

БОТАНИКА

УДК 581.522.4:582.736.1(470.67)
DOI: 10.26456/vtbio294

ОБ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПОКАЗАТЕЛЕЙ БИОМАССЫ *TRIGONELLA FOENUM-GRAECUM* L. В УСЛОВИЯХ ИНТРОДУКЦИИ В ДАГЕСТАНЕ

А.Д. Хабибов¹, М.И. Гаджиев², М.А. Магомедов¹

¹Горный ботанический сад ДФИЦ РАН, Махачкала

²Дагестанский государственный университет, Махачкала

Работа посвящена сравнительной оценке роли высотного фактора в изменчивости пятнадцати весовых и индексных признаков и распределении сухой массы по частям растений *Trigonella foenum-graecum* L. (Fabaceae Juss.) при интродукции в условиях Дагестана. Получены средние значения и показатели абсолютной и относительной изменчивости этих признаков. На ранних этапах онтогенеза отмечены особенности роста и развития его. Максимальные средние значения и минимальные показатели относительной изменчивости весовых признаков отмечены в условиях 1100 м высоты над ур. м. Наибольшие существенные различия по t-критерию Стьюдента замечены между средними показателями всех учтённых весовых признаков выборок с высот 50 и 1100 м над ур. м. Выделены наиболее пластичные и стабильные весовые признаки вегетативной и генеративной сфер. В структуре растения всех разновысотных выборок установлено преобладание доли плодов – репродуктивного усилия. Для этого относительного показателя отмечено возрастание доли его с увеличением высотного уровня, хотя максимальные абсолютные средние величины присущи выборке с 1100 м высоты над ур. м. Увеличение доли его связано главным образом, за счёт наибольшего сокращения компонента стебля с максимальной вариабельностью. Для генеративных индексных признаков выделены минимальные показатели коэффициента вариации и по мере возрастания высотного градиента отмечено постепенное сокращение доли массы семян в бобе.

Ключевые слова: *Trigonella foenum-graecum*, весовые и индексные признаки, изменчивость, адаптивная стратегия, репродуктивное усилие, эффективность репродукции вного усилия, t-критерий.

Введение. Под адаптивной (или репродуктивной, или жизненной) стратегией, которая является одним из важнейших понятий эволюционной и популяционной биологии, как и многие специалисты, мы подразумеваем вся совокупность приспособлений, обеспечивающих воспроизведение потомства. На поддержание

оптимальной численности вида или популяции тратится определённое количество вещества и энергии в некоторый период времени. В этом отношении роль весовых признаков весьма и весьма важна, поскольку именно они определяют главный показатель адаптивной стратегии – репродуктивное усилие, которое показывает долю вещества, реализуемая организмом на репродукцию (Пианка, 1981). Кроме того, масса, являясь физической величиной, служит бесценной мерой в области целых и смежных естественных наук. Так, в области химии – «свойства простых тел, а также формы и свойства соединений элементов находятся в периодической зависимости от величин атомных весов элементов», и в биологии – «..... масса биологических объектов является одновременно и мерой инерции, гравитации и мерой скорости или интенсивности обменных процессов, обеспечивающих жизнедеятельность организмов» (Алимов, 2003, с. 132).

В зависимости от того, как будут организмами оптимально использован, главным образом, бюджет времени, вещества и энергии, различают типы адаптивных стратегий (Пианка, 1981; Harper, 1977). В резко колеблющихся физических условиях среды отбор благоприятствует тем организмам, которые вкладывают весь ограниченный запас вещества и энергии в оставлении потомства, т.е. высокой рождаемости. Чем больше вклад вещественно-энергетических ресурсов организма в воспроизводство потомства, тем ближе соответствующий вид к r-стратегии (Марков, 1986; Марков, Плещинская, 1987). Напротив, в более устойчивых сообществах, где выживаемость зависит от плотности популяции (численности конкурирующих особей на единицу площади ареала), отбор благоприятствует индивидуальной приспособляемости, т.е. потомству лучшего качества (K-отбор).

Вместе с тем, разными авторами по разным критериям выделены и другие типы стратегии. Так, Л.Г. Раменский (1938) различал «цено типы растений»: (V – выоленты, силовики; P – пациенты, выносливцы и E – эксплеренты, выполняющие), а Грайм (Grime, 1979), критикуя модель из двух K-и r- стратегий, предложил собственную модель тоже трёх стратегий реагирования на факторы среды: (C– конкурентная, S– стресс-толерантная и R – рудеральная). Эти стратегии, по мнению ряда авторов (Марков, 1986; Миркин, 1983), полностью соответствуют цено типам Раменского (C и V, S и P, R и E) (Раменский, 1938).

В то же время выбор критериев для отнесения вида или популяции к тому или иному типу стратегий до сих пор остаётся предметом дискуссий. При этом важно подчеркнуть существование континуума между типами стратегий, который проявляется как в

непрерывном изменении отдельных признаков «типового» уровня в системе таксонов, так и в комбинациях признаков разных типов у одного и того же таксона. Поэтому, наряду выше отмеченными К–г-стратегиями, которые называют и «репродуктивными», возникли иные, почти равнозначные понятию «адаптивных стратегий» представления. К последним относятся: «стратегии жизни», «стратегии жизненного цикла», «эколого-ценотические стратегии», «репродуктивные стратегии» (Миркин, 1958).

Хотя больше всего об эволюционно-экологическом понятии «адаптивная стратегия» сказано зоологами (Пианка, 1981), тем не менее, в ботанических исследованиях выявилась работа Я. Макклиода (1884), который растения по способу выживания были разделены на «капиталистов» и «пролетариев» (Цит.: Миркин, 1983; Миркин, Наумова, 2012). Вместе с тем, главным показателем адаптивной стратегии является репродуктивное усилие, показывающее долю организма, выделяемую на репродукцию. Оно меняется в фитоценотическом или в других экологических градиентах. Кроме того, в пределах самих же генеративных органов различают эффективность репродуктивного усилия, которая показывает отношение массы зрелых семян к массе плодов, поскольку не вся масса плода идет на репродукцию (Магомедмирзаев, Гусейнова, 1996).

