

УДК 58.009:58.01/.07. 58.02

ЕСТЕСТВЕННЫЙ АРЕАЛ И ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ ПРОИЗРАСТАНИЯ TAXUS BACCATA НА ЕГО МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И БИОЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ

Мыцк Д. Д.¹, Омельченко С. О.^{2,3}, Коба В. П.¹

¹Никитский ботанический сад – Национальный научный центр Ялта, Республика Крым,
Россия

²ФГАОУ ВО «Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского», Симферополь,
Республика Крым, Россия

³Крымский республиканский институт постдипломного педагогического образования,
Симферополь, Республика Крым, Россия
E-mail: danmusc@mail.ru

На основании литературных данных проанализирован естественный ареал распространения тиса ягодного. Произрастание тиса на территории Российской Федерации, в частности на Кавказе и в Крыму, зависит от абиотических факторов, влияющих на морфологические и биоэкологические особенности тиса. Вид характеризуется в целом слабым семенным возобновлением. Это объясняется биоэкологическими особенностями *Taxus baccata*: длительностью онтогенеза; длительностью периода покоя семян, их слабой летучестью и, как следствие, зависимостью от распространителей; двудомностью растений; затруднительностью опыления, осложненной разобщенностью и рассеянностью многих деревьев тиса, а также несовпадением фенофаз цветения мужских и женских особей в связи с их произрастанием на разной высоте. Кроме того, антропогенное воздействие, включающее хозяйственное освоение в местах обитания, рубки лесов, нарушение условий произрастания также является лимитирующими факторами распространения тиса.

Ключевые слова: тис ягодный, естественный ареал, морфологические и биоэкологические особенности, Крым, Кавказ.

ВВЕДЕНИЕ

Тис ягодный (*Taxus baccata* L.) – порядок хвойные (Coniferales), семейство тисовые (Taxaceae Lind L.). Род *Taxus* L. был описан К. Линнеем в 1737 году. Тис входит в состав семейства Taxaceae, насчитывающего три рода, из которых один представлен в естественном состоянии на территории Европейской части России только одним видом *T. baccata*. Около 20 видов распространены в северном полушарии. Считается, что старейший род деревьев в Европе; самая старая летопись окаменелостей *Taxus* в Европе датируется нижним миоценом [1, 2].

Родина – Западная Европа и Кавказ. За пределами России произрастает в Южной Скандинавии, Средней и Атлантической Европе, Прибалтике, Северной Африке (Алжир), Малой Азии, в Закавказье, Сирии и Иране. Тис произрастает в большей части Европы в естественных условиях и культивируется в течение многих

столетий, но лучшие условия для растения – океанический климат с умеренными температурами [2–4].

Тис ягодный – реликт третичной флоры, включенный в Красную книгу Российской Федерации, Красную книгу Республики Крым. Растет в первые годы жизни медленно. Высота дерева в средней Европе до 10–17 метров, на Кавказе – 20–23 метра, обычно до 1,5 метра в диаметре. В Англии высота дерева, посаженного в 1655 г., составила 26 метров, а диаметр 572 см. Большинство деревьев тиса, достигших 1000 лет и более, можно встретить на Британских островах. Возраст деревьев может достигать 1000–4000 лет. Определить точный возраст этих деревьев трудно, так как самые старые экземпляры почти всегда полые. Оценку возраста по годичным кольцам не проводят, мнения о точном возрасте древних видов всегда разделяются [1, 2, 4].

Растение незасоленных почв. Лучшего развития достигает на свежих суглинистых карбонатных почвах, но растет также на свежих песчаных, сухих карбонатных и иных почвах. Корневую систему развивает на свежих глубоких почвах со стержневым корнем, на плотных и сухих – корневая система поверхностная.

Тис ягодный – самое теневыносливое из всех хвойных пород растение (сциофит). Требуется достаточное увлажнение почвы (мезофит). В молодом возрасте страдает от заморозков и прямого воздействия солнечных лучей. Прекрасно переносит стрижку и легко образует новые побеги из спящих почек. Является породой приморского климата. Чистые насаждения образует крайне редко [4].

Площади лесов с участием тиса в их составе неуклонно уменьшаются. Состояние изученности тиса на территории Республики Крым нельзя признать удовлетворительным. Данные о тисовых насаждениях и их состоянии в Республике Крым давно не актуализировались.

Целью данной работы является анализ литературных данных естественного ареала и влияния условий произрастания тиса ягодного на его морфологические и биоэкологические особенности.

Ареал тиса ягодного

T. baccata отличается высоким полиморфизмом, свойственным, главным образом, вегетативной сфере растения. В литературе описано много природных и садовых форм тиса ягодного. В дендрологической энциклопедии «Деревья и кустарники СССР» приведено 48 форм этого вида, в основу их классификации положен признак формы роста [5]. Отдельные формы сгруппированы по признакам окраски хвои, они перечислены, без описания. Такая классификация показывает высокую изменчивость тиса ягодного.

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 вариация *T. baccata var. caucasica Form.*, подтверждена З. И. Гумбатовым [4, 6].

В Северной Европе распространение тиса ограничено за пределами Великобритании, Ирландии и южной Скандинавии низкими температурами и заболачиванием, а на юге – засухой и высокими температурами [7–9].

Высота произрастания над уровнем моря увеличивается с севера на юг. Это связано с потребностью во влаге. По этой же причине в районе Средиземноморья произрастание тиса обычно ограничено возвышенностями на северных склонах [7, 10, 11].

На карте представлена частота встречаемости *T. baccata* в полевых наблюдениях по данным национальной инвентаризации лесов. Хорология естественного пространственного ареала *T. baccata* получена на основании исследований (рис.1) [7, 8].

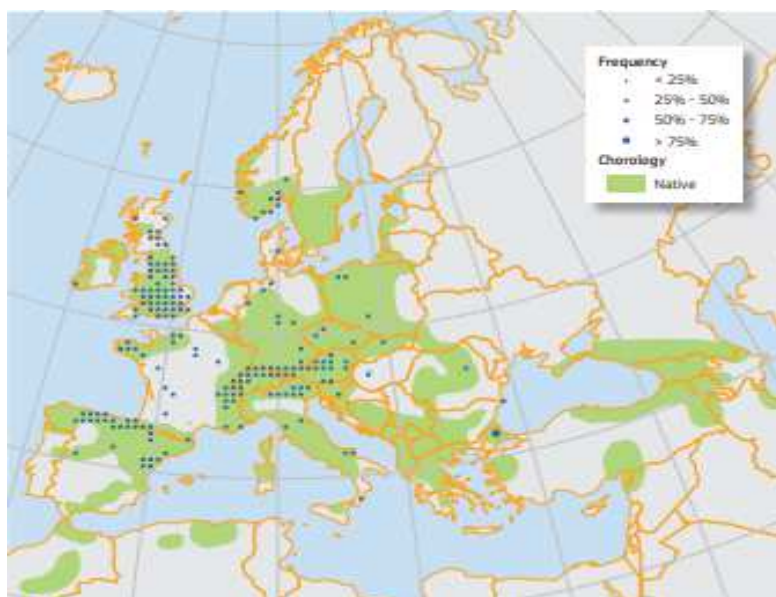


Рис. 1. Карта распределения ареала и упрощенная хорологическая карта *T. baccata* [7, 8].

В защищённых местах без особых повреждений переносит морозы до минус 20–25 °С. Морозостойкость отдельных форм тиса достигает минус 30 °С, но этого недостаточно, чтобы успешно выращивать его, в высокоствольной форме, в Средней полосе и на Северо-Западе России.

На территории постсоветского пространства изредка встречается в советской части Карпат, где встречается в горах до 1600 м, в горных лесах Крыма, Северного Кавказа и Закавказья [2, 12, 13].

В настоящее время в пределах России тис ягодный встречается преимущественно на Кавказе. Произрастает тис в Краснодарском и Ставропольском краях, в Крыму, Республиках Адыгея, Карачаево-Черкесская, Кабардино-Балкарская, Северная Осетия-Алания, Ингушетия, Чеченская и Дагестан; небольшой фрагмент ареала находится на территории Калининградской области. Западный предел распространения вида на Большом Кавказе – район Анапы и Новороссийска, а на востоке он спорадически встречается почти до побережья Каспийского моря [2].

Довольно тис обычен в лесах Колхиды, встречается в Восточном Закавказье по южным склонам Главного Кавказского хребта и в других местах. Лучшая в мире тисовая роща площадью около 700 га находится в Восточной Грузии по ущелью Бацара в верховьях р. Алазани. Преобладают деревья в возрасте 400–600 лет и старше. Высота их 25–30 м, а отдельных деревьев – до 32,5 м и диаметр до 100–160 см. Роща эта считалась священной [1, 2].

Известна также тисовая роща около Хосты с деревьями тысячелетнего возраста. Тысячелетняя роща тиса существует около Кутаиси. Известна роща тиса в Тальше, Северной Армении и других местах. В горы заходит до 1500–1600 м [12].

