

УДК 581.522.4:582.43(470.67)

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРИЗНАКОВ СЕМЕННОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ *ASTRAGALUS FISSURALIS* ALEXEENKO ПРИ ИНТРОДУКЦИИ В УСЛОВИЯХ ДАГЕСТАНА

А.Д. Хабибов, М.А. Магомедов

Горный ботанический сад ДНЦ РАН, Махачкала

Проведена сравнительная оценка изменчивости девяти признаков семенной продуктивности в интродукционной популяции вегетативно-подвижного кустарничка *Astragalus fissuralis* Alexeenko, занесенного в Красные книги РФ и РД, на Гунибской экспериментальной базе Горного ботанического сада ДНЦ РАН (Внутреннегорный Дагестан, Гунибское плато). В условиях контрастных склонов опытного участка (террас) для всех признаков на склонах южной экспозиции выявлены относительно более высокие средние показатели, чем на склоне северной экспозиции. По показателям вариабельности и амплитуды отмечены наиболее устойчивые и пластичные признаки семенной продуктивности. Выделены признаки (масса семян плода и эффективность репродуктивного усилия), показатели асимметрии и эксцесса которых существенно отклоняются от нормального распределения по t-критерию Стьюдента.

Ключевые слова: *Astragalus fissuralis*, эндемик, Дагестан, семенная продуктивность, размерные, весовые, числовые, индексные признаки, выборка, плод, семя, экспозиция склона.

DOI: 10.26456/vtbio76

Среди основных абиотических факторов орографические особенности (рельеф, экспозиция и крутизна склона, перепад высот, высота над ур. м.) играют очень значимую роль. В пределах этой группы экспозиция склона и высота над ур. м. являются комплексными геоморфологическими факторами и имеют сложную структуру и сходные составляющие. При изменении высотного и склонового факторов резко варьируют освещённость, температура, влажность, давление, структура почвы, растительность и т.д. Склоны разной экспозиции определяют пространственную ориентацию, а противоположных (южный и северный) скатов характерны контрастные условия, которые на разных высотных уровнях имеют неодинаковую выраженность. В условиях среднего горного пояса для склонов северной и южной экспозиции, на наш взгляд, характерна максимальная контрастность экосистем. В пределах одной и той же высотной отметки среднего горного пояса на южном склоне

распространены преимущественно ксерофиты, а на северном – мезофиты. На южном склоне наблюдается более высокая температура, и растения раньше трогаются в рост, быстрее проходят стадии онтогенеза и завершают полный вегетационный цикл. Однако с повышением высотного уровня разница между контрастными (противоположными) склонами уменьшается, а в условиях высокогорья (3000 м и выше высоты над ур. м.) почти совсем исчезает. При исследовании редких и эндемичных видов разные авторы используют различные подходы. В рамках функционального подхода Л.Б. Зауголнова с соавторами (Зайцев и др., 1992) выделили три группы видов: 1) ценотически слабые; 2) ценофобные, но экотопически сильные; 3) ценотически сильные. По мнению этих авторов, функциональный подход заслуживает большего внимания особого внимания при сохранении видов ценотически слабых, которые встречаются в районах наиболее интенсивного хозяйственного использования.

Данная работа посвящена оценке изменчивости признаков семенной продуктивности у эндемика Дагестана и Российской Федерации астрагала щельного (*Astragalus fissuralis* Alexeenko) (Красная книга ..., 2008, 2009) при интродукции в условиях среднего горного пояса Дагестана. Некоторые результаты изучения изменчивости этих признаков в зависимости от высотного фактора были описаны нами ранее (Хабибов, Османов, 2018).