Однако растения, которые, в отличие от животных, относительно неподвижно существуют, или ведёт прикрепленный к субстрату образ жизни, оказывают огромное влияние на фундаментальные основы морфологической организации и жизнедеятельности растений (Злобин и др., 2013). Если животные приспособляются к эколого-фитоценотическим условиям, перемещаясь в новые места обитания или изменяя поведение, то растения – только благодаря изменению формы организма и физиолого-биохимическим адаптациям. Поэтому жизненные формы, стратегии и тактики, функциональные типы и возможности их гибкой перестройки для выживания растений имеют решающее значение (Злобин, 2012). Вместе с тем, адаптация растений в природе и при интродукции может достигаться за счет широкой нормы морфофизиологических реакций отдельных организмов и генотипического разнообразия индивидуальных норм реакций, то есть через процессы разных уровней организации жизни – онтогенетических и популяционно-эволюционных (Драгавцев, Острикова, 1966; Синская, 1961).

В то же время и сами разные признаки имеют свои особенности, свои степени вариабельности. Так, весовые признаки характеризуются в 2–3 раза большим уровнем изменчивости, чем линейные размеры органа (Мамаев, 1975). При этом в пределах

каждой группы признаков различают показатели вегетативной и генеративной сферы, которые по-разному дифференцируются в вариабельности. Если признакам вегетативной сферы характерен сравнительно широкий, но в пределах нормы, размах изменчивости, то показателям генеративной сферы, которые сравнительно жёстко контролируются генотипом, присуща относительно узкая амплитуда изменчивости. Кроме того, если в период активного вегетативного роста жизненное состояние многолетних и однолетних травянистых растений оценивается по размеру листовой поверхности, затем по признакам качества листового аппарата, то в репродуктивную фазу на первое место выдвигается общая фитомасса особи, репродуктивное усилие, биомасса генеративных органов (Злобин, 1981).

Настоящее сообщение посвящено к сравнительной оценке роли гетерогенной среды комплексного высотного фактора в изменчивости пятнадцати весовых и индексных признаков в интродукционных разновысотных выборках ($n = 10$) пажитника сеного, или п. греческого – *Trigonella foenum-graecum* L. (1753) (Fabaceae Juss.) в условиях Дагестана. Этот однолетний культивар нами впервые был исследован чисто в научном плане. В совершенно новых разновысотных условиях испытали его в качестве модельного объекта, поскольку он имеет многостороннее применение при сравнительно широкой норме реакции. Некоторые предварительные результаты об изменчивости как средних значений, показателей их вариабельности, размаха и отношений крайних вариант, так величин кривой нормального распределения – асимметрии и эксцесса этих признаков объединённой выборки $\sum(n = 30)$ данной культуры нами были сообщены ранее (Хабибов, 2019).

Методика. Впервые в апреле–мае 2017 года в условиях северного макросклона Низменного и Внутреннегорного Дагестана на метровых делянках террасированных участков экспериментальных баз Горного ботанического сада ДФИЦ РАН и в окрестностях г. Махачкалы проведены посевы (100 шт.) семян *T. foenum-graecum*. Общая характеристика мест посева семян, районы проведения экспериментов и другие данные, связанные со сроками закладки эксперимента и сбора материала, представлены в таблице 1.

Таблица 1

Районы и характеристика мест посева семян
и сбора выборок *T. foenit-graecum* в среднем горном поясе
Внутреннегорного Дагестана и в условиях окрестностей г. Махачкала

Дата		Район		Экологические факторы	
посева семян	сбора растений	естественно-исторический	географический	экспозиция склона	высота над ур. м. (м)
17.04.2017	07.07.17	Низменный	Окр. Махачкалы	Сев.	50
23.05.2017	22.08.17	Внутренне горный	ЦЭБ	Сев.	1100
24.05.2017	27.09.17	Внутренне горный	ГЭБ	Сев.	1780

Примечание. ЦЭБ – Цудахарская и ГЭБ – Гунибская экспериментальные базы Горного ботанического сада ДФИЦ РАН.

Для посева были использованы только свежесобранные семена, поскольку для культурных растений с увеличением сроков хранения семян, как правило, характерна резкая потеря всхожести. После получения сравнительно высокой (более 95 %) всхожести семян, за прохождением фаз роста и развития ювенильных растений данного культивара были проведены фенологические наблюдения. Сразу после завершения полного вегетационного цикла и, опада, высохших и отмерших листьев, для проведения сравнительного анализа изменчивости по комплексному высотному фактору с каждого образца было взято по 10 максимально развитых растений, у которых в совокупности было учтено 30 и более признаков (рис. 1).



Рис. 1. Растения *T. foenit-graecum*, у которых были учтены весовые признаки (фото А.Д. Хабибова)

Дополнительно также были вычислены индексные (относительные) признаки. Условно эти все учтённые признаки нами были отнесены 5 группам: размерным (ростовым), числовым, весовым, индексным и показателям максимально развитого плода в пределах особи. В данной работе интерпретируются, в общей сложности, пятнадцать признаков, относящиеся как весовым так и индексным показателям. Работа выполнена на популяционном уровне, и исходные данные были обработаны обычными статистическими методами (Зайцев, 1973; Лакин, 1990). При проведении расчетов использовался пакет данных программ Statgraf version 3.0 Shareware и Statistica 5.5.

Результаты и обсуждение. Род пажитник (*Trigonèlla* L.) характеризуется одно- и многолетними травами. Виды его отличаются шаровидным соцветием без общей цветоножки и слегка изогнутым плодам – бобам, и в большинстве случаев, им присущ носик. Из 130 и более видов этого рода на Кавказе произрастает 22, а в Дагестане – 9 (Гроссгейм, 1952; Флора СССР, 1945). Главным образом они сосредоточены на сухих, каменистых и щебнистых склонах до среднего горного пояса. Большинство кавказских представителей этого рода являются кормовыми травами, часто развивающимися на перелогах, залежах и других сорных местах.

