. — Vol. 115. — P. 573–577.
225. *Mukul, M. D.* Embryo culture of *Taxus wallichiana* (Zucc.) / M. D. Mukul, J. Sumita // *Journal of Plant Biotechnology.* — 2004. — Vol. 6 (4). — P. 213–219.
226. *Mysterud, A.* Roe deer (*Capreolus capreolus*) browsing pressure affects yew (*Taxus baccata*) recruitment within nature reserves in Norway / A. Mysterud, E. Østbye // *Biol Conserv.* — 2004. — № 120. — P. 545–548.
227. *Napp-Zinn, K.* Anatomie des Blattes. I. Blattenanatomie der Cymnospermen. — Berlin, 1966. — S. 1–343.
228. *Pilger, R.* Taxaceae // In A. Engler's *Das Pflanzreich.* — Leipzig, 1903. — № IV (5). — P. 110–116.
229. *Pilger, R.* Kritische übersicht über die neuere Literatur betreffend die Familie der Taxaceae // *Botanische Jahrbücher.* — Leipzig, 1916. — Band. 54. — 43 s.
230. *Plavšić, S.* Philogenetische Untersuchungen über Gattung *Picea* auf Grund der Blattanatomie. — *Planta*, 1938. — Bd. 28. — № 3. — S. 453–463.
231. *Porsch, O.* Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie. Ein Beitrag zur phylogenetischen Pflanzenliatologie. Jena: G. Fischer, XVI. — 1905. — 196 s.
232. *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.
233. *Rao, A. R.* The peculiar sclereides of *Cephalotaxus drupacea* Sib. et Zucc. / A. R. Rao, M. Malaviya // *Proc. India Acad.* — 1964. — 3 ci. — B. 59. — P. 228–236.
234. *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. — B. 30. — P. 25–35.

235. *Rao, A. R.* On the distribution, structure and ontogeny of sclereides in *Taxus baccata* L. / A. R. Rao, M. Malaviya // Proc. National Inst. Sci. — India, 1965. — Part B. — Vol. 31. — № 3, 4. — P. 114–122.
236. *Scheda, G.* Studien zur bukolischen Dichtung der neronischen Epoche. — Bonn, 1969.
237. *Taxus baccata* in the Azores: a relict form at risk of imminent extinction / B. Schirone, R. C. Ferreira, F. Vessella [et al.] // Biodivers Conserv. — 2010. — № 19. — P. 1547–1565.
238. *Stevens, R. A.* A new ontogenetic classification of stomatal types / R. A. Stevens, E. S. Martin // Bot. J. Lin. Soc. — 1978. — Vol. 77. — № 1. — P. 53–64.
239. *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.
240. *Ueno, J.* Some palynological observations of Taxaceae, Cupressaceae and Araucariaceae // J. Inst. Polytechn. — Osaka Univ., 1959. — Vol. 10. — P. 75–87.
241. *Ueno, J.* On the fine structure of the cell walls of some gymnosperm pollen. // Biol. J. Nara Women's Univ. — 1960. — № 10. — P. 19–25.
242. *Ueno, J.* On the fine structure of the cell walls of aone gymnosperm pollen. Biol. T. Nara fine structure of pollen surface. IV. Gymnospermae, Araucaria, Cryptomeria, Cunninghamia, Ephedra, Sciadopitys and Tsuga. // Rep. Fac. Sci. — Shiznoka Univ., 1973. — Vol. 8. — P. 101–115.
243. *Ueno, J.* Study of Palynology. — Tokyo, 1978. — 45 p.
244. *Ueno, J.* Illustrated palynological family tree of Gymnospermae. // Jap. J. Palynol. — 1984. — Vol. 30. — № 2. — P. 43–49.
245. *Ueno, J.* Illustrated palynological family tree of Gymnospermae (II) // Jap. J. Palynol. — 1985. — Vol. 31. — № 1. — P. 6–33.
246. *Vesque, J.* De l'emploi des caracteres anatomiques dans la classification des vegetaux. // Bull. Soc. Bot. — France, 1889. — № 36: XLI–LXXVII. — P. 1–4.
247. *Wyka, T.* Leaf age as a factor in anatomical and physiological acclimative responses of *Taxus baccata* L. needles to contrasting irradiance environments / T. Wyka, P. Robakowski, R. Ītkowiak // Phytosynth Res. — 2008. — № 95. — P. 87–99.
248. *Zeiller, R.* Observations sur quelques cuticules fossiles // Ann. Sci. Nat. — 1882. — Ser. 6. — Vol. 13. — P. 217–238.
249. *Zimmerman, M. H.* The vascular system in the axis of *Draecena 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.