С целью охраны Тис ягодный был внесен в Красные книги СССР (1978, 1984), РСФСР (1988). Вид включен в Красные книги республик Адыгея (2000), Дагестан (1998), Крым (2015), Кабардино-Балкарская (2000), Северная Осетия-Алания (1999), Краснодарского (1994, 2007) и Ставропольского (2002) краев. Рекомендован к охране в Республике Карачаево-Черкесская (1988). Охраняется в Кавказском (в том числе в Сочинском участке), Тебердинском и Северо-Осетинском заповедниках. В Крыму охраняется в Крымском и Ялтинском горно-лесном природных заповедниках [2, 13].

Особенности распространения тиса ягодного на Кавказе

Общая площадь, занимаемая Тисом на Кавказе по данным 1985 года, составляла 1500 га [14]. В настоящее время чистые тисовые рощи встречаются редко, сохранились они в Грузии и Азербайджане (в Тальшских горах). В основном же тис растёт под пологом широколиственных лесов (бука, граба) или вместе с другими деревьями и кустарниками – кленом, каштаном, сосной кизилом, алычой, можжевельником, мушмулой.

Редко *T. baccata* входит в состав третьего яруса (12 %). В 17 ценопопуляциях (20 %) он входит в состав первого яруса, а в очень редких случаях – преобладает. Такие леса с господством *T. baccata* – тисняки – на российской территории Кавказа расположены только в бассейне р. Хоста. Здесь тисняки занимают в общей сложности около 30 га, что составляет около шестой части рощи [14].

В смешанных тисовых рощах преобладают 400–600 летние деревья, нижние ветви которых и ствол покрыты эпифитными мхами и оплетены плющом. Такие деревья растут в первом ярусе, молодые тисы имеют кустообразную форму и образуют подлесок. Чаще всего *T. baccata* входит в состав второго яруса древостоя (в 68 % случаев).

В пределах РФ западный предел его распространения на Кавказе – район Анапы и Новороссийска, а на востоке он спорадически встречается почти до побережья Каспийского моря [2, 14, 15].

По всему ареалу произрастает отдельными деревьями или небольшими группами, реже более значительными массивами, самый крупный из них – Хостинская тисосамшитовая роща (238 га, из них 46 га – с преобладанием тиса) в Краснодарском крае [16].

В Кавказском биосферном заповеднике известно три значительных массива (район «Большой Поляны», по склонам к р. Цице; близ р. Местык; в 3–4 км выше устья р. Местык).

В Кабардино-Балкарии тис растет в бассейнах рек Гунделен, Чегем, Шалушка, Нальчик, Черек Безенгийский, Черек Балкарский [2, 3].

В Северной Осетии ареал тиса менее 100 га. 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 отличаются от насаждений с участием тиса в других категориях лесов [3, 16, 17].

В Чечне и Ингушетии – в верховьях р. Нетхой, юго-западнее с. Марджой-Берем, в Ачхой-Мартановском лесхозе (220 га).

В Дагестане тис ягодный растет в предгорных лесах Касумкентского, Табасаранского, Кайтагского, Дахадаевского, Сергокалимского, Буйнакского, Новолакского и Казбековского районов [2, 17].

В прошлом *T. baccata* был широко распространен по Западному Кавказу, в последствии, благодаря массовым вырубкам произошло сильное сокращение его ареала. Характерной особенностью его произрастания в регионе теперь является спорадичность его размещения.

Многими авторами, ранее занимавшимися изучением *T. baccata* на Кавказе, такими, как П. Д. Лазук, И. А. Ругузов, А. А. Колаковский, М. В. Придня, А. Б. Базаев, отмечено отсутствие возобновления *T. baccata* под собственным пологом [18–23].

В ходе исследований популяций *T. baccata* в тисо-самшитовой роще Кавказского заповедника (кластерный участок площадью 301 га, бассейн р. Хоста), профессор П.Д. Лазук сделал предположение, что самосев под пологом тисового леса погибает от недостатка света и влияния особой лесорастительной среды, создаваемой тисовым насаждением (лесная подстилка, кислотность почвы, влияние обильного отпада хвои). Его эксперименты по искусственному разведению *T. baccata* в тисняках показали гибель саженцев в течение трех лет [19].

Резчиковой О. Н. проведен мониторинг произрастания тиса на территории Западного Кавказа в период с 2007 по 2017 года. Обследованию подверглись предгорные и горные районы центральной части Западного Кавказа [14, 24].

Данные рисунка показывают, что возобновление *T. baccata* чаще встречается в более разреженных древостоях с менее плотным травянистым ярусом. Анализ

показал, что в целом среди найденного возобновления доля жизнеспособного составляет 78 % (рис. 2) [14, 24].

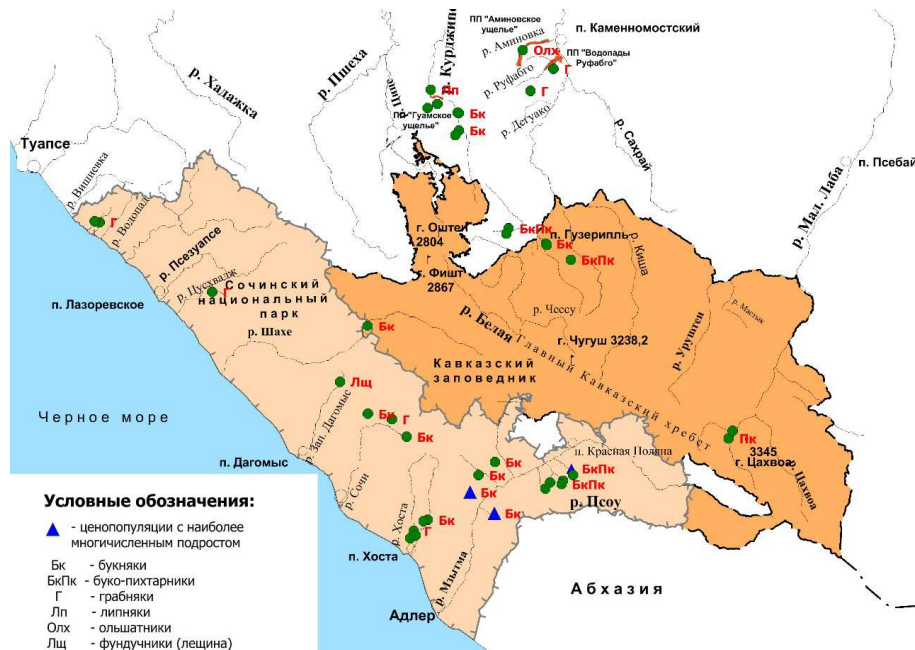


Рис. 2. Тематическая карта распределения возобновляющихся ценопопуляций *T. baccata* по территории с учетом типа леса, условий мест произрастания и численности возобновления [14, 24].

В результате анализа соотношения в ценопопуляциях между собой, возобновления разной категории крупности и деревьев разного размера, авторами были получены три группы популяций: с преобладанием крупных растений; с преобладанием мелких растений и с максимумами в мелкой и крупной частях [14].

Общее количество мест произрастания *T. baccata* в центральной части Западного Кавказа в настоящее время сравнительно небольшое. Сами ценопопуляции немногочисленные и небольшие по площади. Как результат прошлых массовых вырубок, они распространены по территории эпизодически. Причем наиболее часто они теперь встречаются на труднодоступных крутых и очень крутых склонах на охраняемых территориях, в пределах которых он растет в самых разнообразных условиях. Можно лишь выделить наиболее типичные: среднегорные букняки, пихтарники, буко-пихтарники и грабняки с колхидским подлеском, чаще на северо-восточных и юго-восточных склонах, во влажных и свежих типах условий места произрастания [14, 24].

Особенности распространения тиса ягодного в Крыму

Исследования распространения тиса ягодного в Крыму, приведенные разными авторами в периоды с 1925 по 1975 года, показали следующие местонахождения тиса.

В нижнем поясе северного склона главного Крымского хребта или в предгорной части Крыма, в дубовых лесах, близ Качи и вершины Мангуп-Кале [25, 26].

В верхнем поясе северного склона в буковом лесу тис встречается от Сююр-Кая и Коккоз до восточного склона Чатырдага, вдоль русла реки Бойка в большом районе близ с. Коккоз (Соколиное), а также на спуске с Ай-Васильевской яйлы к д. Стиля и к д. Биюк-Узенбеш; на спуске с горы Черной; Ущелина вправо от Сары-су; около Козьмо-Демьяновского монастыря; между Козьмо-Демьяновском и Алуштой [27, 28].

В лесах южного склона главного Крымского хребта тис был описан С. С. Станковым в горах над Симеизом; в верхней части подъема на Ай-Петри со стороны Кореиза и со стороны Алупки. Вульфом Е. В. тис описан близ Пендикуля; в верхней части подъема на яйлу из Ялты по Штенгеевской тропе; над Ялтой; по дороге на Учан-Су; в верхней части подъема на Ново-Гурзуфской дороге в буковом лесу «Талма» над Дегерменкоем; на спуске с Табарин-Яйлы в ущелье Авунды; у водопада Джур-Джур, близ деревни Улу-Узень [28–33].