Среди видов этого рода крупными размерами плодов (10-20 см длины, 3-4 см ширины) выделяется *T. foenum-graecum*, который, особенно в последнее время, нашёл довольно широкое применение в народной медицине, преимущественно в арабском мире. Этот вид, как многоцелевое лекарственное растение народной селекции, с давних времён было известно больше всего также в арабских странах. Лекарственным сырьём служат, хорошо высушенные с приятным запахом семена (Ибрахим, 2008). Цветки у *T. foenum-graecum* сидячие, по одному – две в пазухах листьев. Венчик беловато-желтоватый, к основанию слегка фиолетовый. Плод – линейный, прямой или слегка изогнутый, постепенно суженный в прямой носик, 10–20-семянный боб.

При интродукционных исследованиях выяснилось, что для растений *T. foenum-graecum* характерны как надземное прорастание, так и недетерминированный рост. Семена его, испытанные в разных условиях Дагестана, отличаются сравнительно высокой всхожестью и адаптацией. Его растения, обладая относительно быстрыми темпами роста и развития, успевают сравнительно в широких пределах (50 до 2000 м высоты над ур. м.) высотного градиента за короткий срок оставлять после себя вполне жизнеспособный семенной материал. Семядоли и первый простой лист, которые характерны для большинства ювенильных растений бобовых, у этого вида имеют

сравнительно крупные размеры и относительно долго, почти до завершения генеративной фазы, остаются зелёными и сохраняются на взрослой особи (рис. 2 А, В).



А



Б

Рис. 2. А – общий вид проростка с элементами ювенильных растений (семядоли и первый простой лист), В – генеративные особи *T. foenicul-graecum* на делянке экспериментальной базы (фото А.Д. Хабибова)

Таблица 2

Сравнительная характеристика изменчивости весовых (мг) и индексных признаков *T. foenum-graecum* при интродукции в условиях Дагестана по высотному фактору (n= 10) (df= n - 2 = 1)

Признаки	Высота над ур. м. (м)						Г _{xy} между C _v , % и	
	50		1100		1780		средней	выс. над ур. м.
	$\bar{X} \pm S_{\bar{X}}$	C _v , %	$\bar{X} \pm S_{\bar{X}}$	C _v , %	$\bar{X} \pm S_{\bar{X}}$	C _v , %		
I. Весовые признаки								
X	432,5±54,51	39,9	3614,1±374,71	32,8	2617,2±823,75	91,7	.10	.73
x ₁	25,8±4,17	51,0	204,6±19,22	29,7	171,8±27,18	50,0	-.67	-.16
x ₂	179,1±24,47	43,2	1281,7±173,99	42,9	809,0±220,65	86,2	-.08	.80
x ₃	168,9±14,71	27,5	399,7±13,80	11,0	325,7±31,17	30,3	-.65	.12
x ₄	121,7±10,78	28,0	258,0±10,35	12,7	196,3±19,74	31,8	-.72	.07
x ₅	58,7±26,40	142,2	1728,1±256,01	46,8	1310,7±366,77	88,5	-.98	-.66
x ₆	44,6±19,76	140,1	981,1±159,67	51,5	706,4±194,40	87,0	-.99	-.69
x ₇	227,6±29,28	40,7	2127,8±251,66	37,4	1636,4±385,12	74,4	.19	.75
x ₈	166,2±20,47	38,9	1239,6±158,16	40,3	902,7±201,97	70,8	.25	.82
x ₉	1056,4±72,20	20,5	1693,1±61,29	10,2	1692,5±38,02	9,8	-.99*	-.93
		→		→		→		
II. Индексные признаки								
x ₂ /x ₁	7,1±0,42	18,8	6,2±0,53	26,7	4,3±0,44	32,9	-.96	.99*
	←	→	←	→	←	→		
Re (x ₇ /X)	0,527±0,0240	14,6	0,588±0,0279	15,0	0,625±0,0234	12,0	-.65	-.72
	→		→		→			
Eff(Re)-1) x ₄ /x ₃	0,707±0,0236	10,6	0,646±0,0153	7,5	0,600±0,0133	7,0	.95	-.96
	←	←	←	←	←	←		
Eff(Re)-2) x ₆ /x ₅	0,757±0,0264	7,8	0,564±0,0267	15,0	0,556±0,0490	27,9	-.95	.96
	←	→	←	→	←	→		
Eff(Re)-Σ) x ₈ /x ₇	0,731±0,0086	3,7	0,583±0,0222	12,1	0,567±0,0386	21,5	-.98	.99
	←	→	←	→	←	→		

Примечание. Признаки. Весовые: X – сухая масса растения, x₁ – корня, x₂ – стебля, x₃ – плода и x₄ – семян с максимального плода, x₅ – плодов и x₆ – семян с боковых ветвей, x₇ – всех плодов (x₃+x₅) и x₈ – всех семян (x₄+ x₆), x₉ – МСС. Индексные: Re – репродуктивное усилие (x₇/X), (Eff(Re)-Σ) – эффективность репродуктивного усилия всех плодов (x₈/x₇), (Eff(Re)-1) – максимального плода (x₄/x₃), (Eff(Re)-2) – бобов с боковых ветвей (x₆/x₅) и x₂/x₁ – отношение надземной части растения к подземной (стебля/корню). Коэффициент корреляции (r_{xy}) приведен в виде первых двух знаков после запятой. * - P < 0,05.

Сроки наступления фенологических фаз роста и развития изучаемого интродуцента напрямую связаны с высотным уровнем места произрастания и на небольших высотах стадии развития, как обычно, наступают сравнительно раньше, чем в условиях среднего и верхнего горного пояса. Выше приведённые даты сбора материала также частично, подтверждают о сроках прохождения фенологических фаз роста и развития особей этого культивара в разновысотных условиях Низменного и Внутреннегорного Дагестана (табл. 1). Однако с повышением высотного уровня фазы онтогенеза наступают позже и длятся сравнительно не долго, поскольку отбор требует вложиться за представленный короткий срок, оставив вполне жизнеспособный

семенной материал.