Методика. В полярных экспозициях северного и южного склонов террасированных опытных участков Гунибской (Гунибское плато, Внутреннегорный Дагестан, 1750–1760 м высоты над ур. м.) экспериментальной базы Горного ботанического сада ДНЦ РАН после завершения полного вегетационного цикла 21.06.2014 г. был проведён сбор плодов (бобов) двух выборок с одной и той же интродукционной популяции. Местообитания растений, в которых брали выборки, отличались только приуроченностью к склонам разной экспозиции. Для каждого плода из этих выборок в общей сложности учитывали шесть размерных (мм), весовых (мг) и числовых (шт.) показателей: длину (a), ширину (b), толщину (c) и массу (d) боба; число семян в плоде (n) и массу (d₁) семян с боба. Кроме того, дополнительно были определены три признака: 1) эффективность репродуктивного усилия (d₁/d), показывающая конкретную долю массы семян в сухом весе плодов, сопряженную с осуществлением репродукции; 2) масса семени (d₁/n) и 3) масса створок боба (d - d₁). Работа выполнена на популяционном уровне и для каждого учтённого признака в результате биометрической обработки данных по общепринятым методикам были получены суммарные статистические характеристики с последующим использованием корреляционного

анализа (Зайцев, 1983; Зайцев и др., 1992). Кроме того, для средних показателей каждого учтённого признака получены амплитуда (min–max), частное (max/min) и уровни относительной изменчивости, а также эмпирические показатели асимметрии и эксцесса, для которых вычислены величины t-критерия Стьюдента. При проведении части расчётов использовался ПСП Statgraf version 3.0. Shareware, система анализа данных Statistica 5.5.

Результаты и обсуждение. Экологическая валентность, или адаптационный потенциал, определяемые нормой реакции генотипа, у уязвимого редкого вида *A. fissuralis*, как и у других подобных охраняемых растений, ограниченные. В результате узкой специализации этот локальный эндемик ксерофитного Дагестана занимает весьма определённый, обособленный и лимитированный ареал, распространён только в условиях среднего горного пояса (1000–2000 м высоты над ур. м.) в долинах четырёх притоков реки Сулак. Выше отмеченные обстоятельства определяют необходимость особого, осторожного отношения при работе с такими эндемичными видами.

A. fissuralis представляет собой мелкий кустарничек с тонкими, подземными ветвистыми стволиками-стеблями длиной 8–10 см (Гроссгейм, 1952). Всё растение прижато, серебристо-опушённое. Стебли многочисленные, ветвистые. Боб продолговато линейный, немного сжатый, бело-пушистый, с острым носиком, с жёлтыми продолговато-яйцевидными семенами. Представляет дагестанский географический тип. Среди четырёх дагестанских эндемичных видов астрагала *A. fissuralis* является единственным представителем древесной биоморфы, у которого вегетативное размножение (с помощью корневищ) преобладает над семенным возобновлением. Данное растение встречается преимущественно в трещинах и щелях известняковых скал среднего горного пояса, что полностью соответствует его видовому названию (рис. 1А и В). В соцветиях преобладают кисти с двумя – тремя цветками, а также плоды – с таким же числом семян, хотя в природной популяции отмечены и бобы с девятью семенами. Структура генеративного побега, размеры боба и повреждённые плоды представлены на рис. 1С и D. Поражённость плодов фитофагами у растений из выборки с южного склона довольно высокая и достигает 63,3%, хотя в природной популяции она несколько выше – 74,5%. В природных популяциях плоды лежат на раскаленных в дневное время солнцем скалах. На наш взгляд, такие условия благоприятствуют развитию и размножению фитофагов, которые повреждают генеративные органы *A. fissuralis*.