На вершинном плато главного хребта тис был найден на Байдарской яйле; на яйле над Узунджи; на Ай-Петринской яйле, у самой вершины; на Бабуган яйле; на среднем плато Чатыр-дага; в буковом лесу на северо-востоке Демереджи-яйлы, на горе Демерджи и на Караби яйла, в воронке близ Обсерватории [34–36].

То, что в Крыму тис был в прошлом более распространен, чем в настоящее время подтверждают старые, единичные деревья тиса, на недоступных местах яйлы, которые носят, несомненно, реликтовый характер. Е. В. Вульф и другие литературные источники указывают на произрастания тиса там, где в настоящее время его нет [35, 36].

В своей работе Т. Д. Водопьянова и Г. Д. Гришанкова на основании посещения мест произрастания тиса в Крыму намечают экологический ряд ассоциаций и делают вывод о том, что приуроченность тиса к тенистым широколиственным лесам обусловлена не столько сильным затенением, сколько создаваемой ими повышенной влажностью. Позже с увеличением сухости климата он сохраняется только в укрытиях [37].

Проведение И. А. Ругузовым обследования мест произрастания *T. baccata* в Крыму показало, что на открытых местах в изолированных группах тиса преобладают мужские организмы, а в условиях затенения женские [38–42].

Согласно современным данным, по ориентировочным подсчетам в Крыму имеется около 18000 экземпляров средневозрастных и старых экземпляров тиса. Тис ягодный распространен на большей части главной гряды Крымских гор от западных склонов Ай-Петринской яйлы на западе от Караби яйлы на востоке. В долинах рек Качи и Бельбек ареал тиса отодвигается к северу в предгорную зону (Качикален, Мануп-Кале, Большое садовое). Растет тис в верхней части южного (700–1200 м н.у.м.) и на северном (500–1200 м н.у.м.) макросклоне Главной и Второй гряды. На южных склонах главной гряды линия произрастания тиса

опускается до высоты 500–600 м н.у.м. (например, у водопада Джур-Джур и в районе г. Ялты), на северных склонах она снижается до 200 м н.у.м. Многочисленные популяции в районе Большого Каньона Крыма (400 экз.), г. Тырке (с. Генеральское) (800 экз.). Старые деревья имеют возраст более 1000 лет и диаметр до 1,5 м (ур. Уч-Кош).

Обычно тис ягодный встречается во втором ярусе смешанных лесов отдельными экземплярами или небольшими группами. Приурочены к тенистым лесам на бурых эвтрофных почвах на карбонатах, в ущельях, на скалах, крутых склонах, в условиях специфического микроклимата (высокой влажности воздуха, затенения). Растет в скально-дубовых и буковых лесах (рис. 3) [13].

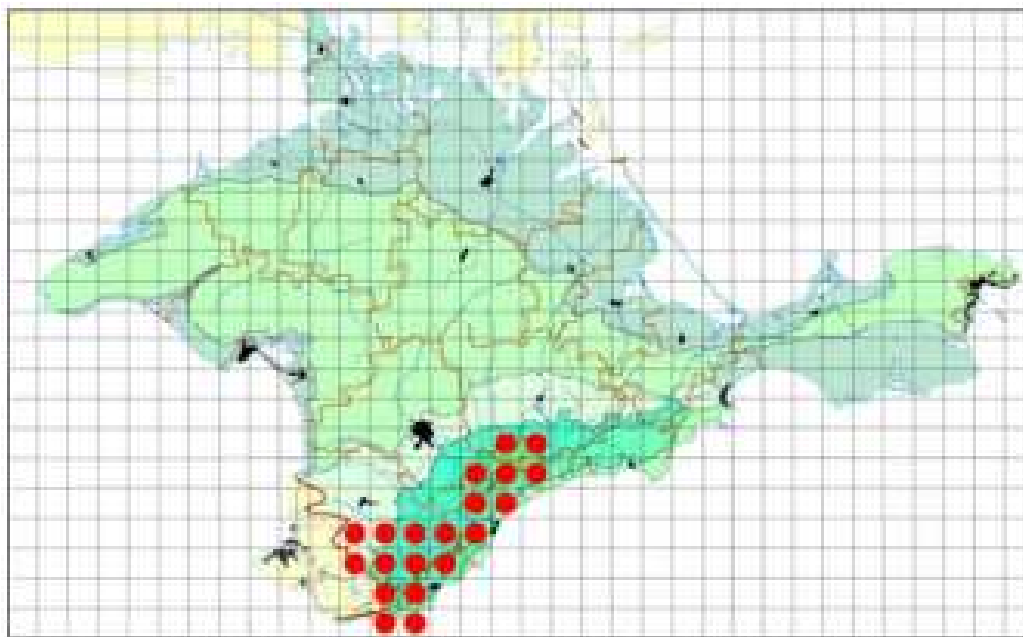


Рис. 3. Карта ареала *T. baccata* в Республике Крым [13].

В Крыму встречаются тисовые рощи. Самая большая из них – в Бельбекской долине, урочище Ешиль-Богаз, в окрестностях сел Малое Садовое и Куйбышево, Бахчисарайского района (более 2000 деревьев).

Кроме перечисленных мест тис отмечен в лесах Крымского заповедника, где деревья тиса встречаются в меньших количествах и преимущественно единичными экземплярами.

Влияние условий произрастания тиса ягодного на его морфологические и биоэкологические особенности

Тис ягодный, или европейский (*T. baccata* L.) – вечнозеленое двудомное многоствольное дерево высотой до 20 м, в отдельных случаях до 28 м, с густой, иногда многовершинной яйцевидно-цилиндрической кроной. За счет его

долговечности стволы могут достигать 1,5 м в диаметре. Встречаются экземпляры кустообразной формы, высотой до 3-х метров. Ствол обильно покрыт спящими почками, которые могут давать начало боковым побегам. Кора на молодых побегах гладкая, красноватая или розовато-серая, позже отделяется пластинками. Древесина тиса, с буро-красным ядром и белой узкой заболонью, плотная, твердая, тяжелая, стойкая против гниения. Смоляных ходов нет. Народные названия тиса даны по описанию коры: красное дерево, негниючка, тес, тисина, негной-дерево. Листья на побегах, направленных вверх, расположены спирально, на горизонтальных – двурядные, почти гребенчатые, линейные, иногда слегка серповидно согнутые, 20–35 мм длиной и 2–2,5 мм шириной. Сверху лист имеет выдающуюся продольную жилку, снизу – две сероватые устьичные полосы. Почki голые, сидят на коротких черешках в пазухах листьев. Семена, покрытые ярко-красной, реже желтой, мясистой кровелькой (ариллусом) [14, 43, 44].

Тис теневынослив, ветроустойчив, требует достаточного увлажнения почвы, но сырых почв избегает. Растет очень медленно во всем лесном поясе, преимущественно до 1200 м, в тенистых лесах, на скалистых склонах в ущельях рек, хорошо растёт на свежих подзолистых суглинистых, подстилаемых известняками, и даже на глубоких бурых почвах. На сухих, заболоченных и сильно подзолистых почвах растет очень медленно, образуя кустообразные формы. Переносит хорошо задымление и загазованность. Морозостойкость отдельных форм тиса достигает минус 20–30 °С, но этого недостаточно, чтобы успешно выращивать его, в высокоствольной форме, например, в Средней полосе и на Северо-Западе России. В молодом возрасте тис страдает от заморозков воздействия прямых солнечных лучей [45–48].

Хвоя тиса темно-зеленая сверху, более светлая снизу, одиночная, длиной 16–25 мм, шириной 2–2,5 мм, блестящая, расположена двурядно, с коротким на конце типиком. Держится на ветвях до 6–8 лет. Мужские колоски из 6–8 тычинок с желтыми пыльниками. Семяпочки на коротких черешках сидят в пазухах листьев. Хвоя, кора, древесина ядовиты. Присемянник и ядро семени съедобны, охотно склевываются и распространяются птицами [2, 14, 44–47].

Разнообразие современных природных условий, в которых произрастает тис ягодный, нашло отражение в структуре хвои. С ухудшением условий произрастания наблюдается увеличение толщины хвои и палисадности, уменьшение высоты клеток верхней и нижней эпидермы [14, 46, 49].

В связи с исследованиями засухоустойчивости тиса ягодного и некоторых его форм Г. В. Куликовым и И. А. Ругузовым проведено изучение изменения общего состояния воды и прочности ее удержания структурными элементами хвои. Хвоя обладает устойчивостью к высоким температурам. В наиболее засушливый период года общим для всех форм тиса является снижение содержания воды в хвое к концу этого периода и увеличение водоудерживающей способности хвои. Мощный восковой покров является показателем затрудненного водоснабжения тканей надземных органов. Синтез воска ослабляет эффект воздействия неблагоприятных климатических факторов и сокращает амплитуду обмена веществ. Полная гибель хвои наступает при температуре 69–70 °С [38].