При сравнительном анализе структуры изменчивости выяснилось, что весовые и индексные признаки *T. foenum-graecum* отличаются по многим параметрам изменчивости (табл. 2 и 3). Сразу же необходимо отметить, что показатели относительной изменчивости средних значений весовых признаков, их размаха (max-min) и отношения (max/min) крайних вариант в целом значительно превосходят таковые индексных величин. Кроме того, в пределах обеих групп признаков в целом, как и следовало бы ожидать, отмечены сравнительно высокие показатели коэффициента вариации величин вегетативной сферы, чем таковые генеративной. Более того, сразу необходимо отметить, что из рассматриваемых здесь 15 весовых и индексных признаков только для репродуктивного усилия (x_7/X) характерно возрастание средних показателей по мере возрастания высотного уровня. Все учтённые здесь индексные признаки также отличаются сравнительно высокими показателями корреляционной связи относительной изменчивости с обоими учтёнными факторами – со средним значением признака и высотой над ур. м. Крайние (минимальные и максимальные) средние показатели всех учтённых здесь весовых признаков отмечены для выборок первых двух высотных (50 и 1100 м над ур. м.) отметок. При этом средние значения этих признаков с высоты 1780 м над ур. м. занимают промежуточное положение.

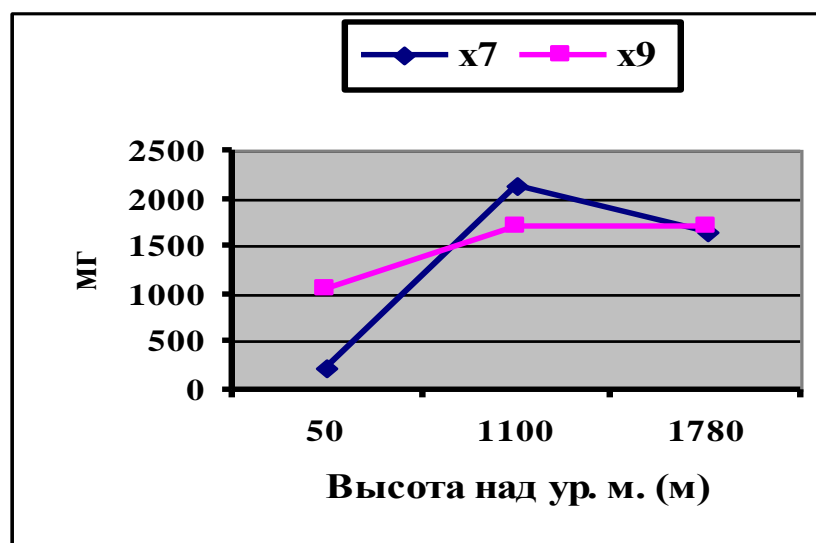
Кроме максимальных показателей средних значений всех 10 весовых признаков для выборки с высоты 1100 м над ур. м. также характерны и минимальные величины относительной вариабельности преобладающего большинства характеристик. По нашему мнению, почвенно-климатические условия с этой высотной отметки являются сравнительно самими наиболее благоприятными и для этого вида.

Однако средние значения весовых признаков вегетативной сферы всех разновысотных выборок – сухой массы растения (X), корня (x_1) и стебля (x_2) имеют сравнительно высокие показатели относительной изменчивости, чем таковые генеративной сферы – сухой массы боба (x_3) и семян (x_4) максимального плода и массы ста семян – МСС (x_9). Исключение из этого общего правила составляет вариабельность сухой массы бобов (x_5) и семян (x_6) с боковых ветвей, и частично, сухой массы всех плодов ($x_7 = x_3 + x_5$) и семян ($x_8 = x_4 + x_6$). Иных других общих тенденций в изменчивости самих средних значений этих весовых признаков в разновысотных выборках нами, за исключением для МСС (x_9), не обнаружены.

В то же время из учтённых весовых признаков максимальными показателями связи между относительной изменчивостью и двумя учтёнными факторами (средние значения и высота над ур. м.) и

минимальным значением (1,603) отношения крайних средних (Max/min) величин отличается МСС (x_9), обычно используемая для определения нормы высева. Только минимальная относительная изменчивость этого признака (x_9) падает (20,5 → 10,2 → 9,8 %) с увеличением, как средних показателей ($r_{xy} = -0,99^*$), так и высоты над ур. м. ($r_{xy} = -0,93$). Причём, связь коэффициента корреляции со средней величиной МСС существенна на 95,0 %-ном уровне достоверности.

Более того, максимальная средняя величина (2127,8 мг) сухой массы плодов с растения (x_7) характерна для выборки из высотной отметки 1100 м над ур. м. (рис. 2).



Высота над ур. м (м)	Признаки	
	x_7	x_9
50	227,6	1056,4
1100	2127,8	1693,1
1780	1636,4	1692,5

Рис. 2. Характер вариабельности средних показателей сухой массы всех плодов с растения (x_7) и МСС (x_9) у разновысотных выборок *T. foenum-graecum*

Вместе с тем, наибольшее среднее значение МСС (x_9) также отмечено в условиях этой же высотной отметки. Однако эти две весовые признаки чётко отличаются по размаху, хотя обоим показателям характерна общая тенденция – рост средних показателей по тренду от 50 до 1100 м над ур. м. Если у средней величины сухой массы всех плодов с растения (x_7) в пределах этих высотных отметок

отмечено резкое повышение (размах составляет 1900,2 мг), то для средних значений МСС (x_9) характерно постепенное и незначительное увеличение веса (разность достигает до 636,7 мг). В итоге превышение в амплитудах данного показателя этих признаков составляет в (1900,2/636,7) 2,98 раза. Точно такая же, но в меньшей степени выраженная тенденция для этих двух признаков отмечена и в последующих (от 1100 до 1780 м над ур. м.) сравниваемых высотных уровней. Подобное, на наш взгляд, связано с качеством самого семенного материала, поскольку, в отличие от сухой массы семян всех плодов с растения (x_7), для учёта МСС отбирали только целые семена.

