



005013359

На правах рукописи

ХАБИБОВ АЛИ АЛИЕВИЧ

**СТРУКТУРА ИЗМЕНЧИВОСТИ
МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ
TRIFOLIUM RADDEANUM TRAUTV.
В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ**

Специальность: 03.02.08 – экология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

22 МАЯ 2012

Махачкала – 2012

*Работа выполнена в ФГБУН «Горный ботанический сад
Дагестанского научного центра РАН»*

Научный руководитель:

кандидат биологических наук,
Муртазалиев Рамазан Алибегович

Официальные оппоненты:

заведующий кафедрой геоэкологии и природопользования
ФГБОУ ВПО КубГУ, доктор биологических наук, профессор
Литвинская Светлана Анатольевна

заведующий кафедрой биологии ФГБОУ ВПО «Дагестанская
медицинская академия» доктор биологических наук,
профессор **Магомедов Абдурахман Маллаевич**

Ведущее учреждение: ФГБОУ ВПО «Ставропольский государственный
университет»

Защита состоится «12» апреля 2012 г., в «12» часов на заседании диссер-
тационного совета по защите докторских и кандидатских диссертаций Д 212.
053.03 при Дагестанском государственном университете по адресу: 367000, РФ,
Республика Дагестан, г. Махачкала, ул. Дахадаева, 21.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ФГБОУ ВПО «Даге-
станский государственный университет».

Автореферат разослан «06» марта 2012 г.

Ваш отзыв, заверенный печатью, просим направлять по адресу:
367000, РФ, Республика Дагестан, г. Махачкала, ул. Дахадаева, 21.
Электронный адрес: ecodag@rambler.ru, факс 8(8722)67-46-51.

Ученый секретарь
Диссертационного совета,
к.г.н, доцент



Ахмедова Г.А.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы.

Изучение адаптивного поведения разных видов растений в фитоценозах привело к представлению о «стратегиях жизни» (Работнов, 1975), которое рассматривается как эволюционно-экологическое понятие, характеризующее жизненный цикл как результат эволюции в условиях долгосрочных повторяющихся изменений внешней среды (Пианка, 1981).

Типы стратегий мало исследованы именно с позиций эволюционной и популяционной экологии, хотя отдельные их составляющие у разных видов изучены достаточно подробно (Шварц, 1968; Зосимович и др., 1974; Дьяков и др., 1976; Harper, 1977; Работнов, Былова, 1980; Пианка, 1981; Старжицкий, 1981; Злобин, 1982; Марков и др., 1982; Миркин, 1983; Магомедмирзаев и др., 1989; Хабибов и др., 2004; Хабибов, Магомедов, 2009). Это связано с комплексным характером свойств и признаков, присущих тем или иным направлениям адаптации. Поэтому все большее признание получают подходы, выявляющие типы стратегии по вещественно-энергетической цене осуществления функций, в особенности по распределению ресурсов между вегетативными и генеративными частями растений в соответствии с их конкурентными и репродуктивными функциями (Harper, 1977).

Особый интерес для выявления закономерностей существования видов растений в форме малых изолированных популяций представляют растения, произрастающие в высокогорьях, где изоляция популяций проявляется особенно ярко, так как межпопуляционный обмен генами сильно ограничен факторами, контролирующими процессы опыления, развития семян и их распространения (Горчаковский, Хохлова, 2001). С этой целью нами для изучения был выбран эндемик Высокогорного Дагестана *Trifolium raddeanum* Trautv.

Цели и задачи исследований. Целью данного исследования было выявление закономерностей изменчивости морфологических признаков генеративного побега (модуля) клевера Радде (*Trifolium raddeanum* Trautv.) при разных условиях среды. Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

1. Оценка влияния высотного фактора среды на структуру изменчивости континуальных и дискретных признаков генеративного побега *Trifolium raddeanum*;
2. Определение степени влияния сроков сбора в межпопуляционной дифференциации клевера Радде;
3. Выяснение особенностей и закономерностей в изменчивости морфологических признаков под влиянием условий года;
4. Выявление тенденций в изменчивости индексных признаков генеративного побега *Trifolium raddeanum*.