Степень развития гистологических элементов хвои тиса изменяется в зависимости от места произрастания, от местоположения в кроне дерева и от условий освещенности.

Изменение лесорастительных условий вызывает глубокие изменения в строении хвои, что обуславливает образование двух основных и резко различных экологических типов: мезоморфного и ксероморфного [39–41].

Хвоя мужских растений более ксероморфна, чем женских, она более толстая, имеет развитую кутикулу и эпидерму. У деревьев с увеличением высоты над уровнем моря хвоя менее ксероморфна [39, 43].

На хвое тиса ягодного, обитающего в разных экологических условиях, можно наблюдать различную степень отложения воска. 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 [2, 49–54].

Покровная ткань стеблей молодых побегов тиса представлена эпидермой. Эпидерма функционирует в течение 3–4 лет, пока перидерма не образует сплошного чехла. Расположенная под эпидермой паренхима листовых подушек сложена крупными тонкостенными клетками. Первичная кора сложена многогранными или овальными изодиаметрическими клетками с межклетниками. Клетки периферической части первичной коры содержат много хлоропластов [49, 50].

Перидерма у тиса формируется на протяжении нескольких лет, начиная со второго года. 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 [17, 44, 47].

Тис прекрасно переносит стрижку, крона долго сохраняет приданную ей форму, легко образует новые побеги из спящих почек, до глубокой старости сохраняет высокую побегообразующую способность. Корни тиса ягодного имеют два периода большого роста (весенний и осенний) и два периода малого роста (летний и зимний). 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. На корнях сильно развита микориза.

Цветет тис в апреле-мае. Распространяются семена птицами, поедающими темно-красный присеменник. Полнозернистость семян до 90 %. Всхожесть сохраняют до 4 лет.

Плодоносить тис начинает на открытых местах с 30–35 лет, в насаждениях – с 70 лет и позже. Цветет и плодоносит почти ежегодно.

Всходы с двумя семядолями. При осеннем посеве свежесобранных семян всходы появляются весной. Для весеннего посева семена следует стратифицировать.

Посев нестратифицированными семенами задерживает появление всходов на 2–3 года [14, 15, 52–57].

Размножается тис преимущественно семенами, дает поросль от пня и эту способность сохраняет до глубокой старости. Садовые формы размножают черенками, реже – отводками или прививкой [4, 58, 59].

Ягоды у тиса с красной мясистой кожурой (единственная нетоксичная часть дерева) вокруг темного центрального семени. Появляются после опыления ветром. Распространение семян происходит за счет птиц, которые питаются этими ягодами. Тис также способен к вегетативному размножению.

Адаптивные морфолого-анатомические особенности тиса ягодного на Кавказе

Произрастание тиса напрямую связано с адаптивными морфолого-анатомическими особенностями этого вида. Приведем примеры изучения анатомического строения, для анализа особенностей признаков в связи с условиями произрастания тиса ягодного в Дагестане, предгорных и горных районах центральной части Западного Кавказа, описанные разными авторами в период с 2006 по 2021 года.

Деревья *T. baccata*, с которых взяты однолетние и пятилетние листья для изучения, произрастают в буковом лесу на участке «Терменлик» (977 м н.у.м.) северного макросклона Гимринского хребта Предгорного Дагестана. Почвы здесь лесные бурые, в среднем за год выпадает 600–800 мм осадков, минимальная температура холодного периода минус 27–30 °С, средняя летняя температура 20–21 °С.

Листья *T. baccata* имеют развитую кутикулу, толщина которой на верхней и нижней эпидерме практически одинаковая. Высота клеток нижней эпидермы на поперечном срезе несколько больше высоты клеток верхней эпидермы. Палисадная ткань двурядная, общая мощность которой составляет около 100 мкм. Губчатая ткань пяти-, реже четырех- и шестирядная. Клетки губчатой ассимиляционной паренхимы крупнее клеток палисадной ткани, слегка удлиненные. Проводящий пучок окружен трансфузионной тканью, отделенной от мезофилла одним слоем клеток паренхимной обкладки. Структурные элементы флоэмы плохо различимы, а ксилема образована большим числом радиальных рядов трахеид. По бокам с двух сторон к флоэме примыкают альбуминовые клетки (три слоя) [11, 17].

При изучении анатомического строения хвои А. Б. Базаевым было выявлено, что отношение площади сечения проводящей системы к общей площади поперечного сечения хвои может служить важным показателем чувствительности тиса ягодного к влажности воздуха и почвенному увлажнению в зависимости от высоты н.у.м. [15, 45, 55].

У деревьев с увеличением высоты над уровнем моря хвоя менее ксероморфна. Данный вывод подтверждается также тем, что парциальные объемы кутикулы и эпидермы аналогичным образом возрастают с увеличением высоты над уровнем моря. Устьица располагаются только на нижней поверхности хвои по обе стороны жилки полосками. В анатомическом строении листьев *T. baccata* выявлены значительные изменения показателей, что связано с их старением и сокращением

продолжительности жизни хвоинок от 10 возможных до 5 лет. Наиболее изменчивыми оказались показатели губчатой паренхимы, которая чувствительна к изменениям факторов внешней среды и особенно водоснабжения и освещенности листа. На пятом году жизни хвои ее размеры увеличиваются, при одновременном изменении показателей изодиаметричности клеток, что приводит и к усилению доли ее участия в процессах ассимиляции. На пятом году жизни увеличиваются и общие показатели поперечного среза хвои и ее проводящего пучка [58].

Авторами было выдвинуто предположение о том, что места произрастания тиса ягодного в Дагестане находятся на границе его ареала и не являются для него оптимальными [15, 17, 58].

Участки с прохладным летом и более высокой относительной влажностью воздуха (расположение во влажных северных долинах) обеспечивают более благоприятные условия для роста морфологических признаков хвои тиса по сравнению с участками с более высоким среднегодовым количеством осадков в лесах.

Почки круглые, голые, тупые, со светло-коричневыми чешуями, сидят в пазухах листьев. Терминальные почки на побегах второго порядка ветвления за вегетационный период формируют до четырёх ярусов кроющих чешуи, под ними находятся листовые бугорки. Апикальная меристема имеет характерную зональность гистологической структуры. 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.

Данные исследований А. Б. Базаева тиса ягодного в Северной Осетии позволяют говорить о том, что даже в урожайные годы не все деревья репродуктивного возраста способны нести семена [15].

Вегетационный период для тиса ягодного продолжается 8 месяцев, с апреля по октябрь. Период «цветения» начинается во второй половине марта, реже в апреле и продолжается до мая. Выделение спор стробилами или, так называемое, «пыление» происходит с марта по май. Пыление мегаспорангиев начинается раньше, а заканчивается позже, чем аналогичная фаза микроспорангиев, что является приспособлением для гарантированного оплодотворения.

Тис ягодный чувствителен к сильным мартовским морозам, часто наступающим после длительных оттепелей. В результате возврата морозов и обильных снегопадов сильно страдают молодые побеги. Таким же отрицательным фактором являются сильные засухи во второй половине лета, они снижают текущий прирост и посевные качества семян. Плод – ложная мясистая ярко-красная ягода, почти шаровидная. Семя слегка сплюснутое с 2–4 ребрышками, с очень твердой мелкооточечной оболочкой. Мясистое кольцо (присемянник) вокруг семени ярко-малиновое, сочное, сладкое на вкус [50].

Мезофит, сциофит, кальцефил. Устойчив к грибным заболеваниям, однако опасным паразитом является губка серно-желтая на корнях развивается эндотрофная микориза.

Популяционно-морфологические аспекты сохранения тиса ягодного в Крыму

Ствол тиса, произрастающего в Крыму, ребристый, сбежистый, с густой, иногда многовершинной кроной и тонкой красновато-коричневой корой. Окраска древесины может изменяться под действием воды: красный цвет становится пунцово-фиолетовым, а от долгого пребывания в воде – почти черным. Типовая форма и многочисленные культивары тиса ягодного относительно легко размножаются черенкованием. Однако необходимо учитывать, что в предгорном и степном Крыму тис ягодный выращивается за пределами естественного ареала в иных почвенно-климатических условиях и фактически является интродуцентом. Как оказалось, тис ягодный в городских насаждениях Симферополя, несмотря на ежегодную закладку репродуктивных органов, образует семена не каждый год [61].

Микростробилы одиночные мелкие (0,5–0,7 см), состоят их нескольких щитковидных спорофиллов, расположены в пазухах вегетативных листьях, в шаровидных стробилах, окруженных черепитчато расположенными чешуйками. Мегастробилы одиночные, с одним, редко двумя семязачатками, состоят из нескольких семяпочек, окруженных черепитчато расположенными овальными чешуйками, из которых формируется сочный красный присемянник (ариллус), имеющий зеленый цвет в начале [60–64].