В то же время отмечена тенденция – уменьшение показателей коэффициента корреляции сухой массы плодов (x_5) и семян (x_6) с боковых ветвей с возрастанием средних величин и высоты над ур. м. Впрочем, для средних показателей этих двух признаков (x_5 и x_6) в условиях 1100 м высоты над ур. м. отмечены слишком высокие (более 150) показатели относительной изменчивости. Подобное, на наш взгляд, возможно, поскольку плоды и, соответственно, семена на боковых ветвях вообще отсутствовали у 40 % особей, взятых для учета признаков.

При этом относительная изменчивость весовых признаков – сухой массы растения (X), стебля (x_2), всех плодов (x_7) и семян (x_8) возрастает с повышением высотного уровня. Между ними отмечены достаточно высокие значения положительной корреляционной связи. Однако корреляции между средними показателями этих четырёх признаков и их относительной изменчивостью незначительны, и они носят случайный характер.

В то же время показатели относительной изменчивости с возрастанием средних значений сухой массы корня (x_1), плода (x_3) и семян (x_4) максимального боба уменьшаются, а по высотному фактору – носят случайный характер. Однако эти полученные достаточно высокие величины коэффициентов корреляции не достоверны. На наш взгляд, все обусловлено числом степеней свободы (df), которое напрямую зависит от объёма материала – числа выборок ($df = n-2$), оно наименьшее, и равно 1.

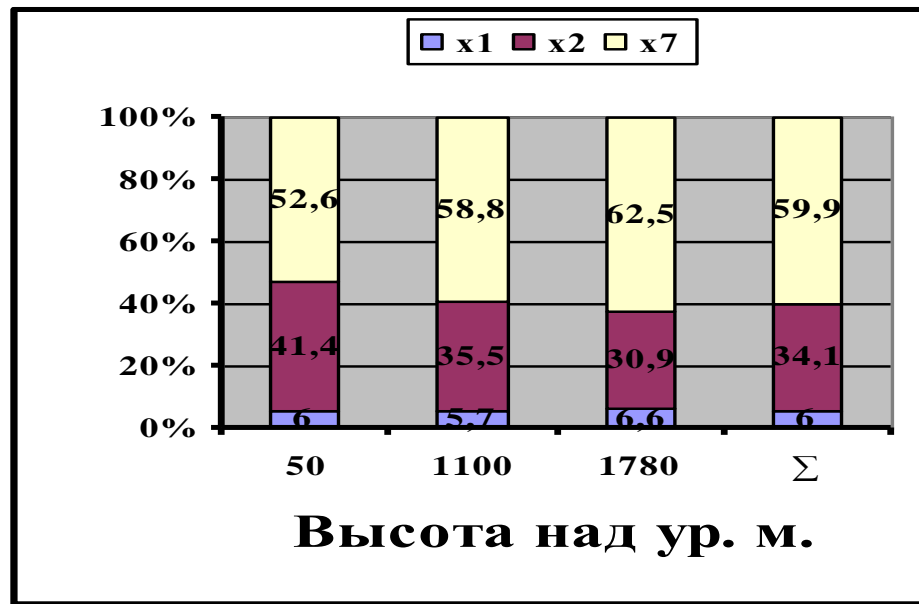


Рис. 3. Структура распределения сухой массы растения по частям по высотному уровню у выборок *T. foenum-graecum*. x_1 – доля сухой массы корня, x_2 – стебля и x_7 – плодов

Кроме того, во всех разновысотных выборках *T. foenum-graecum* в структуре распределения сухой массы по частям (%) растения без учёта листовой массы, которая к этому периоду высохла и опала, максимальная (более 50 %) доля принадлежит сухой массе всех плодов (x_7) (рис. 3). Так, доля, выделяемая растением *T. foenum-graecum* на репродукцию, в разновысотных выборках по мере увеличения высоты над ур. м. возрастает в 1,19 раз (от 52,6 до 62,5 %), хотя максимальные показатели исходных – сухой массы растения в целом (X) и всех плодов (x_7) наблюдаются в условиях 1100 м высотной отметки (табл. 2). При этом средние исходных весовых признаков – сухой массы растения (X) и плодов (x_7) выборки с высоты 1100 м превышают более в 1,30 ($3614,1/2617,2 = 1,38$) и ($2127,8/1636,4 = 1,30$) раза, чем таковые с 1780 м высотного уровня, соответственно. В то же время сухая масса признака вегетативной сферы – самого стебля (x_2) за эту же разницу высоты над ур. м., равную (1780-1100) 680 м, сокращается значительно больше – в ($1281,7/809,0$) 1,58 раза. Следовательно, темпы сокращения почти в 1,22 ($1,58/1,30 = 1,215$) раза превышают таковые показателя генеративной сферы – массы бобов (x_7). В результате, с увеличением высотного уровня в структуре растения доля, выделяемая на репродукцию, возрастает преимущественно за счёт наибольшего сокращения части сравнительно вариабельного компонента – стеблевой фракции (x_2), при

более-менее стабильном состоянии сухой массы корня (x_1). Подобного состояния можно было бы ожидать, поскольку в меняющихся условиях наиболее изменчивыми оказываются признаки стебля – длина, сухая масса, её доля от массы побега, выход белка (Магомедмирзаев и др., 1989). Последние авторы на уровне вида и его подразделений рекомендуют проводить более детальный эколого-генетический анализ, позволяющий выяснить морфогенетические механизмы, контролирующие репродуктивное усилие.