Структура диссертации отражает последовательное решение этих задач.

Научная новизна. Впервые проведён сравнительный анализ структуры изменчивости морфологических признаков генеративного побега высокогорного эндемика Дагестана клевера Радде (*Trifolium raddeanum* Trautv.). Дана оцен-

ка влияния различных факторов среды в межпопуляционной дифференциации данного вида. Впервые для этого вида получены показатели степени влияния всех перечисленных факторов на изменчивость различных морфологических признаков и определены корреляционные связи между этими признаками.

Теоретическая и практическая значимость работы. Результаты работы вносят определенный вклад в одно из ведущих направлений ботанического ресурсосведения, связанное с выявлением и использованием фенотипического и генотипического потенциала популяции и вида, а также изучением внутривидового разнообразия природных популяций растений. В этом отношении анализ внутривидовой изменчивости является начальным этапом в селекции и интродукции новых видов и необходимой предпосылкой для решения ряда проблем теории микроэволюции, биосистематики и популяционной биологии.

Результаты данной работы могут быть использованы в учебных заведениях на спец. курсах по популяционной ботанике и экологии, а также в интродукционной и селекционной работе.

Основные положения, выносимые на защиту.

- В структуре изменчивости генеративного побега *T. raddeanum* выделены признаки со сравнительно высокой изменчивостью и признаки с низкой вариабельностью.

- В период массового цветения растения имеют сравнительно более высокие показатели средних значений большинства континуальных и дискретных признаков.

- С увеличением высоты над уровнем моря повышается показатель эффективности репродуктивного усилия (отношение массы семян к массе плодов), и уменьшаются показатели средних значений континуальных и дискретных признаков.

Апробация работы. Результаты работы представлены в отчётах лаборатории флоры и растительных ресурсов, докладывались на заседаниях Ученого совета Горного ботанического сада ДНЦ РАН.

Материалы исследований доложены в следующих конференциях: Межреспубликанская научно-практическая конференция «Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий», (Краснодар, 2002; 2006; 2007; 2008); XXII научное совещание ботанических садов Северного Кавказа, посвящённое 25-летию Субтропического ботанического сада Кубани, (Сочи, 2003); XVIII научно-практическая конференция по охране природы Дагестана, (Махачкала, 2003); VII Международная конференция «Биологическое разнообразие Кавказа», (Теберда, 2005); IX Международная конференция «Биологическое разнообразие Кавказа», посвященная 65-летию Г. М. Абдурахманова, (Махачкала, 2007); Международная конференция «Горные экосистемы и их компоненты», (Москва, 2007); X Всероссийский популяционный семинар «Современное состояние и пути развития популяционной биологии», (Ижевск, 2008); Всероссийская конференция, посвящённая 80-летию А. Г. Юсуфова, (Махачкала, 2010).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 15 работ, 3 из которых вышли в журналах, рецензируемых ВАК.

Структура и объём диссертации. Диссертация состоит из введения, 6 глав, выводов, списка литературы и приложения. Список цитируемой литературы включает 105 источника, из них 10 на иностранных языках. Работа изложена на 174 стр. машинописного текста, и включает 52 таблицы (в Приложении 13 табл.) и 25 рисунка.

Автор выражает искреннюю благодарность научному руководителю канд. биол. наук Муртазалиеву Р. А. за неоценимую помощь на всех этапах выполнения работы, а также сотрудникам Горного ботанического сада за консультации в практической и статистической обработке материала.

Работа выполнена в Лаборатории флоры и растительных ресурсов Горного ботанического сада Дагестанского научного центра РАН.

ОБЩЕЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР.

В главе дается общая характеристика типов адаптивных стратегий, адаптивного потенциала и их связи с интродукцией и селекцией растений. Характеризуются популяционные показатели напрямую связанные с адаптивной стратегией. Приведены сведения о важнейших стратегиях выживания цветковых растений в экстремальных условиях высокогорий.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Объектом исследования является *Trifolium raddeanum* Trautv. Материал для исследований брали в разные годы и сроки со всех трех хребтов, где вид встречается. Эти пункты следующие:

I. Снеговой хребет, окрестности сел. Верхнее Гаквари Цумадинского района. Материал здесь собирали с двух высотных уровней:

а. Первый участок (2500 м) представляет собой интенсивно выпасаемые в летнее время субальпийские пастбища, расположенные на северном склоне. Здесь в течение 17 лет на фазе цветения первого или второго верхушечного соцветия или семеношения проводили сборы генеративных побегов.