У *T. baccata* микростробилы и семяпочки формируются в пазухах листьев на побегах текущего прироста в акропетальной последовательности. Первые признаки формирования генеративных почек обнаруживаются после окончания роста боковых побегов в конце мая – середине июня. Во второй половине июля они имеют полностью сформированные почечные покровы. К концу августа у формирующихся микростробиллов бывают заложены все микроспорофиллы, а у женских деревьев начинает формироваться интегумент семяпочек [61].

В зачаточных микростробилах к концу сентября завершается закладка микроспорангиев и идет развитие археспориальной ткани. Обособление материнских клеток микроспор в наиболее развитых микростробилах наблюдается в середине декабря. Переходу семяпочек в рецептивное состояние предшествует удлинение их микропилярного канала, выступающего на высоту 0,6–1,0 мм над почечными покровами мегастробила. Этот этап развития семяпочки длится около двух недель до готовности семяпочек воспринимать пыльцу.

Рассеивание пыльцы наступает после предварительного растяжения (роста) оси микростробила и расхождения микроспорофиллов микростробила. Этот этап («распускание микростробиллов») может длиться до 10–12 дней. В связи с резким падением ночных температур до минус 3–5 °С у большинства деревьев растягивающиеся гидратированные клетки осей микростробиллов оказывались поврежденными. Как показал анализ содержимого микроспорангиев у пораженных микростробиллов, несмотря на наличие нормально развитой пыльцы, они утратили способность к раскрытию. Микростробилы, заложенные ближе к верхушке побегов, при потеплении нормально пылили. Массовое поражение распускающихся микростробиллов низкими ночными температурами привело к отсутствию семян у абсолютного большинства деревьев тиса ягодного в предгорной зоне Крыма.

Нормально опыленные семяпочки в середине мая могут быть легко идентифицированы как развивающиеся семена. Неопыленные женские стробилы к началу мая отмирают и осыпаются. У большинства деревьев тиса ягодного все семена полностью созревают в первой декаде сентября, что легко определяется по окраске ариллуса [61].

Вышеприведенные данные свидетельствуют, что у тиса ягодного в предгорной зоне Крыма одной из уязвимых фаз годового цикла репродуктивного развития является «распускание микростробилов», что связано с поражением гидратированных клеток их оси отрицательными температурами. Наличие деревьев поздно пылящей фенологической формы открывает возможность создания в предгорной зоне Крыма надежной семенной базы, путем создания насаждений с включение мужских деревьев, отличающихся по ритму развития микростробилов [2, 13, 61].

Тис очень устойчив по отношению к микозам и поражениям насекомыми, хотя в определенных условиях может от них страдать.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Тис ягодный теневынослив, ветроустойчив, требует достаточного увлажнения почвы, но сырых почв избегает. Задымление и загазованность переносит хорошо, поэтому устойчив в городской среде. В молодом возрасте тис страдает от заморозков и прямого влияния солнечных лучей.

Прекрасно переносит стрижку, крона долго сохраняет приданную ей форму, легко образует новые побеги из спящих почек, до глубокой старости сохраняет высокую побегообразующую способность. Корни тиса имеют два периода большого роста (весенний и осенний) и два периода малого роста (летний и зимний). При отсутствии необходимой влажности почвы (выше 12–13 %) осенний большой рост корней иногда не проявляется. На корнях сильно развита микориза.

Внимание многих ученых привлекает процесс возобновления популяций тиса ягодного. Вид характеризуется в целом слабым семенным возобновлением. Это объясняется биоэкологическими особенностями *T. baccata*: длительностью онтогенеза; длительностью периода покоя семян, их слабой летучестью и, как следствие, зависимостью от распространителей; двудомностью растений; затруднительностью опыления, осложненной разобщенностью и рассеянностью многих деревьев тиса, а также несовпадением фенофаз цветения мужских и женских особей в связи с их произрастанием на разной высоте; необходимостью в рассеянном освещении в первые годы жизни растения и др. В то же время у *T. baccata* есть сильный защитный механизм – высокая порослевая способность, возможность образовывать стволы на месте поврежденных верхушек и экологическая пластичность вида [14].

Произрастание тиса ягодного на территории Российской Федерации, в частности на Кавказе и в Крыму, зависит от абиотических факторов, влияющих на морфологические и биоэкологические особенности этого вида.

Еще одним фактором, приводящим к уменьшению площади лесов с участием тиса в их составе, связано с нарушением условий воспроизводства тиса, и в первую очередь семенного возобновления.

На Кавказе тис ягодный чувствителен к сильным мартовским морозам, часто наступающим после длительных оттепелей. Таким же отрицательным фактором являются сильные засухи во второй половине лета, они снижают текущий прирост и посевные качества семян.

В анатомическом строении листьев *T. baccata* выявлены значительные изменения показателей, что связано с их старением и сокращением продолжительности жизни хвоинок от 10 возможных до 5 лет. Выдвинуто предположение о том, что места произрастания тиса ягодного в Дагестане находятся на границе его ареала и не являются для него оптимальными.

В Крыму в период репродуктивного развития тиса уязвимыми фазами годичного цикла является распускание микростробилов, что связано с поражением гидратированных клеток отрицательными ночными температурами до минус 3–5 °С, как следствие существенно снижает количественные показатели опыления женских стробил [61].

Хищническое истребление, хозяйственное освоение в местах обитания, рубки лесов, нарушение условий произрастания, строительство газо- и трубопроводов, лесомелиоративные работы, рекреация; обилие консументов, подчиненное положение в фитоцентрах также являются лимитирующими факторами распространения тиса.

В последние десятилетия приняты меры по охране тиса ягодного, занесением этого вида в Красную книгу РФ и Красные книги республик РФ, списки ООПТ на территории России, что позволило частично решить вышеизложенные проблемы. Однако старовозрастных деревьев сохранилось очень мало.

Проведение инвентаризации всех местонахождений тиса (массивов и отдельных деревьев), полное запрещение рубок и выпаса скота в лесах с участием вида, включение в состав заповедников сопредельных участков, на которых он произрастает, организация ООПТ для охраны крупных изолированных массивов тиса позволит сохранить существующий ареал распространения этого уникального вида. Дальнейшие исследования позволят проследить развитие ситуации с естественным возобновлением развитием тиса ягодного в Крыму.

Список литературы

1. Красная книга РСФСР Растения. – М.: Росагропромиздат, 1988. – С. 464–465.
2. Красная Книга Российской Федерации / ред. Л. В. Бардунов, В. С. Новиков. – М.: Министерство природных ресурсов и экологии РФ и Росприроднадзор, 2008. – С. 565–566.
3. Арбузов Б. В. Тис ягодный в Северо-Осетинском заповеднике и на сопредельной территории / Б. В. Арбузов, В. Д. Казьмин // Охрана и изучение редких видов растений в заповедниках. – 1992. – С. 92–101.
4. Фирсов Г. А. Хвойные в Санкт-Петербурге / Г. А. Фирсов, Л. В. Орлова. – Изд-во: Фитон XXI, 2019. – С. 429–441.