В то же время при сравнительном изучении структуры изменчивости признаков *T. foenum-graecum* также выяснилось, что те индексные весовые показатели, которые напрямую связаны с семенной продуктивностью или адаптивной стратегией, как и следовало бы ожидать, резко отличаются сравнительно «очень низким» и «низким» уровнями вариабельности (Мамаев, 1975). К таковым относятся: репродуктивное усилие – x_7/X ; эффективность максимального плода – x_4/x_3 ; бобов с боковых ветвей – x_6/x_5 и всех плодов с растения – x_8/x_7

Как правило, признаки генеративной сферы, в отличие от вегетативных характеристик, которые в пределах нормы реакции больше всего зависят от почвенно-климатических условий, довольно жёстко контролируются генотипом. Также сравнительно высоко давление наследственного фактора на изменчивость самой формы органа (соотношение характеристик), чем на вариабельность самых же исходных признаков. Эти выше отмеченные факторы средового и онтогенетического характера, на наш взгляд, являются главной причиной относительно низких показателей вариабельности относительных признаков. Так, сравнительно минимальные показатели абсолютной и относительной изменчивости средних значений этих индексных признаков наблюдаются во всех трёх разновысотных выборках ($n = 10$).

Более того, уменьшение показателей средних значений с повышением высотного уровня наблюдается и для соотношений весовых признаков надземной и подземной частей (x_2/x_1) растения. Здесь превышение сухой массы стебля над таковой корня по мере возрастания высотного уровня падает от 7,1 до 4,3. Кроме того, у этого индексного признака (x_2/x_1) показатели изменчивости увеличиваются с возрастанием высотного уровня от 18,8 до 32,9 % ($r_{xy} = 0,99^*$) и уменьшаются ($r_{xy} = -0,96$) с повышением средних показателей. При этом самым исходным признакам как величинам вегетативной сферы – сухой массы стебля (x_2) и корня (x_1) во всех разновысотных выборках присущи «высокий» и «очень высокий» уровни изменчивости. Однако во всех трёх разновысотных выборках этот относительный признак (x_2/x_1) вегетативной сферы среди других таковых генеративной сферы

выделяется максимальными показателями относительной вариабельности.

В то же время средним показателям сухой массы самого репродуктивного усилия (x_7/X) всех выборок, согласно шкале С.А. Мамаева (1975), характерны, как и отмечено было выше, «низкий» и «средний» уровни относительной изменчивости (12,0 – 15,0 %). При этом самым изначальным признакам этого индексного показателя – сухой массы растения (X) в целом и всех плодов (x_7) характерен более «высокий» и «очень высокий» уровни изменчивости. Показатели их размаха колеблются в пределах 58,9 % (91,7-32,8) и 37,0 % (74,4-37,4), соответственно, и превышение составляет более в полтора ($58,9/37,0 = 1,59$) раза. Максимальные показатели коэффициента вариации (15,0 %) для этого главного показателя адаптивной стратегии (x_7/X) отмечены в условиях 1100 м высотного уровня. Однако относительная вариабельность этого признака уменьшается с увеличением средних показателей ($r_{xy} = - 0,65$) и высоты над ур. м. ($r_{xy} = - 0,72$).

В отличие от весовых признаков для показателей эффективности репродуктивного усилия максимального плода (x_4/x_3), бобов с боковых ветвей (x_6/x_5) и всех плодов (x_8/x_7) с растения, наоборот, присущи иные тенденции. Средние величины этих признаков уменьшаются по мере возрастания высотного уровня. Иначе говоря, доля сухой массы семян в плоде у всех трёх индексных признаках эффективности постепенно падает по мере возрастания высотного градиента (табл. 2). Сверх того, для средних значений сухой массы плода и семян эффективностей репродуктивного усилия каждого варианта (x_4/x_3), (x_6/x_5) и (x_8/x_7) во всех высотных уровнях характерны более-менее сходные и низкие показатели коэффициента вариации. Однако эти три индексных признака эффективности имеют разные направления изменчивости относительной вариабельности. Показатели коэффициента вариации эффективности репродуктивного усилия максимального плода (x_4/x_3) уменьшаются, а относительная изменчивость средних величин двух других признаков эффективности (x_6/x_5 и x_8/x_7) увеличиваются по мере возрастания высотного уровня.

При этом среди весовых признаков самые низкие величины коэффициента вариации присущи средним значениям сухой массы плода (x_3) и семян (x_4), которые являются изначальными для определения эффективности репродуктивного усилия максимального плода (x_4/x_3). Наряду с этим средним значениям сухой массы плода (x_5) и семян (x_6), которые являются исходными для вычисления эффективности репродуктивного усилия боковых ветвей (x_6/x_5), присущи сравнительно максимальные показатели относительной изменчивости. При этом таковые, как и следовало бы ожидать, всех плодов (x_7) и семян (x_8) занимают промежуточное положение.

В то же время размах средних показателей исходных (x_4/x_3) в пределах отметок ($399,7 - 168,9 = 230,8$; $258,0 - 121,7 = 136,3$ мг) для максимального плода (x_3) и семян (x_4) составляет 230,8 и 136,3 мг, соответственно. Эти же величины амплитуды средних значений для остальных плодов (x_5) и семян (x_6) с боковых ветвей значительно выше ($1728,1 - 58,7 = 1669,4$ и $981,1 - 44,6 = 936,5$ мг) и превышение составляет в 7,2 ($1669,4/230,8$) и 6,9 ($936,5/136,3$) раза, соответственно. На наш взгляд, подобное напрямую связано со сравнительно высокой вариабельностью массы и, следовательно, относительно высокими показателями коэффициента вариации для средних значений плодов (x_5) и семян (x_6) с боковых ветвей, чем таковые – с максимального плода (x_3 и x_4). Подобное наблюдается для всех трёх разновысотных выборок.

При этом для относительной вариабельности всех трёх индексных признаков генеративной сферы – эффективности репродуктивного усилия с обоими учтёнными факторами выявлены также сравнительно высокие значения корреляционной связи. Коэффициент вариации эффективности репродуктивного усилия максимального плода (x_4/x_3) положительно коррелирован со средними показателями (0,95), и отрицательно – с высотой над ур. м. (-0,96). Однако относительная вариабельность двух других индексных признаков – эффективности репродуктивного усилия боба с боковых плодов (x_6/x_5) и всех бобов (x_8/x_7) с учтёнными факторами имеют иные и сходные связи. Значения таковых, наоборот, увеличиваются с повышением высотного уровня и сокращаются с возрастанием средних показателей.