ОГЛАВЛЕНИЕ

| | |
|--|-----------|
| ВВЕДЕНИЕ | 3 |
| ГЛАВА 1. СОСТОЯНИЕ ВОПРОСА | 6 |
| 1.1. Общие сведения о тисе ягодном | 6 |
| 1.2. Место тиса ягодного в систематике растений | 7 |
| 1.3. Анатомия хвои тиса | 9 |
| 1.4. Проблемы горного лесоводства..... | 14 |
| 1.5. Проблемы сохранения и восстановления тиса | 16 |
| ГЛАВА 2. ПРОГРАММА И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ | 21 |
| 2.1. Методика полевых работ | 21 |
| 2.2. Методика камеральных работ | 26 |
| ГЛАВА 3. ФАКТОРЫ ФОРМИРОВАНИЯ ГОРНЫХ ЛЕСОВ | 28 |
| 3.1. Общие сведения | 28 |
| 3.2. Значение рельефа в формировании горных лесов | 29 |
| 3.3. Значение климата в формировании лесов | 31 |
| 3.4. Строение и состав почв под пологом горных лесов | 33 |
| ГЛАВА 4. ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ ТИСОВЫХ ЛЕСОВ | 43 |
| 4.1. Особенности ведения лесного хозяйства в горных лесах | 43 |
| 4.2. Условия произрастания тиса ягодного | 46 |
| 4.3. Влияние лесорастительных условий на структуру горных лесов ... | 49 |
| 4.4. Общие сведения о местах локального произрастания тиса ягодного | 51 |
| 4.5. Особенности структуры фитоценозов с участием тиса ягодного | 58 |
| ГЛАВА 5. ОСОБЕННОСТИ ЕСТЕСТВЕННОГО ВОЗОБНОВЛЕНИЯ ТИСА ЯГОДНОГО | 65 |
| 5.1. Семенная продуктивность тиса | 65 |
| 5.2. Структура и состояние подроста тиса | 69 |
| 5.3. Факторы, влияющие на естественное возобновление тиса | 76 |
| 5.4. Особенности роста и развития тиса ягодного под пологом букового древостоя..... | 77 |
| ГЛАВА 6. СТРУКТУРА КРОНЫ, ПОБЕГОВ И ХВОИ ТИСА ЯГОДНОГО | 84 |
| 6.1. Морфологические особенности | 84 |
| 6.2. Анатомическая структура хвои и побегов тиса ягодного | 87 |

| | |
|---|------------|
| ОСНОВНЫЕ ВЫВОДЫ..... | 97 |
| ПРИЛОЖЕНИЯ | 99 |
| Приложение 1. Почвенная карта РСО — Алания | 100 |
| Приложение 2. Схема горных хребтов на территории РСО — Алания | 102 |
| Приложение 3. Участники экспедиций по урочищам Северного Кавказа | 103 |
| Приложение 4. Длина хвои на учетных деревьях тиса ягодного | 104 |
| ЛИТЕРАТУРА..... | 112 |

*Анвар Батразович БАЗАЕВ,
Анатолий Васильевич ГРЯЗЬКИН,
Хетаг Муратович ХЕТАГУРОВ*

ТИС ЯГОДНЫЙ НА КAVКАЗЕ МОНОГРАФИЯ

Зав. редакцией ветеринарной
и сельскохозяйственной литературы *Т. В. Карпенко*
Корректор *О. В. Шилкова*
Выпускающий *Е. А. Романова*

ЛР № 065466 от 21.10.97
Гигиенический сертификат 78.01.10.953.П.1028
от 14.04.2016 г., выдан ЦГСЭН в СПб

Издательство «ЛАНЬ»
lan@lanbook.ru; www.lanbook.com
196105, Санкт-Петербург, пр. Ю. Гагарина, д. 1, лит. А.
Тел./факс: (812) 336-25-09, 412-92-72.
Бесплатный звонок по России: 8-800-700-40-71

ГДЕ КУПИТЬ

ДЛЯ ОРГАНИЗАЦИЙ:

*Для того, чтобы заказать необходимые Вам книги, достаточно обратиться
в любую из торговых компаний Издательского Дома «ЛАНЬ»:*