5. Деревья и кустарники СССР: дикорастущие, культивируемые и перспективные для интродукции в 6 т. Т.1: Голосеменные / ред. С. Я. Соколов, Б. К. Шишкин. – М.: Изд-во АН СССР – 1949. – 464 с.
6. 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, АН СССР. Гл. ботан. сад М.З – 1989. – 19 с.
7. Jalas, J. Atlas Florae Europaeae. Distribution of Vascular Plants in Europe. 2. Gymnospermae (Pinaceae to Ephedraceae). / Jalas, J. & Suominen, J. The Committee for Mapping the Flora of Europe & Societas Biologica Fennica Vanamo, Helsinki.– 1973.– 40 pp.
8. Meusel H., Jäger E., eds., Vergleichende Chorologie der Zentraleuropäischen Flora - Band I, II, III (Gustav Fischer Verlag, Jena, 1998). – 1998.
9. Farjon A. An Atlas of the World's Conifers: An Analysis of their Distribution, Biogeography, Diversity and Conservation Status. Brill. / Farjon A., Filer D. – 2013. – P. 141–170.
10. *Taxus baccata* in Europe: distribution, habitat, usage and threats / Benham S. E., Houston Durrant T, Caudullo G., D. de Rigo // European Atlas of Forest Tree Species. – 2016. – 183 p.
11. Красная книга СССР: редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. – Т. 2 М. – 1984. – С. 378–382.
12. Natural regeneration and gender-specific spatial pattern of *Taxus baccata* in an old-growth population in Foresta Umbra (Italy) / Federico Vessella, Antonello Salis, Mattia Scirè, Gianluca Piovesan, Bartolomeo Schirone. – 2015. – Vol. 73. – P. 75–90.
13. Красная книга Республики Крым. Растения, водоросли и грибы / Отв. ред. д.б.н., проф. А. В. Ена и к.б.н. А. В. Фатерыга. – Симферополь: ООО «ИТ «АРИАЛ», 2015. – 67 с.
14. Резчикова О. Н. Распространение и состояние ценопопуляций *Taxus baccata* L. на Западном Кавказе : автореф. дис. на соиск. учен. степ. канд. биол. наук, ФГАОУ ВО «Южный федеральный университет» / Резчикова О. Н. – 2018. – 254 с.
15. Базаев А. Б. Тис ягодный в горных лесах Осетии: особенности строения и возобновительный потенциал : автореф. дис. на соиск. учен. степ. канд. биол. наук, СПбГЛА им. С.М. Кирова, Санкт-Петербург / Базаев А. Б. – 2006. – С. 44–48.
16. Мониторинг тиса в Хостинской тисо-самшитовой рощи по данным с беспилотных летательных аппаратов / Н. А. Алексеенко, А. Р. Бибин, Е. А. Грабенко, А. А. Медведев // Устойчивое развитие особо охраняемых природных территорий: материалы III Всерос. науч.-практ. конф, 30 ноября –2 декабря 2016 г., Сочи. Т. 3. Сочи: ГБУ КК «Природный орнитологический парк в Имеретинской низменности»: Дониздат, 2016. –С. 38–44.
17. Анатомическое строение вегетативных органов некоторых редких древесных видов Дагестана / З. М. Асадулаев, З. Р. Рамазанова, Г. А. Садыкова [и др.] // Ботанический вестник Северного Кавказа. – 2021. – № 2. – С. 9-12.
18. Колаковский А. А. Флора Абхазии. Т. 1. / А. А. Колаковский. – М. – 1980. – 210 с.
19. Лазук П. Д. Тис и его восстановление на Северо-Западном Кавказе / П. Д. Лазук // Труды КГЗ. – Краснодар. – 1967. – Вып. 9. – С. 285–301.
20. Ругузов И. А. Распространение тиса в Кабардино-Балкарии / И. А. Ругузов // Природа Кабардино-Балкарии и ее охрана. – 1966.– С.136–142.
21. Придня М. В. Фитоценоотические позиции и структура Хостинской популяции тиса ягодного в Кавказском биосферном заповеднике / М. В. Придня // Экология. – 1984. – № 1. – С. 3–8.
22. Тис ягодный в центральной части Северного Кавказа / В. В. Слепых, Т. Г. Шидер, И. И. Котляров, М. В. Придня // Электронный журнал «Исследовано в России». – 2004. – С. 1250–1260.
23. Pridnya M. V. Phytocenotic status and structure of Khosta population of *Taxus baccata* in the Caucasian Biosphere Reserve / M. V. Pridnya // Ecology. – М.: Nauka, 1984. – No 1. – P. 3–8.
24. Резчикова О. Н. Характер возобновления *Taxus baccata* на Западном Кавказе / О. Н. Резчикова // «Вестник АГУ». – 2017. – Вып. 3 (206). – С. 88–94.
25. Буш Н. А. Обзор работ по флоре и растительности Крыма, Кавказа и Закавказья с 1920 по 1929 гг. / Н. А. Буш // Журнал Русского ботанического об-ва. – Л., 1930. – С. 335–364.
26. Буш К.К. Применение системного анализа в лесоведении / К. К. Буш, И. К. Иевинь // Лесоведение. – № 1. – 1975. – С. 15–19.
27. Вульф Е. В. Растительность восточных яйл Крыма / Е. В. Вульф. – Москва, 1925. – 166 с.

28. Вульф Е. В. Материалы по фитофенологии Южного берега Крыма / Е. В. Вульф // Записки Никитского ботанического сада. – 1925. – С. 47–62.
29. Вульф Е. В. Флора Крыма / Е. В. Вульф. – Л.: Изд-во Никитского ботанического сада, 1927. – Т. 1, Вып. 1. – 54 с.
30. Вульф Е. В. Флора Крыма / Е. В. Вульф. – Л.: Изд-во Никитского ботанического сада, 1929. – Т. 1, Вып. 2. – 77 с.
31. Вульф Е. В. Флора Крыма / Е. В. Вульф. – Л.: Изд-во Никитского ботанического сада, 1930. – Т. 1, Вып. 3. – 126 с.
32. Станков С. С. Растительность Южного берега Крыма / С. С. Станков // Крым. – № 2. – 1926.
33. Станков С. С. Основные черты в распределении растительности Южного берега Крыма / С. С. Станков // Ботан. журн. СССР, 1933. – Т. 18, Вып. 1–2. – С. 66–94.
34. Вульф Е. В. Флора Крыма / Е. В. Вульф. – М., Л.: Огиз-Сельхозгиз, 1947. – Т. 2, Вып. 1. – 330 с.
35. Вульф Е. В. Флора Крыма / Вульф Е. В. – М.: Сельхозгиз, 1951. – Т. 1, Вып. 4. – 155 с.
36. Цырщина Т. С. Тис в Крыму / Т. С. Цырщина // Труды Никитского ботанического сада. – 1948. – Т. 25, Вып. 1–2.
37. Водопьянова Т. Д. Новые данные о тисе в Крыму / Т. Д. Водопьянова, Г. Е. Грижанков // Ботанический журнал. – 1967. – Т. 52 – С. 967–970.
38. Ругузов И. А. К вопросу воспроизводства тиса в лесах / И. А. Ругузов // Природа Кабардино-Балкарии и её охрана. – 1972. – С. 81–83.
39. Ругузов И. А. К изучению ксерофитности тиса ягодного / И. А. Ругузов, Г. В. Куликов // Природа Кабардино-Балкарии и её охрана. – 1972. – Вып. 3. – С. 72–80.
40. Ругузов И. А. Изменчивость анатомических показателей листа тиса ягодного в зависимости от условий местообитания / И. А. Ругузов, Г. В. Куликов // Экология. – 1973. – С. 90–94.
41. Ругузов И. А. Формирование мужского гаметофита у некоторых представителей сосновых, кипарисовых и тисовых / И. А. Ругузов, Л. У. Склонная // Цитолого-эмбриологическое исследование высших растений. – 1992. – Т. 113. – С. 62–73.
42. Ругузов И. А. Формирование женского гаметофита у некоторых представителей сосновых, кипарисовых и тисовых / И. А. Ругузов, Л. У. Склонная // Цитолого-эмбриологическое исследование высших растений. – 1992. – Т. 113. – С. 80–87.
43. Morphological traits variation of needle in males and females yew (*Taxus baccata* L.) in the Hyrcanian forests of Iran / A. Hematzadeh, O. Esmailzadeh, S. Gh. Jalali [et al.] // Iranian Journal of Forest and Poplar Research. – 2021. – Vol. 28. – No 4. – P. 423–435
44. Красилов З. А. О классификации устьичных аппаратов / З. А. Красилов // Палеонтол. журнал. – 1968. – № 1. – С. 102–109.
45. Крайнюк Е. С. Лекарственные растения Крыма / Е. С. Крайнюк. – Симферополь: Бизнес-Информ, 2018. – С. 312–314.
46. Кулиев В. Ш. Тис ягодный / В. Ш. Кулиев, З. И. Гумбатов // Природа. – 1985. – № 3. – С. 96–97.
47. Денисов С. А. Лесоведение. Естественное возобновление леса / С. А. Денисов, В. М. Егоров. – Йошкар-Ола: МарГТУ, 2004. – 67 с.
48. Дерюгина Т. В. Особенности морфологического строения некоторых видов рода тис (*Taxus* L.) / Т. В. Дерюгина, Н. Д. Нестерович // Доклад АН БССР, 1981. – Т. 25, № 7. – С. 652–655.
49. Еремин В. М. Сравнительная анатомия коры сосновых // автореф. дис. на соиск. учен. степ. докт. биол. наук / Еремин В. М. – Кишинев, 1984. – 47 с.
50. 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.
51. Гумбатов З. И. Материалы о фитоценологической структуре тисовых насаждений в лесах Закавказья / З. И. Гумбатов, В. Ш. Кулиев // Изв. АН Аз.ССР, сер. Биол. – 1985. – № 4. – С. 129–133.
52. Семагина Р. Н. Состояние естественного возобновления тиса ягодного в причерноморских лесах кавказского заповедника / Р. Н. Семагина // Бюл. московского общества испытателей природы, отд. биолог. – 1983. – Т. 88, Вып. 4. – С. 146–149.
53. 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. Сер. Биол. науки. – 1999. – Вып. 3. – С. 19–23.

