

Роль высотного фактора в структуре изменчивости морфологических признаков семенной продуктивности в природных популяциях астрагала щельного (*Astragalus fissuralis* Alexeenko)

А.Д. Хабибов, к.б.н., Р.М. Османов, мл.н.с.,
ФГБУН Горный ботанический сад ДНЦ РАН

Как известно, легкоуязвимые эндемичные, редкие и исчезающие виды растений часто характеризуются узкой специализацией и приспособленностью к строго определённым условиям существования и, как следствие, прерывистым распространением даже в пределах основного ареала [1]. Эти виды обладают пониженными адаптационными возможностями, поскольку не в состоянии приспособляться к меняющимся условиям среды, не выдерживают конкуренции со стороны других видов и в результате исчезают первыми. В то же время в силу крайней экологической специализации они легкоранимы и поэтому требуют к себе особого внимания [2], и поэтому сосредоточены главным образом в местах, где ограничено как число видов, так и проективное покрытие растительности. Причиной сравнительно слабого адаптивного резерва при интродукции и ограниченного ареала, на наш взгляд, является сравнительно узкая норма реакции, определяемая генотипом.

Исследование проведено с целью оценить роль высотного фактора в структуре изменчивости вось-

ми размерных, числовых, весовых и индексных признаков семенной продуктивности краснокнижного кустарничка Российской Федерации и Республики Дагестан – астрагала щельного (*Astragalus fissuralis* Alexeenko) в природных популяциях среднего горного пояса Внутреннегорного Дагестана [3, 4]. Астрагал щельный – узколокальный эндемик ксерофитного Дагестана является мелким кустарничком с тонкими, подземными ветвистыми стволиками-стеблями длиной 810 см. Всё растение прижато, серебристо опушённое, листья мелкие обратнойцевидные, тупые (рис. 1).

Длина венчика 20–22 см, он жёлтый или пурпуровый. Боб продолговато линейный, немного сжатый, бело-пушистый, с острым носиком, с жёлтыми продолговато-яйцевидными семенами до 12 шт., его длина – 15–20 мм, ширина – 3–4 мм. Имеет дагестанский географический тип. По литературным источникам [5], в природе астрагал щельный цветёт и плодоносит в июне – июле. Однако в условиях Цудахарской экспериментальной базы (1100 м высоты над ур. м.) Горного ботанического сада ДНЦ РАН начало цветения нами отмечено значительно раньше, в третьей декаде апреля.

Из 10 эндемиков бобовых и 4 видов астрагала (*Astragalus fissuralis*, *A. charadze* Grossh., *A. daghes-*



Рис. 1 – Цветение *Astragalus fissuralis* в природных условиях



Рис. 2 – Особенности типичного местопроизрастания *Astragalus fissuralis*

tanicus Grossh. и *A. salatavicus* Bunge) изучаемый вид является единственным вегетативно подвижным кустарничком и точно оправдывает своё название. Произрастает в трещинах известняковых скал и среди камней в среднем горном поясе на высоте 1000–1800 м над ур. м. (рис. 2). Кальцефил. Ксерофит. Бобы опушённые [6, 7].

Известно, что семенная продуктивность цветкового растения зависит как от целого комплекса внутренних и внешних факторов (погодные условия конкретный сезон, особенно во время цветения и созревания семян, агроклиматические условия года, происхождение, репродукция, возраст растений), так и от онтогенетических процессов: количества генеративных побегов (стволовиков) на особи, боковых ветвей (стеблей) на генеративном побеге, соцветий на боковых ветвях, цветков (плодов) в соцветии и семян в плоде.

Некоторые предварительные результаты структуры изменчивости определённых элементов семенной продуктивности этого эндемика Дагестана и России нами были сообщены ранее [8, 9].

Материал и методы исследования. В пределах среднего горного пояса в 2014 г. в фазе завершения стадии семеношения (после завершения вегетационного цикла) с трёх природных популяций был проведён сбор плодов и семян *A. fissuralis*. Основные характеристики районов исследования приведены в таблице 1.