по России и зарубежью
«ЛАНЬ-ТРЕЙД». 196105, Санкт-Петербург, пр. Ю. Гагарина, д. 1, лит. А.
тел.: (812) 412-85-78, 412-14-45, 412-85-82; тел./факс: (812) 412-54-93
e-mail: trade@lanbook.ru; ICQ: 446-869-967

www.lanbook.com
пункт меню «Где купить»
раздел «Прайс-листы, каталоги»

в Москве и в Московской области
«ЛАНЬ-ПРЕСС». 109387, Москва, ул. Летняя, д. 6
тел.: (499) 722-72-30, (495) 647-40-77; e-mail: lanpress@lanbook.ru

в Краснодаре и в Краснодарском крае
«ЛАНЬ-ЮГ». 350901, Краснодар, ул. Жлобы, д. 1/1
тел.: (861) 274-10-35; e-mail: lankrd98@mail.ru

ДЛЯ РОЗНИЧНЫХ ПОКУПАТЕЛЕЙ:

интернет-магазин
Издательство «Лань»: <http://www.lanbook.com>
магазин электронных книг
Global F5: <http://globalf5.com/>

Подписано в печать 02.07.21.
Бумага офсетная. Гарнитура Школьная. Формат 84×108^{1/32}.
Печать офсетная. Усл. п. л. 11,00. Тираж 500 экз.

Заказ № 852-21.

Отпечатано в полном соответствии
с качеством предоставленного оригинал-макета
в АО «Т8 Издательские Технологии».
109316, г. Москва, Волгоградский пр., д. 42, к. 5.



Рис. 6.2

Поперечный срез хвои тиса, из средней части кроны, ПП. 1 (увел. ×114):
 1 — столбчатый мезофилл; 2 — губчатый мезофилл; 3 — паренхимная обкладка проводящего пучка; 4 — ксилема; 5 — флоэма; 6 — трансфузионная ткань; 7 — альбуминовые клетки; 8 — эпидерма верхняя.

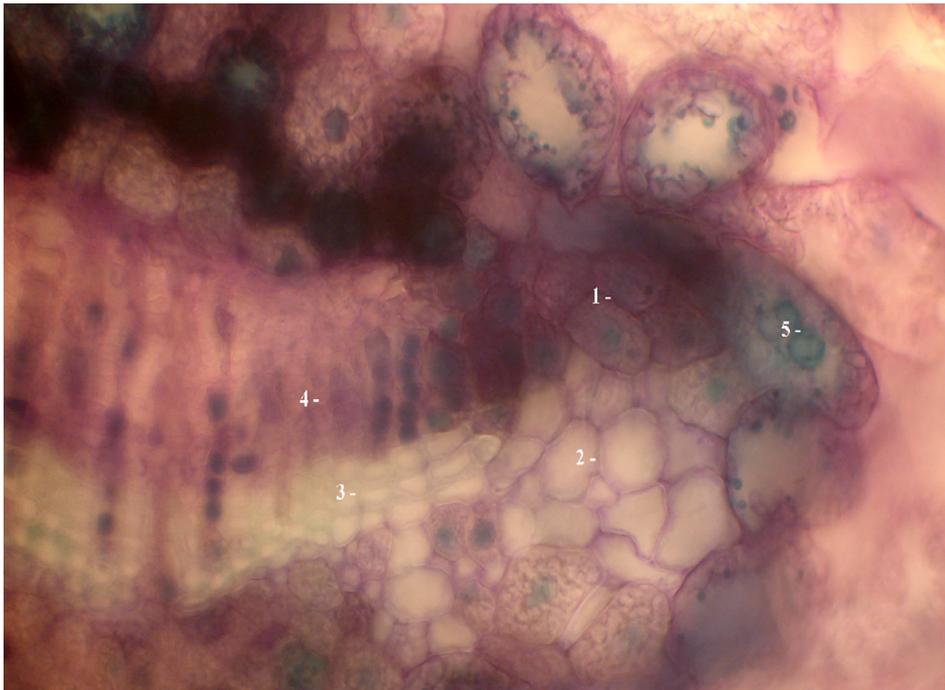


Рис. 6.3

Проводящий пучок хвои (увел. ×503):
 1 — альбуминовые клетки; 2 — трансфузионная ткань; 3 — ксилема; 4 — флоэма; 5 — клетка паренхимной обкладки.