Важно отметить также, что средние значения данных рассматриваемых весовых и индексных признаков разновысотных выборок не одинаковы, а при сравнении по t-критерию Стьюдента различаются по-разному (табл. 3). Особенно, на самом высоком (99,9 %) уровне достоверности, существенны по данному критерию различия средних величин выборок из 50 и 1100 м высоты над ур. м. Средние значения всех учтённых весовых признаков крайних разновысотных выборок по тому же показателю различаются также довольно высоко – преимущественно на 99,0 и 99,9 %-ном уровнях. Однако средние показатели этих признаков у выборок с высоты 1100 и 1780 м над ур. м. довольно близки друг к другу, различаются не существенно и все различия, за исключением нескольких вариантов, носят случайный характер.

Таблица 3

Сравнительная характеристика средних значений весовых признаков растений *T. foenum-graecum* по t-критерий Стьюдента (n=10) (df = n₁+n₂-2 = 18) (при df = 18 табличные достоверные значения t-критерия = 2,101^{*}; 2,878^{**} и 3,922^{***})

Признаки	t-критерий между средними			Max-min	Max/min
	50 и 1100 м	50 и 1780 м	1100 и 1780 м		
I. Весовые признаки					
X	8,403 ^{***}	2,646 [*]	-	3181,6	8,356
x ₁	9,091 ^{***}	5,309 ^{***}	-	178,8	7,930
x ₂	6,275 ^{**}	2,802 [*]	-	1102,6	7,156
x ₃	11,443 ^{***}	4,549 ^{***}	2,171 [*]	230,8	2,366
x ₄	9,121 ^{***}	3,317 ^{**}	2,768 [*]	136,3	2,120
x ₅	6,486 ^{***}	3,405 ^{**}	-	1669,4	29,439
x ₆	5,821 ^{***}	3,387 ^{**}	-	936,5	21,998
x ₇	7,500 ^{***}	3,648 ^{**}	-	1900,2	9,439
x ₈	7,731 ^{***}	3,628 ^{**}	-	1073,4	7,458
x ₉	6,723 ^{***}	7,795 ^{***}	-	636,7	1,603
II. Индексные признаки					
x ₂ /x ₁	1,331	4,603 ^{***}	2,758 [*]	2,8	1,651
x ₇ /X	-	2,924 ^{**}	-	0,098	1,186
x ₄ /x ₃	2,169 [*]	3,950 ^{***}	2,269 [*]	0,107	1,178
x ₆ /x ₅	5,140 ^{***}	3,611 ^{**}	-	0,201	1,962
x ₈ /x ₇	6,217 ^{***}	4,147 ^{***}	-	0,164	1,289

Примечание. t-критерий Стьюдента. df – число степеней свободы. Прочерк означает отсутствие существенного различия. Max-min – размах и max/min – отношение крайних средних. * - P < 0,05; ** - P < 0,01; *** - P < 0,001.

Необходимо отметить, что среди 15 рассматриваемых здесь весовых и индексных признаков репродуктивное усилие $Re(x_7/X)$ отличается минимальными показателями t-критерия Стьюдента и различия средних величин разновысотных выборок для данного индексного признака генеративной сферы или существенны на невысоком уровне достоверности, или они носят случайный характер.

Заключение. Таким образом, в условиях Низменного и Внутреннегорного Дагестана проведён сравнительный анализ и дана оценка роли высотного фактора в структуре изменчивости пятнадцати весовых признаков и некоторых показателей адаптивной (репродуктивной) стратегии в разновысотных интродукционных выборках пажитника сеного – *Trigonella foenum-graecum* L. (1753) (Fabaceae Juss.). Отмечены некоторые особенности роста и развития на начальных этапах онтогенеза. Максимальные средние значения и минимальные показатели относительной изменчивости всех учтённых

весовых признаков отмечены в условиях 1100 м высоты над ур. м. Наибольшие существенные различия замечены между средними показателями всех учтённых весовых признаков между выборками с высот 50 и 1100 м над ур. м.

В пределах растения выделены наиболее пластичные и стабильные весовые и индексные признаки вегетативной и генеративной сфер. В структуре растения всех разновысотных выборок выявлено преобладание доли плодов – репродуктивного усилия. Для этого главного показателя адаптивной (репродуктивной) стратегии отмечено возрастание доли его с увеличением высотного уровня, хотя максимальные средние величины присущи выборке с высоты 1100 м над ур. м. Увеличение доли его сопровождается, главным образом, за счёт наибольшего сокращения компонента стебля, для которого, как признака вегетативной сферы, характерна сравнительно максимальная вариабельность.

Выделены со сравнительно минимальными показателями коэффициента вариации индексные признаки генеративной сферы (эффективность репродуктивного усилия максимального плода, бобов с боковых ветвей и общих плодов с растения), для которых отмечено постепенное сокращение доли сухой массы семян в бобе по мере возрастания высотного градиента. Таким же образом (сокращение показателя по мере возрастания высотного уровня) ведёт себя и другой относительный признак – отношение надземной части к подземной фракции. Однако для этого индексного признака, исходными характеристиками которого являются показатели вегетативной сферы, присуща довольно высокая изменчивость, чем таковым, изначальными величинами которого являются признаки генеративной сферы.

Работа выполнена с использованием уникальной научной установки «Система экспериментальных баз, расположенных вдоль высотного градиента» (<http://gorbotsad.ru/seb.html>).