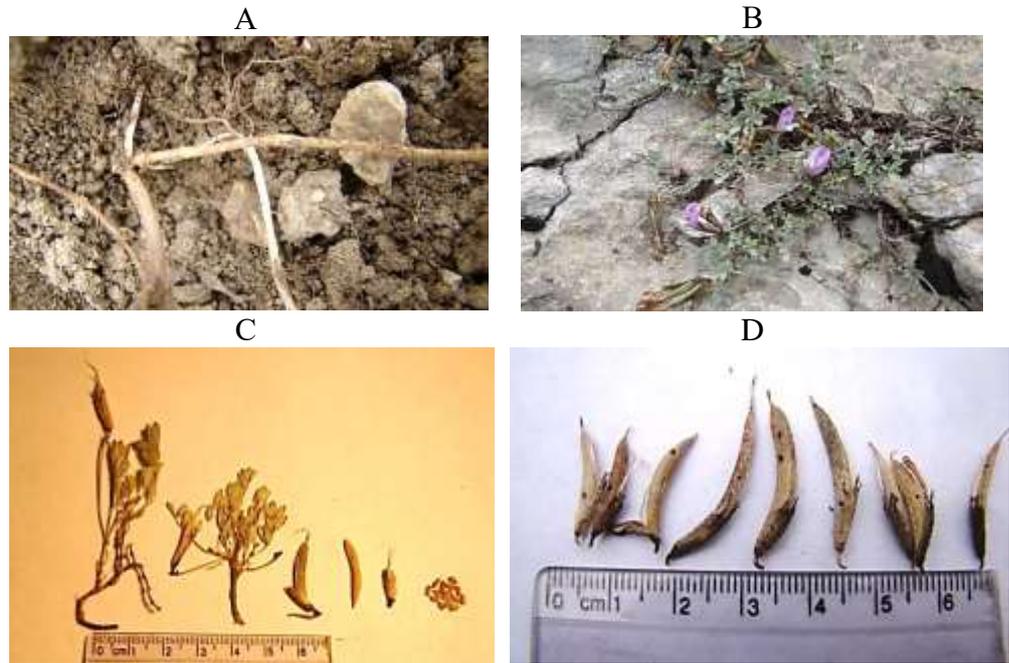


Рис. 1. Вегетативное размножение (А), цветение, плодоношение и особенности типичного местообитания (В). Основные структурные элементы *A. fissuralis* (побеги, плоды и семена) (С) и поражённые фитофагами бобы (D).

При сравнительном анализе структуры изменчивости размерных признаков плода объединённой выборки ($\sum N=17$) выяснилось, что размерные признаки – длина (а) и толщина (с) боба этого узколокального редкого вида имеют достаточно высокие средние показатели относительной изменчивости, чем таковые его ширины (b) (табл. 1). По значениям амплитуды (max-min) и частного (max/min) крайних вариант последний признак уступает двум другим сравниваемым учтённым размерным характеристикам плода. Показатели асимметрии (A_s) и эксцесса (E_x) этих всех трёх линейных признаков несущественно отклоняются от нормального распределения и различия по t-критерию Стьюдента носят случайный характер. Число семян в плоде (n) колеблется незначительно, от 4 до 10 штук, и распределение данного признака по асимметрии и эксцесса также не достоверно отклоняется от равномерного распределения. Что касается вариабельности весовых признаков – массы плода (d) и семян с боба (d_1), то, как утверждает С.А. Мамаев (1975), они характеризуются в 2–3 раза более высоким уровнем изменчивости, чем линейные размеры. У массы плода (d), для которой, хотя среди признаков боба присущи максимальные показатели среднего и размаха (max-min), но, всё же не

существенно отклоняются от нормального, равномерного распределения по своим значениям асимметрии и эксцесса. Однако средняя масса семян с плода (d_1) имеет максимальные значения относительной изменчивости (C_v , %), частного (max/min), эмпирического распределения скошенности и тупо- и островершинности, т. к. здесь рассматриваются показатели вариабельности объединённой выборки, в которой соединены показатели особей, выросших в контрастных условиях. Для средних показателей относительных признаков – эффективность репродуктивного усилия (d_1/d), масса семени (d_1/n) и створок ($d - d_1$) характерны достаточно высокие величины коэффициента вариации и сходные значения частного (max/min). Однако показатели асимметрии и эксцесса этих признаков относительно более-менее сопоставимы и достаточно высоки, и различия их от нормального распределения по t -критерию Стьюдента, или существенны на различных уровнях достоверности, или они носят случайный характер. При этом в объединённой выборке отмечена высокая, солидная доля массы створок плода ($d - d_1$) в сухой массе боба, которая составляет более 70,0%.