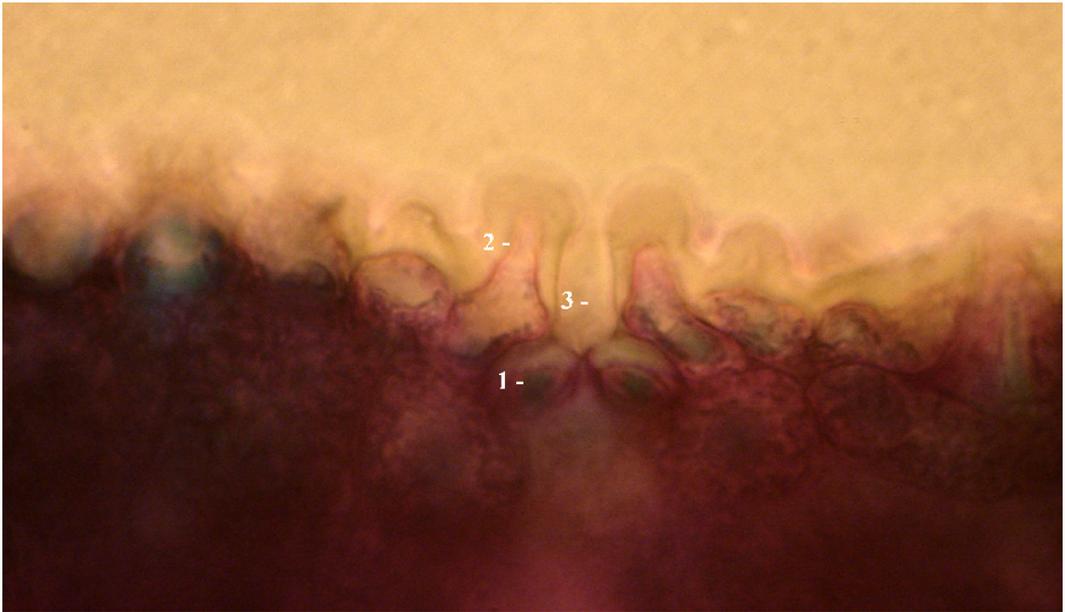


Рис. 6.5

Устьице и сопутствующие клетки (увел. ×1142):

1 — замыкающая клетка; 2 — надустьичные бугорки эпидермы; 3 — надустьичная ямка.

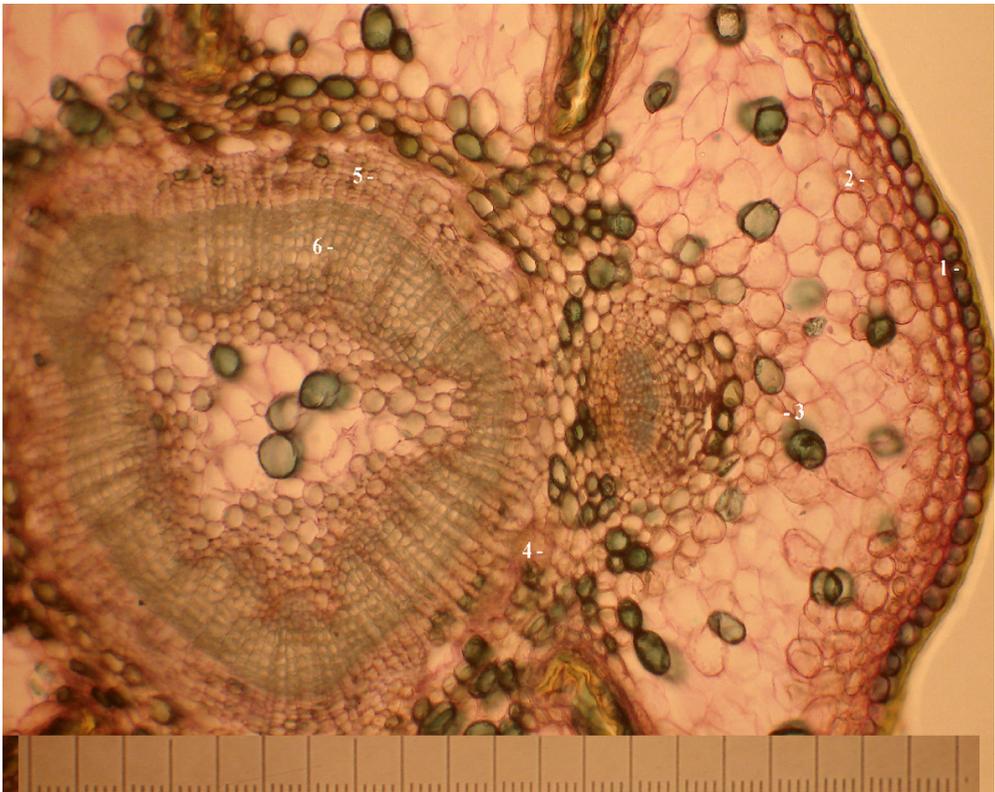


Рис. 6.6

Поперечный срез стебля с проводящим цилиндром и листовой подушкой (увел. ×144,5):