б. Второй участок расположен на высоте 3000 м. Здесь в течение семи лет на северном склоне проводили сборы выборок также на фазе цветения.

II. Богосский хребет, 3000 м, окрестности метеостанции «Сулак Высокогорная». Здесь данный вид произрастает на северном склоне умеренно выпасаемых альпийских лугов. Сборы проводили в течение четырех лет.

III. Хребет Нукатль, 3000 м, окрестности селения Гочоб Чародинского района. Здесь в течение двух лет проводился сбор материала на фазе плодоношения.

При взятии образцов прокладывали ряд случайных маршрутов. Генеративные побеги брали на расстоянии не ближе 10 метров друг от друга.

В каждой выборке на уровне почвы срезали по одному максимально развитому с особи (в преобладающем большинстве случаев, n=30) генеративные побеги. Всего в процессе выполнения работы было обработано 1067 генеративных побегов *T. raddeanum*.

В лабораторных условиях у каждого генеративного побега учитывали 24 морфологических признака: 3 дискретных и 21 континуальных.

После дополнительного определения индексных признаков, генеративный побег подразделяли на фракции (стебель, листья с черешками и соцветия со стрелками цветоноса), которые после предварительного высушивания в условиях тени в проветриваемом помещении на открытом воздухе, доводили до постоянной сухой биомассы в термостате и взвешивали на электронных и торсионных весах с точностью 0,1 мг.

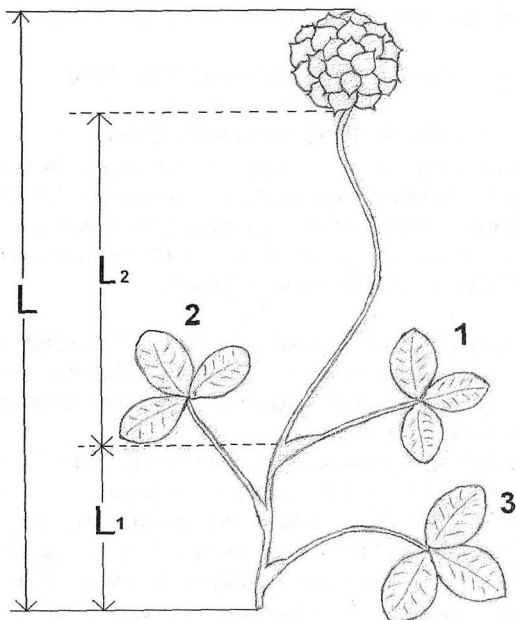


Рис.1. Общий план строения генеративного побега *T. raddeanum*.

1,2,3 – порядок расположения учтенных листьев. L – длина побега;

L_1 – длина стебля; L_2 – длина стрелки соцветия.

При переводе календарных дат сбора материала в непрерывный ряд пользовались специальными таблицами, представленными в приложении (Зайцев, 1983). Силу влияния фактора на изменчивость признаков определяли по Н.А. Плохинскому (1961). При проведении всех расчетов использовали ПСП Statgraf version 3.0. Shareware, система анализа данных Statistica 5.5.

ГЛАВА 3. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МЕСТ ПРОИЗРАСТАНИЯ *TRIFOLIUM RADDEANUM* TRAUTV.

В данной главе дается физико-географическое описание естественной исторических и геоморфологических районов мест произрастания *Trifolium raddeanum* Trautv.