Список литературы

- Алимов А.Ф.* 2003. Масса животных и их функциональные и популяционные характеристики // Доклады Академии наук. Т. 390. № 1. С. 132-135.
- Гроссгейм А.А.* 1952. Флора Кавказа. Т. 5. М.;Л.: Изд-во АН СССР. 177 с.
- Драгавцев В.А., Острикова В.М.* 1966. Клинальные модели растительных популяций и метод оценки уровней механизма акклиматизации // Генетика. Т. 2. № 3. С. 34-44.
- Зайцев Г.Н.* 1983. Методика биометрических расчётов. М.: Наука. 256 с.
- Злобин Ю.А.* 1981. Об уровнях жизнеспособности растений // Журн. общ. биол. Т. 42. № 4. С. 492-505 .

- Злобин Ю.А.* 2012. Основные тенденции развития эколого-функциональных классификаций растений // Известия Самарского НЦ РАН. Т. 14. № 1 (6). С. 1470-1472.
- Злобин Ю.А., Скляр В.Г., Клименко А.А.* 2013. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения. Сумы.: Унив. книга. 439 с.
- Ибрахим И.А.* 2008. «Хильба – королева лекарств древнего мира». Каир. 86 с.
- Лакин Г.Ф.* 1990. Биометрия: Учеб. пособие для биол. спец. вузов. М.: Высшая школа. 352 с.
- Магомедмирзаев М. М., Хабибов А. Д., Далгатов Д. Д., Муратчаева П. М.* 1989. Эколого-генетический подход к проблеме адаптивных стратегий распределения ресурсов в Дагестане // Журн. общ. биологии. Т. 50. № 6. С. 778-788.
- Магомедмирзаев М.М., Гусейнова З.А.* 1996. Об адаптивных стратегиях интродуцируемых видов окультуренной люцерны // Интродукционные ресурсы горного растениеводства. Махачкала. С. 120-132.
- 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.
- Марков М.В.* 1986. Популяционная биология растений. Казань: Изд-во КГУ. 112 с.
- Марков М.В., Плещинская Е.Н.* 1987. Репродуктивное усилие у растений // Журн. общ. биологии. Т. 68. № 1. С. 77-83.
- Миркин Б.М.* 1983. О типах эколого-ценотических стратегий у растений // Журн. общ. биологии. Т. 44. № 5. С. 603-613.
- Миркин Б.М.* 1985. Теоретические основы современной фитоценологии. М.: Наука. 136 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г.* 2012. Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа. 488 с.
- Пианка Е.Р.* 1981. Эволюционная экология. М.: Мир. 400 с.
- Раменский Л.Г.* 1938. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М.: Сельхозгиз. 619 с.
- Синская Е.Н.* 1961. Учение о виде и таксонах (конспект лекций). Л.: Сельхозиздат. 48 с.
- Флора СССР.* 1945. Т. 11. М.;Л. С. 168-177.
- Хабибов А.Д., Гаджиев М.И., Магомедов М.А.* 2019. О структуре изменчивости весовых признаков *Trigonella foenum-graecum* L. (Fabaceae) при интродукции в условиях Дагестана // Известия Горского государственного аграрного университета. № 56(3). С. 86-93.
- Grime J.P.* 1979. Plant strategies and vegetation processes // Chichester etc. Wiley. 371 p.
- Harper J.L.* 1977. Population biology of plants. L.: Acad. Press. 892 p.

ON THE VARIABILITY OF *TRIGONELLA FOENUM-GRAECUM* L. BIOMASS UNDER INTRODUCTION IN DAGESTAN

A.D. Khabibov¹, M.I. Hajiyev², M.A. Magomedov¹

¹Mountain Botanical garden of the Russian Academy of Sciences, Makhachkala

²Dagestan State University, Makhachkala

The work is devoted to a comparative assessment of the role of the altitude factor in the variability of fifteen weight and index characteristics and the distribution of dry mass by parts of plants *Trigonella foenum-graecum* L. (Fabaceae Juss.) during introduction in Dagestan. The average values and indicators of absolute and relative variability of these characteristics are obtained. At the early stages of ontogenesis, the features of its growth and development are noted. The maximum average values and minimum indicators of relative variability of weight characteristics were observed in conditions of 1100 m altitude above sea level. The most significant differences by student's t-test between the observed average performance of all considered weight characteristics of samples with heights of 50 and 1100 m above sea level. M. the most ductile and stable weight signs of vegetative and generative spheres. In the plant structure of all samples of different heights, the predominance of the proportion of fruits – reproductive effort – was established. For this relative indicator, an increase in its share with an increase in the altitude level is noted, although the maximum absolute average values are inherent in the sample from 1100 m above sea level. The increase in its share is mainly due to the greatest reduction of the stem component with maximum variability. For generative index features, the minimum values of the coefficient of variation are highlighted, and as the height gradient increases, a gradual decrease in the share of seed mass in the bean is noted.

Keywords: *Trigonella foenum-graecum*, weight and index characteristics, variability, adaptive strategy, reproductive effort, effectiveness of reproductive effort, t-criterion.

Об авторах:

ХАБИБОВ Али Джалалудинович – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник Лаборатории флоры и растительных ресурсов Горного ботанического сада ДФИЦ РАН, Махачкала, 367030, ул. М. Ярагского, д. 75, e-mail: Gakvari05@mail.ru.

ГАДЖИЕВ Магомед Исаевич – кандидат химических наук, доцент кафедры экологической и неорганической химии, ФГБОУ ВО «Дагестанский государственный университет», 367000, Махачкала, ул. Гаджиева, д. 43, e-mail: elmu@mail.ru.

МАГОМЕДОВ Магомед Абдулгамидович – кандидат биологических наук, научный сотрудник Горного ботанического сада ДФИЦ РАН, 367000, Республика Дагестан, Махачкала, ул. М. Гаджиева, д. 45, e-mail: msalta@list.ru.

Хабибов А.Д. Об изменчивости показателей биомассы *Trigonella foenum-graecium* L. в условиях интродукции в Дагестане / А.Д. Хабибов, М.И. Гаджиев, М.А. Магомедов // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2023. № 1(69). С. 125-144.

Дата поступления рукописи в редакцию: 17.11.20
Дата подписания рукописи в печать: 01.02.23