В среднем у 10 целых, максимально развитых и непоражённых плодов (бобов) каждой выборки учитывали восемь следующих показателей: размерные (мм) – длина (а), ширина (b), толщина (с) плода; весовые (мг) – масса (d) плода, масса (d₁) семян с боба и числовые (шт.) – число (n) семян в плоде. Кроме того, дополнительно были вычислены масса семени (d₁/n), створок (d–d₁), эффективность репродуктивного усилия (d₁/d), показывающая конкретную долю массы семян в сухом весе плодов, выделяемую на репродукцию. Работа выполнена на популяционном уровне и для каждого учтённого признака в результате биометрической обработки данных по общепринятым методикам были получены характеристики суммарной статистики с последующим использованием общепринятых методов корреляционного, дисперсионного и регрессионного анализов [10, 11]. Компоненты дисперсии определяли по Н.А. Плохинскому [12]. При проведении части расчётов использовали ПСП Statgraf version 3.0 (Shareware), систему анализа данных Statistica 5.5.

Результаты исследования. При сравнительном анализе средних показателей признаков семенной продуктивности объединённой выборки (Σn = 30) данного эндемичного кустарничка наблюдался высокий (47,8%) размах относительной изменчивости, и значения коэффициента вариации колебались в пределах от 12,5 до 60,3% (табл. 2). При этом даже

1. Районы исследования и характеристика *A. fissuralis* в среднем горном поясе Внутреннегорного Дагестана

Индекс выборки	Район			Высота над ур. м., м
	естественно-исторический	географический	административный (населённые пункты)	
As4	внутреннегорный	Гунибское плато	Верхний Гуниб, за тоннелем, Гунибский р-н	1750
As1	внутреннегорный	отроги Богосского хребта	окр. с. Алак, Ботлихский р-н	1580
As6	внутреннегорный	гора Чакулабек	окр. с. Цудахар, Левашинский р-н	1100

размерные (мм) признаки плода резко различались по показателям вариабельности.

Так, коэффициент вариации длины (а) плода в 2 и более раза превосходил таковой ширины (b) и толщины (с), а по средним значениям и размаху, величинам абсолютной и относительной изменчивости превышение было значительным. Однако вариабельность весовых (мг) признаков – массы плода (d), семени (d₁/n), семян с плода (d₁) и эффективности репродуктивного усилия (d₁/d), как и следовало бы ожидать, характеризовалась достаточно высоким уровнем изменчивости. Для числа (n) и массы семян с плода (d₁), согласно шкале С.А. Мамаева [13], был характерен самый высокий (более 55%) уровень вариабельности. Полученные показатели асимметрии (П₁) и эксцесса (П₂) для преобладающего большинства рассматриваемых здесь признаков несущественно отклонялись от нормального распределения по t-критерию Стьюдента и вполне соответствовали закону распределения Гаусса. Исключение составляла масса семени (d₁/n), для которой по своей асимметрии и эксцессу показатели t-критерия существенно отклонялись от нормального распределения. По обоим показателям эмпирического и симметричного распределения (асимметрии и эксцессу) от нормального расположения резко и существенно выделялась масса семян с плода (d₁), вычисленная путём деления массы семян с плода на их число. Для того чтобы можно было говорить о существенности различий полученных показателей асимметрии и эксцесса от табличного при df = ∞ требуется, чтобы величина t-критерия была не меньше 1,960. Следовательно, распределения рассматриваемых здесь всех размерных признаков по своей асимметрии и эксцессу несущественно отклоняются от нормального распределения. Значение отрицательного эксцесса не может быть меньше, чем – 2, и это его значение указывает на то, что данная объединённая выборка состоит из вариантов, относящихся к различным совокупно-

стям. Положительный эксцесс по своей величине теоретически не ограничен. Эксцесс считается незначительным, если Ex < 0,4 [10].