ГЛАВА 4. СРАВНИТЕЛЬНАЯ ОЦЕНКА СТРУКТУРЫ ИЗМЕНЧИВОСТИ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ГЕНЕРАТИВНОГО ПОБЕГА *T. RADDEANUM* В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ФАКТОРОВ СРЕДЫ

Средний размер и средний уровень изменчивости тела, органа или части организма – характерные параметры популяций и вида, складывающиеся под совокупным действием эволюционных сил. Ряд работ (Куршакова, 1967; Яблоков, 1968, 1970; Егоров, 1969; Смирнов, 1971; Привалов, Драгавцев, 1972) посвящен обсуждению этих параметров. Из них становится очевидным, что между статистическими показателями континуальных признаков существуют отношения, зависящие от конструкции признаков, прежде всего от их морфологической сложности. Однако сама конструкция признака является эволюционным продуктом, и способ её преобразования может отразиться на вариационных параметрах популяции (Магомедмирзаев, 1973).

4.1. Структура изменчивости морфологических признаков генеративного побега *T. raddeanum* по годам

При сравнительной оценке погодичной динамики морфологических признаков генеративного побега данного вида с разных высотных уровней одного и того же хребта выяснилось, что абсолютные значения континуальных признаков – длины генеративного побега (L), стебля (L_1) и стрелки соцветия (L_2) у растений с высоты 2500 м над ур. м. ($n = 737$) колеблются относительно в широких пределах, чем таковые с высоты 3000 м над ур. м. ($n = 210$).

Аналогичная, но в меньшей степени выраженная, тенденция наблюдается у признака толщина у основания стебля (D), а также у признаков – число междоузлий (K_1) и бутонизирующих соцветий (K_3) на генеративном побеге. Однако, сравниваемые объединённые выборки в пределах одной и той же популяции по числу цветков в первом верхушечном соцветии (K_2) различаются значительно и показатели размаха и отношения максимума к минимуму в три и более раза выше у растений с высоты 2500 м над ур. м.

Для признака длина междоузлия, от числа и размера которого зависит длина стебля, характерна аналогичная тенденция. Однако эти размеры рассматриваемых признаков, по нашему мнению, зависят от конкретных сроков (месяцев) сбора материала в пределах вегетационного цикла, т.е. сборы, проведённые во время массового цветения имеют значительно крупные генеративные побеги, у которых наблюдаются, соответственно, и высокие средние показатели размерных и весовых признаков. Для генеративных побегов, взятые в период начала или конца цветения, характерны незначительно низкие средние показатели рассматриваемых морфологических признаков. При этом выборки с высо-

ты 2500 м над ур. м. имеют значительно высокие величины средних значений рассматриваемых признаков.

При сравнении средних показателей рассматриваемых признаков разных хребтов в пределах одной и той же высоты (3000 м) над ур. м. выяснилось, что в целом растения с Богосского хребта имеют сравнительно крупные размеры (рис. 2).

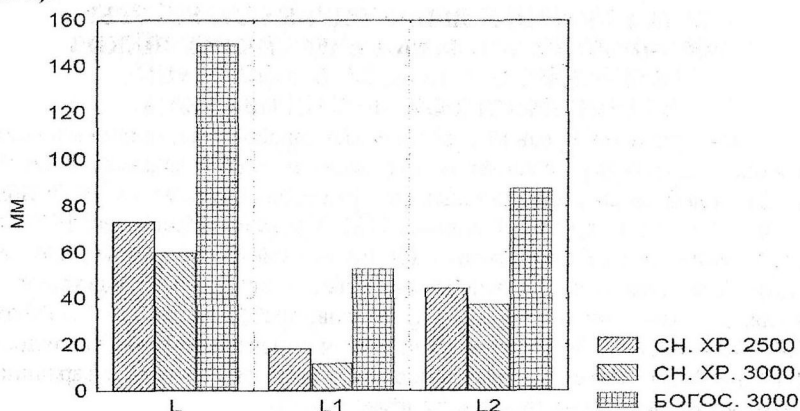


Рис. 2. Сравнительная длина генеративного побега (L), стебля (L₁) и стрелки цветоноса (L₂) выборки с Снегового и Богосского хребтов.