Таблица 1
Сравнительная характеристика изменчивости показателей признаков (мм, мг) семенной продуктивности объединённой выборки *A. fissuralis*.
(при $df = \infty$ достоверно различающиеся значения t -критерия Стьюдента = 1,960*; 2,575** и 3,290***)

Признаки	$\bar{X} \pm S_{\bar{X}}$	C_v , %	Min	Max	Max-min	Max/min	As		Ex	
							Π_A	$t (m_A = 0,548)$	Π_E	$t (m_E = 1,044)$
a	21,6±1,19	22,6	9	30	21	3,33	-0,75	1,369	1,55	1,485
b	3,0±0,13	18,8	1,85	3,69	1,84	1,99	-0,59	1,077	-0,63	0,603
c	2,3±0,15	28,0	1,13	3,18	2,05	2,81	-0,15	0,274	-1,27	1,216
d	34,6±4,13	49,2	10	56	46	5,60	-0,16	0,292	-1,66	1,590
n	6,9±0,47	28,1	4	10	6	2,50	0,26	0,474	-1,36	1,303
d_1	10,1±2,17	88,8	2,1	35	32,9	16,67	1,61	2,938**	2,66	2,548*
d_1/d	0,26±0,030	47,5	0,10	0,63	0,53	6,30	1,68	3,066**	3,93	3,764***
d_1/n	1,28±0,202	65,0	0,5	3,5	3,0	7,00	1,40	2,555*	1,98	1,897
$d-d_1$	24,2±2,79	47,5	7,5	44	36,5	5,87	0,01	0,020	-1,26	1,207

Примечание. Здесь и далее. Признаки: a – длина, b – ширина, c – толщина и d – масса боба; n – число семян в плоде; масса: d_1 – семян с плода, d_1/n – семени и ($d-d_1$) – створок плода; d_1/d – эффективность репродуктивного усилия. Π_A – показатель асимметрии, Π_E – эксцесса и t -критерий Стьюдента. В скобках указана ошибка показателя асимметрии (m_A) и эксцесса (m_E).

* - $P < 0.05$; ** - $P < 0.01$; *** - $P < 0.001$.

При сравнительном сопоставлении размерных признаков плода выборок с контрастных экспозиций склонов обнаружилось, что для

южного ската свойственны более высокие средние величины всех трёх линейных признаков боба (рис. 2А). Подобное же состояние отмечено и для всех четырёх учтённых весовых признаков плода (рис. 2В). Однако различия между средними значениями весовых признаков противоположных экспозиций склонов значительно существеннее, чем таковые размерных признаков и достоверно, на различных уровнях значимости, различаются по t-критерию Стьюдента. Исключение из выше изложенного не представляют и такие признаки, как число семян в плоде (n), эффективность репродуктивного усилия (d1/d). Для них на склоне южной экспозиции отмечены более высокие показатели средних величин по сравнению с показателями на северном скате. Для эффективности репродуктивного усилия (d1/d) присущи наименьшие различия средних величин, только им из рассматриваемых здесь признаков свойственен случайный характер.

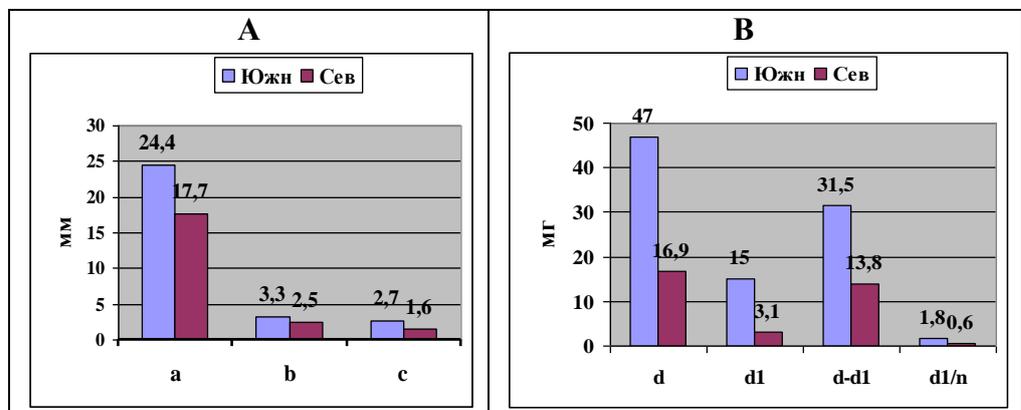


Рис. 2. Сравнительная характеристика некоторых размерных (А) (а– длина, б– ширина, с – толщина плода) и весовых (В) (d – масса боба, d₁ – семян с плода, (d - d₁) – створок и (d₁/n) – семени) признаков семенной продуктивности *A. fissuralis* на склонах южной и северной экспозиций.