При сравнительном анализе средних величин некоторых элементов семенной продуктивности разновысотных выборок (As₁, As₄ и As₆) выяснилось, что для плодов с высоты 1580 м над ур. м. характерны, хотя и незначительно (рис. 3), высокие средние значения большинства (77,7%) учтённых признаков, за исключением двух относительных показателей – эффективности репродуктивного усилия (d₁/d) и массы семени (d₁/n).

В результате однофакторного (высота над ур. м.) дисперсионного и регрессионного анализов выяснилось, что разновысотные почвенно-климатические условия существенно, на разных уровнях достоверности, влияют на изменчивость преобладающего большинства (62,5%) рассматриваемых здесь признаков семенной продуктивности. Однако больше всего, на 99,9% степени значимости, высотный фактор оказывает воздействие на вариабельность длины (а) и массы (d) плода при незначительном (95,0%) влиянии на изменчивость ширины (b) плода, числа (n) и массы (d₁) семян с плода. На вариабельность остальных трёх признаков разновысотные условия достоверного влияния не оказывают, и оно носит случайный характер. Однако только изменчивость длины (а) плода связана с высотным градиентом (650 м), который берёт на себя 54,9% компоненты дисперсии. Между высотным градиентом и вариабельностью длины (а) плода отмечено существенное значение корреляционной связи (r_{xy} = 0,510), и с увеличением высотного уровня нарастает длина (а) плода.

Выводы. Впервые показана изменчивость восьми размерных, весовых, числовых и индексных признаков семенной продуктивности из трёх естественных разновысотных популяций вегетативно подвижного представителя древесной флоры и краснокнижного кустарничка России и Дагестана *Astragalus fissuralis* Alexeenko в условиях среднего горного

2. Сравнительная характеристика изменчивости показателей признаков семенной продуктивности объединённой выборки *A. fissuralis* (n = 30); (при df = 28 достоверные значения t-критерия Стьюдента; t = 2,048*; 2,763** и 3,674***)

Признак	X±Sx (∑As ₁₆)	Cv, %	Min	Max	Раз- мах	Max/ Min	As		Ex	
							П _А	t (m _A =0,447)	П _Е	t (m _E =0,894)
a	16,1±0,75	25,8	8	26	18	3,25	0,42	0,940	0,18	0,201
b	2,6±0,06	12,5	1,93	3,29	1,36	1,70	-0,15	-0,336	-0,40	-0,447
c	1,9±0,05	13,2	1,54	2,52	0,98	1,64	0,48	1,074	-0,37	-0,414
d	18,3±1,41	42,8	6	38	32	6,33	0,92	2,058*	0,25	0,280
n	2,3±0,23	55,5	1	6	5	6,00	1,18	2,640*	1,30	1,454
d ₁	4,6±0,50	60,3	1,6	14,0	12,4	8,75	1,61	3,602**	3,24	3,826***
d ₁ /d	0,25±0,017	36,9	0,10	0,44	0,34	4,40	0,27	0,604	-0,72	-0,805
d ₁ /n	2,0±0,10	28,0	0,67	4,00	3,33	5,97	1,18	2,640*	5,20	5,817***
d – d ₁	13,7									

Примечание: а – длина, b – ширина, c – толщина и d – масса плода (боба); n – число семян в плоде; d₁ – масса семян с плода; d₁/d – эффективность репродуктивного усилия, d₁/n – масса семени и d – d₁ – створок плода. ∑As₁₆ = As₁ + As₄ + As₆. П_А – показатель асимметрии, П_Е – показатель эксцесса и t-критерий Стьюдента. В скобках указана ошибка показателя асимметрии (m_A) и эксцесса (m_E). *P < 0,05; **P < 0,01; ***P < 0,001