54. Ворошилова Г. И. Морфолого-анатомическое строение листа и древесины тиса *Taxus cuspidata* Sied. et Zucc. / Г. И. Ворошилова // В кн. Редкие исчезающие древесные растения юга Дальнего Востока. – Владивосток. – 1978. – С. 129–132.
55. Орлова С. Я. Строение вегетативных органов тиса ягодного, анатомическое изменение листьев разного возраста и распределение в них фенольных соединений / С. Я. Орлова // Известия АН Азерб. ССР. Серия биол. науки. – 1978. – № 6. – С. 14–19.
56. Куприянова Л. А. Морфология пыльцевых зерен *Taxus baccata* (Taxaceae) / Л. А. Куприянова, З. И. Гумбатов // Бот. журн.– 1988. – Т. 73, № 5. – С. 661–665.
57. 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. Part B. – 1965. – Vol. 31. – P. 114–122.
58. Yew berry in dendrocenoses of North Ossetia / A. B. Bazaev, A. V. Gryazkin, Kh. M. Khetagurov [et al.] // Research Journal of Pharmaceutical, Biological and Chemical Sciences. March-April. – 2019. – Vol. 10 (2). – P. 926–937.
59. Hejnovicz A. Anatomia, embriologia i kariologia *Taxus baccata* L. / Hejnovicz A. – Polska All. Inst. dendrologii. Warszawa-Poznan, 1975. – 177 p.
60. Mitchell J. G. The history and vegetation dynamics of a yew wood (*Taxus baccata* L.) in S.W. Ireland / J. G. Mitchell // New Phytologist. – 1990. – Vol. 115. – P. 573–577.
61. Захаренко Г. С. Фенологические особенности развития репродуктивных органов и завязываемость семян у тиса ягодного в предгорной зоне Крыма / Г. С. Захаренко, И. Р. Зильберварг // Экология и география растений и растительных сообществ: материалы IV международной научной конференции (Екатеринбург, 16–19 апреля 2018 г.). – Екатеринбург: Изд-во Уральского университета, Гуманитарный институт, 2018. – С. 309–311.
62. Растения Крыма: коварные друзья / Под общ. ред. В. Н. Ежова. – Ялта: НБС, 2010. – С. 181–182.
63. Garbarino M. Sex-related spatial segregation along environmental gradients in the dioecious conifer, *Taxus baccata* / M. Garbarino, J. Weisberg Peter, L. Bagnara, C. Urbinati // Forest Ecology and Management. – 2015. – Vol. 358. – P. 122–129.
64. Pilger R. Kritische ubersicht iiber die neuere. Literatur betreffend die Pamilie der Taxaceae / R. Pilger // Botanische Jalirbucher. Leipzig, Band. – 1916. – Vol. 54. – 43 p.

NATURAL RANGE AND INFLUENCE OF *TAXUS BACCATA* GROWING CONDITIONS ON ITS MORPHOLOGICAL AND BIOECOLOGICAL FEATURES

Mytsyk D. D.¹, Omelchenko S. O.^{2,3}, Koba V. P.¹

¹*Nikita Botanical Garden - National Scientific Center Yalta, Republic of Crimea, Russia*

²*V. I. Vernadsky Crimean Federal University Simferopol, Republic of Crimea, Russia*

³*Crimean Republican Institute of Postgraduate Pedagogical Education Simferopol, Republic of Crimea, Russia*

E-mail: danmycyk@mail.ru

Based on the literature data, the natural range of berry yew is analyzed. The growth of yew on the territory of the Russian Federation, particularly in the Caucasus and Crimea, depends on abiotic factors affecting morphological and bioecological features of yew. The species is characterized by generally weak seed regeneration. This is explained by bioecological peculiarities of *Taxus baccata*: duration of ontogenesis; long dormancy period of seeds, their low volatility and, as a consequence, dependence on propagules; dicotyledonous plants; difficulty of pollination, complicated by disunity and dispersion of

many yew trees, as well as inconsistency of phenophases of flowering of males and females due to their growing at different heights.

In the Caucasus, berry yew is sensitive to strong frosts in March, often occurring after long thaws. Severe droughts in the second half of summer are also a negative factor; they reduce the current growth and sowing qualities of seeds.

Significant changes in the anatomical structure of *T. baccata* leaves were revealed, which is associated with their aging and reduction in the life span of needles from 10 to 5 years. It is suggested that the places of growing of yew berry in Dagestan are on the border of its area and are not optimal for it.

In Crimea, during the reproductive development of yew, the vulnerable phases of the annual cycle are the budding of microstrobules, which is associated with the damage of hydrated cells by negative night temperatures up to minus 3–5 °C, as a consequence, significantly reduces the quantitative pollination of female strobili.

In addition, anthropogenic impact, including economic development in the habitats, logging, disturbance of growing conditions are also limiting factors in the spread of yew.

Keywords: berry yew, natural range, morphological and bioecological features, Crimea, Caucasus.

References

1. Krasnaya kniga RSFSR Rasteniya., 464–465 (Moskva, Rosagropromizdat, 1988).
2. Bardunov, L. V. Novikov V. S. Krasnaya Kniga Rossijskoj Federacii M.: *Ministerstvo prirodnih resursov i ekologii RF i Rosprirodnadzor* 565, (2008).
3. Arbuzov B. V. Tis yagodnyj v Severo-Osetinskom zapovednike i na sopredel'noj territorii / B. V. Arbuzov, V. D. Kaz'min, *Ohrana i izuchenie redkih vidov rastenij v zapovednikah* 92. (1992).
4. Firsov G. A. Orlova L.V. Hvojnye v Sankt-Peterburge, 429 (Izd-vo: Fiton XXI, 2019).
5. Sokolov S. YA., SHishkin B. K. Derev'ya i kustarniki SSSR: dikorastushchie, kul'tiviruemye i perspektivnye dlya introdukcii v 6, 1, 464, *Golosemnyye* (M.: Izd-vo AN SSSR, 1949).
6. Gumbatov Z. I. Ekologicheskij i morfologo-anatomicheskij analiz tisa yagodnogo (*Taxus baccata* L.) v Zakavkaz'e i voprosy ego ohrany, *avtoref. dis. na soisk. uchen. step. kand. biol. nauk*, AN SSSR. Gl. botan. sad M.3 (1989), 19 p.
7. Jalas, J. & Suominen, J. Atlas Florae Europaeae. Distribution of Vascular Plants in Europe. 2. Gymnospermae (Pinaceae to Ephedraceae). *The Committee for Mapping the Flora of Europe & Societas Biologica Fennica Vanamo*, Helsinki (1973), 40 p.
8. Meusel H., Jäger E., eds., Vergleichende Chorologie der Zentraleuropäischen Flora, Band I, II, III (Gustav Fischer Verlag, Jena, 1998).
9. Farjon A., Filer D., An Atlas of the World's Conifers: An Analysis of their Distribution, Biogeography, *Diversity and Conservation Status*. Brill, 141, (2013).
10. Benham S. E., Houston Durrant T, Caudullo G., D. de Rigo *Taxus baccata* in Europe: *distribution, habitat, usage and threats*, European Atlas of Forest Tree Species 183, (2016).
11. Krasnaya kniga SSSR: redkie i nahodyashchiesya pod ugrozoy ischeznoveniya vidy zhivotnyh i rastenij., 2, 378, (Moskva, 1984).
12. Federico Vessella, Antonello Salis, Mattia Scirè, Gianluca Piovesan, Bartolomeo Schirone Natural regeneration and gender-specific spatial pattern of *Taxus baccata* in an old-growth population in Foresta Umbra Vol. 73, 75, (Italy, 2015).
13. Krasnaya kniga Respubliki Krym. Rasteniya, vodorosli i griby, Otv. red. d.b.n., prof. A. V. Ena i k.b.n. A. V. Fateryga, 67, (Simferopol': OOO «IT «ARIAL», 2015).
14. Rezhikova O. N. Rasprostranenie i sostoyanie cenopulyacij *Taxus baccata* L. na Zapadnom Kavkaze, *avtoref. dis. na soisk. uchen. step. kand. biol. nauk*, FGAOU VO «YUzhnyj federal'nyj universitet» 254, (2018).