Проведённый корреляционный анализ показал, что с увеличением объёма (n) выборки между рассматриваемыми признаками семенной продуктивности у данного вида число достоверных корреляций значительно увеличивается, и связи становятся сравнительно более-менее сильными или тесными (табл. 2). Таким образом, показатели корреляции и силы связи зависят от числа степеней свободы (df), которое непосредственно связаны с объёмом совокупной выборки. По этой причине в объединённой выборке число значимых корреляционных связей больше, чем в отдельных выборках с разных склонов. Однако между шириной (b) и толщиной (c) плода, а также между массой семян с боба (d₁) и массой семени (d₁/n) во всех вариантах отмечены существенные значения корреляционной связи.

Однако между эффективностью репродуктивного усилия (d_1/d) и массой створок плода ($d-d_1$) в большинстве случаев характерны достоверные значения отрицательной корреляционной связи.

Таблица 2
Сравнительная характеристика корреляционных связей (r_{xy}) учтённых признаков семенной продуктивности *A. fissuralis* при интродукции в контрастных условиях ($df = n - 2$)

Склон и объём	r_{xy} между признаками											
	а и b	а и с	а и d	а и n	а и d_1	а и d_1/d	а и d_1/n	а и $d-d_1$	b и с	b и d	b и n	b и d_1
Южн. (10)	-	-	-	-	-	-	-	-	61*	-	-	-
Сев. (7)	-71*	82*	-	-	-80*	-	-88**	-	84**	77*	-	-
Σ (17)	71**	80***	70**	53*	50*	-	51*	65**	86***	81***	-	56*
Склон и объём	b и d_1/d	b и d_1/n	b и $d-d_1$	с и d	с и n	с и d_1	с и d_1/d	с и d_1/n	с и $d-d_1$	d и n	d и d_1	d и d_1/d
Южн. (10)	-	-	-	73*	-	-	-	-	-	62*	67*	-
Сев. (7)	-83*	-	81*	-	-	-	-85**	-76*	-	-	-	-89**
Σ (17)	-	62*	73**	94***	69**	73**	-	78***	79***	81***	79***	-
Склон и объём	d и d_1/n	d и $d-d_1$	n и d_1	n и d_1/d	n и d_1/n	n и $d-d_1$	d_1 и d_1/d	d_1 и d_1/n	d_1 и $d-d_1$	d_1/d и d_1/n	d_1/d и $d-d_1$	d_1/n и $d-d_1$
Южн. (10)	64*	-	72*	70*	-	-	98***	98***	-	95***	-70*	-
Сев. (7)	-	-	-	-	-	-	-	76*	-	-	-92**	-
Σ (17)	82***	83***	84***	70**	78***	51*	90***	98***	-	87***	-	-

Примечание. В скобках указан объём выборки. df – число степеней свободы. Значения коэффициентов корреляции (r_{xy}) приведены в виде первых двух знаков после запятой. Прочерк означает отсутствие существенной связи. * - $P < 0,05$; ** - $P < 0.01$; *** - $P < 0,001$.

Следовательно с увеличением массы створок плода ($d-d_1$) уменьшается доля (d_1/d) массы семян в бобе, выделяемая на репродукцию. Связи остальных признаков обоих сравниваемых антитетических выборок, или существенны на различных уровнях достоверности, или носят случайный характер.

Заключение. Таким образом, впервые в условиях террасированных полей противоположных макросклонов Гунибской экспериментальной базы Горного ботанического сада ДНЦ РАН осуществлена сравнительная оценка некоторых размерных (длина, ширина, толщина), числовых (число семян в плоде), весовых (сухая масса боба и семян в плоде, семени, створок) и индексных (эффективность репродуктивного усилия) признаков семенной продуктивности астрагала щельного (*Astragalus fissuralis* Alexeenko). Для средних показателей каждого учтённого признака объединённой выборки выявлены амплитуда (min–max), частное (max/min), уровни относительной изменчивости, выделены наиболее устойчивые и пластичные признаки семенной продуктивности. Для весовых и