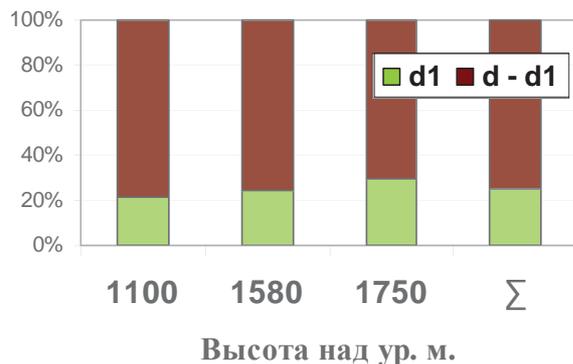


Рис. 3 – Результаты однофакторного (высота над ур. м.) дисперсионного и регрессионного анализа признаков семенной продуктивности *A. Fissuralis*

пояса Внутреннегорного Дагестана. Выявлена и оценена роль высотного градиента. Максимальные средние значения преобладающего большинства (77,7%) рассматриваемых признаков семенной продуктивности отмечены для выборки из окр. села Алак Ботлихского района (1580 м высоты над ур. м.). Для числовых и весовых признаков присутствия, как и следовало бы ожидать, максимальные показатели относительной изменчивости, и они оказались более пластичными, чем размерные. Для размерного признака – длины (а) плода выявлена положительная корреляционная связь с высотным градиентом (650 м) и с увеличением высотного уровня нарастает длина (а) плода. Подобное может быть связано с тем, что в обычных местообитаниях

(трещины и щели скал) этого объекта почвенно-климатические условия сравнительно стабильные и однообразные, чем в открытом грунте.

Литература

1. Горчаковский П.Л., Зуева В.Н. Возрастная структура и динамика малых изолированных популяций уральских эндемичных астрагалов // Экология. 1984. № 3. С. 3–11.
2. Артамонов В.И. Редкие и исчезающие растения. М., 1989. 383 с.
3. Муртазалиев Р.А., Теймуров А.А. Астрагал шельный *Astragalus fissuralis* Alexeenko. Красная книга Республики Дагестан. Махачкала, 2009. 552 с.
4. Красная книга Российской Федерации (растения и грибы) / Министерство природных ресурсов и экологии РФ; Федеральная служба по надзору в сфере природопользования; РАН; Российское ботаническое общество; МГУ им. М.В. Ломоносова / Гл. ред. Ю.П. Трутнев и др.; Сост. Р.В. Камелин и др. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 885 с.
5. Флора СССР. Бобовые (род Астрагал). Т. 12. М.-Л., 1946.
6. Гроссгейм А.А. Флора Кавказа. 2-е изд. Баку: Изд-во Азерб. ФАН СССР. 1939–1950. Т. 1–4.
7. Муртазалиев Р.А. Конспект флоры Дагестана. Махачкала: Издательский дом «Эпоха», 2009. Т. 2. 248 с.
8. Хабибов А.Д., Муратчаева П.М.-С. Предварительные результаты структуры изменчивости некоторых элементов семенной продуктивности эндемика Дагестана *Astragalus fissuralis* Alexeenko // Биологическое разнообразие Кавказа и юга России: матер. XIX Междунар. науч. конф. Махачкала: Типография ИПЭ РД, 2017. С. 349–352.
9. Хабибов А.Д., Маллалиев М.М. Межпопуляционная изменчивость некоторых признаков плодов эндемика Дагестана *Astragalus fissuralis* Alexeenko // Ботаника в современном мире: труды XIV съезда РБО и конференции. Т. I. Махачкала, 2018. С. 311–312.
10. Зайцев Г.Н. Методика биометрических расчётов. М.: Наука, 1983. 256 с.
11. Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1990. 352 с.
12. Плохинский Н.А. Биометрия. М.: Изд-во МГУ, 1970. 364 с.
13. Мамаев С.А. О проблемах и методах внутривидовой систематики древесных растений. Амплитуда изменчивости // Закономерности формообразования и дифференциации вида у древесных растений. Свердловск, 1975. С. 3–38.