1 — эпидерма; 2 — паренхима листовой подушки; 3 — первичная кора; 4 — первичный луб; 5 — вторичный луб; 6 — ксилема.

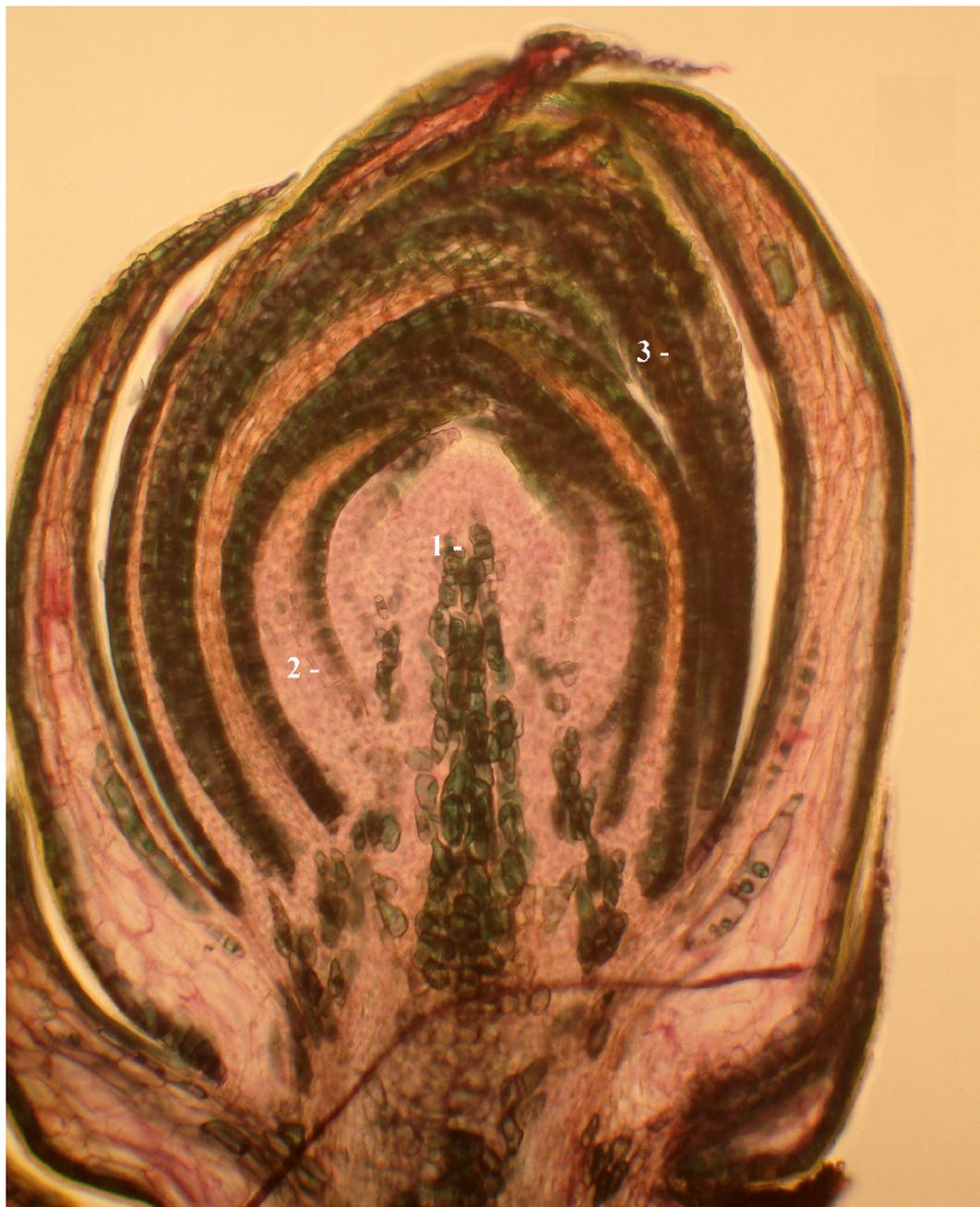


Рис. 6.7

Терминальная почка (увел. $\times 144,5$):