числовых признаков семенной продуктивности отмечены более высокие показатели относительной изменчивости, чем для размерных и индексных характеристик. Для девяти учтенных признаков семенной продуктивности на экспозиции южного склона выявлены более высокие средние показатели, чем на северном склоне. Установлено, что различия средних величин этих признаков в условиях контрастных склонов во многих случаях существенны при разных уровнях достоверности. Исключение составляет только эффективность репродуктивного усилия, которая сопряжена с конкретной долей массы семян в сухом весе плодов, направленной на осуществление репродукции. Этот индексный показатель характеризуется минимальным различием средних значений на противоположных экспозициях склонов, и носит случайный характер. Это обусловлено тем, что форма значительно более константна, чем размерные показатели, особенно для вегетативной сферы. Для двух признаков (масса семян с плода, эффективность репродуктивного усилия) выявлены эмпирические показатели асимметрии и эксцесса, существенно отклоняющиеся от нормального распределения по t-критерию Стьюдента.

Список литературы

- Гроссгейм А.А.* 1952. Флора Кавказа. М.-Л. Т. 5. 333 с.
- Зайцев Г.Н.* 1983. Методика биометрических расчётов. М. 256 с.
- Заугольнова Л.Б., Никитина С.В., Денисова Л.В.* 1992. Типы функционирования популяций редких видов растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1992. Т. 97. Вып. 3. С. 80-91.
- Красная книга* Республики Дагестан. 2009. Махачкала. 552 с.
- Красная книга* Российской Федерации. 2008. М.: Товарищество научных изданий КМК. 855 с.
- Лакин Г.Ф.* 1990. Биометрия. М. 352 с.
- Мамаев С.А.* 1975. О проблемах и методах внутривидовой систематики древесных растений. Амплитуда изменчивости. // Закономерности формообразования и дифференциации вида у древесных растений. Свердловск. С. 3-38.
- Хабиров А.Д., Османов Р.М.* 2018. Роль высотного фактора в структуре изменчивости морфологических признаков семенной продуктивности в природных популяциях астрагала щельного – *Astragalus fissuralis* Alexeenko (Fabaceae) // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. Вып. 74. № 6. С. 57-60.

**VARIABILITY OF SEED PRODUCTION
OF *ASTRAGALUS FISSURALIS* ALEXEENKO
IN THE CONDITIONS OF INTRODUCTION IN DAGESTAN**

A.D. Khabibov, M.A. Magomedov

Mountain Botanical garden Dagestan scientific center of RAS, Makhachkala

Here we provide a comparative assessment of the variability of nine characteristics of seed productivity in the introduced population of the vegetatively mobile shrub *Astragalus fissuralis* Alexeenko, listed in the Red Books of the Russian Federation and the Republic of Dagestan. Shrubs were studied at the Gunib experimental base of the Mountain Botanical Garden of the Dagestan Center of the Russian Academy of Sciences (Vnegornyy Mt Dagestan, Gunibskoe Plateau). In contrasting conditions of slopes of the experimental area (terraces) for all the slopes of the southern exposure we found relatively higher averages of seed production than for the slope of the northern exposure. In terms of variability and amplitude, the most stable and the most variable characteristics of seed productivity are noted. The characteristics (the weight of the seeds of the fetus and the effectiveness of reproductive effort) are selected, the indicators of asymmetry and kurtosis of which significantly deviate from the normal distribution according to Student's t-test.

Keywords: *Astragalus fissuralis*, endemic, Dagestan, seed productivity, dimensional, weight, numerical, and index features, sampling, fruit, seed, slope exposure.

Об авторах:

ХАБИБОВ Али Джалалудинович – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Горный ботанический сад ДНЦ РАН, 367000, Республика Дагестан, Махачкала, ул. М. Гаджиева, 45, e-mail: gakvari05@mail.ru.

МАГОМЕДОВ Магомед Абдулгамидович – кандидат биологических наук, научный сотрудник, Горный ботанический сад ДНЦ РАН, 367000, Республика Дагестан, Махачкала, ул. М. Гаджиева, 45 e-mail: msalta@list.ru.

Хабибов А.Д. Изменчивость признаков семенной продуктивности *Astragalus fissuralis* Алексеевко при интродукции в условиях Дагестана / А.Д. Хабибов, М.А. Магомедов // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2019. № 2(54). С. 123-131.