15. Bazaev A. B. Tis yagodnyj v gornyh lesah Osetii: osobennosti stroeniya i vozobnovitel'nyj potencial, *avtoref. dis. na soisk. uchen. step. kand. biol. nauk*, SPbGLA im. S.M. Kirova, Sankt-Peterburg 44, (2006).
16. Alekseenko N. A., Bibin A. R., Grabenko E. A., Medvedev A. A. Monitoring tisa v Hostinskoj tiso-samshitovoj roshchi po dannym s bespilotnyh letatel'nyh apparatov. *Ustojchivoe razvitie osobo ohranyaemyh prirodnyh territorij: materialy III Vseros. nauch.-prakt. konf, 30 noyabrya–2 dekabrya 2016 g.*, Sochi. 3. Sochi: GBU KK «Prirodnyj ornitologicheskij park v Imeretinskoj nizmennosti» Donizdat, 38, (2016).
17. Asadulaev Z. M., Ramazanova Z. R., Sadykova G. A. [i dr.] Anatomicheskoe stroenie vegetativnyh organov nekotoryh redkih drevesnyh vidov Dagestana, *Botanicheskij vestnik Severnogo Kavkaza*, 2, 9, (2021).
18. Kolakovskij A. A. Flora Abhazii. 1. 210, (Moskva, 1980.)
19. Lazuk P. D. Tis i ego vosstanovlenie na Severo-Zapadnom Kavkaze, *Trudy KGZ*, 9, 285, (Krasnodar, 1967).
20. Ruguzov I. A. Rasprostranenie tisa v Kabardino-Balkarii, *Priroda Kabardino-Balkarii i ee ohrana* 136, (1966).
21. Pridnya M. V. Fitocenoticheskie pozicii i struktura Hostinskoj populyacii tisa yagodnogo v Kavkazskom biosfernom zapovednike, *Ekologiya* № 1, 3, (1984).
22. Slepnyh V. V., SHider T. G., Kotlyarov I. I., Pridnya M. V. Tis yagodnyj v central'noj chasti Severnogo Kavkaza, *Elektronnyj zhurnal «Issledovano v Rossii»*, 1250, (2004).
23. Pridnya M. V. Phytocenotic status and structure of Khosta population of *Taxus baccata* in the Caucasian Biosphere Reserve, *Ecology*, 1, 3, (M.: Nauka, 1984).
24. Rezhikova O. N. Harakter vozobnovleniya *Taxus baccata* na Zapadnom Kavkaze. «*Vestnik AGU*». 3 (206) 88, (2017).
25. Bush H. A. Obzor rabot po flore i rastitel'nosti Kryma, Kavkaza i Zakavkaz'ya s 1920 po 1929 gg., *ZHurnal Russkogo botanicheskogo ob-va*, 335, (1930).
26. Bush K.K. Ievin' I. K. Primenenie sistemnogo analiza v lesovedenii, *Lesovedenie*, 1, 15, (1975).
27. Vul'f E. V. Rastitel'nost' vostochnykh yajl Kryma, 166, (Moskva, 1925).
28. Vul'f E. V. Materialy po fitofenologii YUzhnogo berega Kryma, *Zapiski Nikitskogo botanicheskogo sada*, 47, (1925).
29. Vul'f E. V. Flora Kryma 1, 1, 54, (L.: Izd-vo Nikitskogo botanicheskogo sada, 1927).
30. Vul'f E. V. Flora Kryma, 1, 2, 77, (L.: Izd-vo Nikitskogo botanicheskogo sada, 1929).
31. Vul'f E. V. Flora Kryma 1, 3, 126, (L.: Izd-vo Nikitskogo botanicheskogo sada, 1930).
32. Stankov S. S. Rastitel'nost' YUzhnogo berega Kryma, Krym., 2 (1926).
33. Stankov S. S. Osnovnye cherty v raspredelenii rastitel'nosti YUzhnogo berega Kryma, *Botan. zhurn. SSSR*, T. 18, Vyp. 1, 66, (1933).
34. Vul'f E. V. Flora Kryma 2, 1, 330, (M., L.: Ogiz-Sel'hozgiz, 1947).
35. Vul'f E. V. Flora Kryma, 1, 4, 155, (M.: Sel'hozgiz, 1951).
36. Cyrcina T. S. Tis v Krymu, *Trudy Nikitskogo botanicheskogo sada*, 25, 1, (1948).
37. Vodop'yanova T. D., Grizhankov G. E. Novye dannye o tise v Krymu, *Botanicheskij zhurnal*, 52, 967, (1967).
38. Ruguzov I. A. K voprosu vosproizvodstva tisa v leash, *Priroda Kabardino-Balkarii i eyo ohrana*, 81, (1972).
39. Ruguzov I. A., Kulikov G. V. K izucheniyu kserofitnosti tisa yagodnogo, *Priroda Kabardino-Balkarii i eyo ohrana*, 3, 80, (1972).
40. Ruguzov I. A., Sklonnaya L. U., Kulikov G. V. Izmenchivost' anatomicheskikh pokazatelej lista tisa yagodnogo v zavisimosti ot uslovij mestoobitaniya, *Ekologiya*, 90, (1973).
41. Ruguzov I. A. Formirovanie muzhskogo gametofita u nekotoryh predstavitelej sosnovykh, kiparisovykh i tisovykh, *Citologo-embriologicheskoe issledovanie vysshih rastenij*, 113, 62, (1992).
42. Ruguzov I. A., Sklonnaya L. U. Formirovanie zhenskogo gametofita u nekotoryh predstavitelej sosnovykh, kiparisovykh i tisovykh, *Citologo-embriologicheskoe issledovanie vysshih rastenij*, 113, 80, (1992).
43. Hematzadeh A., Esmailzadeh O., Gh. Jalali S. [et al.] Morphological traits variation of needle in males and females yew (*Taxus baccata* L.) in the Hyrcanian forests of Iran, *Iranian Journal of Forest and Poplar Research*. 28, 4, 423, (2021).

44. Krasilov Z. A. O klassifikacii ust'ichnyh apparatov, *Paleontol. zhurnal.* 1, 102, (1968).
45. Krajnyuk E. S. Lekarstvennye rasteniya Kryma, 312, (Simferopol': Biznes-Inform, 2018).
46. Kuliev V. SH., Gumbatov Z. I. Tis yagodnyj, *Priroda*, 3, 96, (1985).
47. Denisov S. A., Egorov V. M., Lesovedenie. Estestvennoe vozobnovlenie lesa, 67, (Joshkar-Ola: MarGTU, 2004).
48. Deryugina T. V., Nesterovich N. D. Osobennosti morfologicheskogo stroeniya nekotoryh vidov roda tis (Taxus L.), 25, 7, 652, *Doklad AN BSSR*, (1981).
49. Eremin V. M. Sravnitel'naya anatomiya kory sosnovykh, *avtoref. dis. na soisk. uchen. step. dokt. biol. nauk*, 47, (Kishinev, 1984).
50. Bazaev A. B., Gryaz'kin A. V., Hetagurov H. M. Svoystva drevesiny tisa yagodnogo, *Izvestiya Gorskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*, 53, 2, 171, (2016).
51. Gumbatov Z. I., Kuliev V. SH. Materialy o fitocenologicheskoy strukture tisovyh nasazhdenij v lesah Zakavkaz'ya. *Izv.* 4, 129, *AN Az.SSR, ser. Biol.* (1985).
52. Semagina R. N. Sostoyanie estestvennogo vozobnovleniya tisa yagodnogo v prichernomorskih lesah kavkazskogo zapovednika, *Byul. moskovskogo obshchestva ispytatelej prirody, otd. Biology*, 88, 4, 146, (1983).
53. SHkhagapsoev S. H., Geriev D. K., Starikova N. V. Ekologicheskie osobennosti i novye mestonahozhdeniya tisa yagodnogo v Kabardino-Balkarii, *Vesti Kabardino-Balkarskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser. Biol. Nauki*, 3, 19, (1999).
54. Voroshilova G. I. Morfologo-anatomicheskoe stroenie lista i drevesiny tisa *Taxus cuspidata* Sied. et Zucc. *V kn. Redkie ischezayushchie drevesnye rasteniya yuga Dal'nego Vostoka*, 129, (Vladivostok, 1978).
55. Orlova S. YA. Stroenie vegetativnyh organov tisa yagodnogo, anatomicheskoe izmenenie list'ev raznogo vozrasta i raspredelenie v nih fenol'nyh soedinenij, *Izvestiya AN Azerb. SSR. Seriya biol. Nauki*, 6, 14, (1978).
56. Kupriyanova L. A., Gumbatov Z. I. Morfologiya pyl'cevyh zeren *Taxus baccata* (Taxaceae), *Bot. zhurn.* 73, 5, 661, (1988).
57. Rao A. R., Malaviya M. On the distribution, structure and ontogeny of sclereides in *Taxus baccata* L., *Proc. National Inst. Sci. India. Part B.* 31, 114, (1965).
58. Bazaev A. B., Gryaz'kin A. V., Khetagurov Kh. M. [et al.] Yew berry in dendrocenoses of North Ossetia, *Research Journal of Pharmaceutical, Biological and Chemical Sciences. March-April*, 10 (2), 926, (2019).
59. Hejnovicz A. Anatomia, embriologia i kariologia *Taxus baccata* L., *Polsca All. Inst. Dendrologii*, 177, (Warszawa-Poznan, 1975).
60. Mitchell J. G. The history and vegetation dynamics of a yew wood (*Taxus baccata* L.) in S.W. Ireland, *New Phytologist*, 115, 573, (1990).
61. Zaharenko G. S., Zil'bervarg I. R. Fenologicheskie osobennosti razvitiya reproduktivnyh organov i zavyazyvaemost' semyan u tisa yagodnogo v predgornoj zone Kryma, *Ekologiya i geografiya rastenij i rastitel'nyh soobshchestv: materialy IV mezhdunarodnoj nauchnoj konferencii* (Ekaterinburg, 16–19 aprelya 2018 g.), 309, *Izd-vo Ural'skogo universiteta, Gumanitarnyj institute*, (Ekaterinburg, 2018).
62. Ezhov V. N. Rasteniya Kryma: kovarnye druž'ya, 181, (YAlta: NBS, 2010).
63. Garbarino M. Weisberg Peter, Bagnara L., Urbinati C. Sex-related spatial segregation along environmental gradients in the dioecious conifer, *Taxus baccata*, *Forest Ecology and Management*, 358, 122, (2015).
64. Pilger R. Kritische ubersicht iiber die neuere. Literatur betreffend die Familie der Taxaceae, *Botanische Jalirbucher, Band.* 54, 43, (Leipzig, 1916).