*1 — танины в осевой части апикальной меристемы; 2 — зачаток хвой;
3 — кроющая чешуя.*

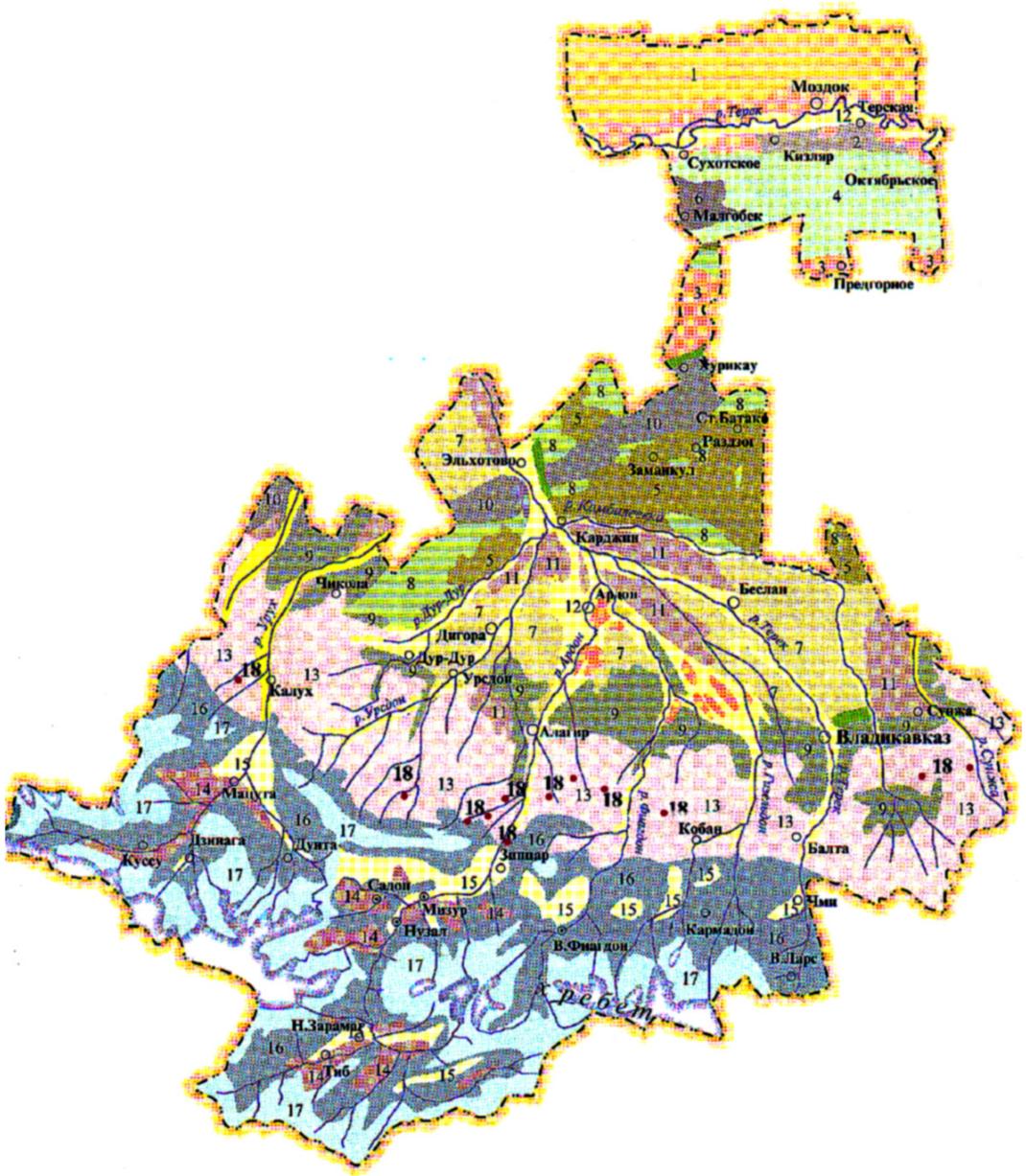


Рис. П1
 Почвенная карта РСО — Алия