Такое существенное и резкое различие континуальных признаков генеративного побега в целом и его составляющих – стебля и стрелки соцветия в пределах одного высотного уровня, на наш взгляд, возможно по следующим причинам: режим использования экосистемы и достаточное наличие влаги. По нашему мнению, в отличие от Снегового хребта, где в летний период интенсивно используются альпийские луга и количество осадков меньше, в условиях Богосского массива наблюдается умеренная пастьба скота и характеризуется значительным количеством выпадающих осадков.

Среди континуальных признаков выборок с высоты 2500 м над ур. м. Снегового хребта максимальное число (61.0 %) существенных различий средних значений по t - критерию Стьюдента наблюдается для длины стебля. Для длины стрелки соцветия этот показатель значительно ниже и составляет 55.1 %. Высока также доля (72.8 %) достоверных различий средних значений и числа междоузлий. Преобладающее большинство выборок с Богосского хребта имеют значительно большую долю существенных различий средних значений по t-критерию Стьюдента, чем таковые со Снегового хребта.

Для длины генеративного побега с его компонентами – с длиной стебля и стрелки соцветия характерны существенные значения корреляционной связи, хотя корреляции её с толщиной у основания стебля не всегда достоверны. Существенные связи составляющих длины генеративного побега – длины стебля и стрелки соцветия между собой намного крепки и часты, чем соответствующие корреляции этих признаков с толщиной у основания стебля.

Результаты дисперсионного анализа показали, что разногодичные условия местопроизрастания выборок в условиях обоих рассматриваемых хребтов существенно, на самом высоком уровне достоверности, влияют на изменчивость размерных признаков генеративного побега *T. raddeanum*. Максимальные показатели силы влияния данного фактора на изменчивость континуальных признаков отмечены для растений с Богосского хребта, что может быть связано с относительно минимальным числом степеней свободы. Однако наибольшая величина силы влияния на изменчивость длины стрелки соцветия (44.2 %) отмечена в условиях Снегового хребта (3000 м). На вариабельность числа междоузлия разногодичные условия местопроизрастания хребтов влияют неодинаково.

4.2. Изменчивость морфологических признаков генеративного побега *T. raddeanum* по срокам сбора в условиях Снегового хребта

В результате сравнительного анализа установлено, что растения собранные на стадии начала и конца цветения значительно отличаются от таковых, сборы которых были проведены в фазе массового цветения. Выборки, собранные в период массового цветения, имеют сравнительно крупные растения и высокие показатели средних значений большинства континуальных и дискретных признаков. На наш взгляд, растения в период массового цветения стараются выдать наибольшую вегетативную массу и генеративную репродукцию.

Морфологические признаки вегетативной сферы разных сроков сбора в большинстве случаев существенно различаются по *t*-критерию Стьюдента, чем таковые генеративной сферы. На изменчивость всех континуальных признаков в преобладающем большинстве случаев (4 года из 6) существенно влияют сроки сбора материала. Между градиентом и учтёнными признаками отмечены корреляционные связи. Однако направленность и динамика вариабельности зависит от конкретных сроков сбора материала. Если материал на одной и той же стадии собран в период начала и массового цветения, то рассматриваемые связи должны быть положительными. При взятии и сравнении выборок в фазе массового и конца цветения корреляция должна быть отрицательная, что свойственно большинству нашим сборам.

4.3. Сравнительный анализ структуры изменчивости морфологических признаков генеративного побега *T. raddeanum* по высотному градиенту

При сравнительном сопоставлении средних значений морфологических признаков генеративного побега в условиях Снегового хребта выяснилось, что средние показатели континуальных признаков: длины самого генеративного побега (L) и его составляющих – длины стебля (L_1), цветоноса (L_2), междоузлия (L_1/K_1), соцветия ($L - (L_1+L_2)$) растений каждого года и объединённой выборки ($n = 180$) с высоты 2500 м над ур. м. имеют значительно высокие показатели, чем таковые у особей с высотной отметки 3000 м. Аналогичное положение занимают и дискретные признаки – число междоузлий (K_1) и цветков в соцветии (K_2). Однако различия средних величин континуальных признаков вегетативной сферы значительно выше и существенны на более высоком уровне достоверности по *t*-критерию Стьюдента, чем соответствующие значения числовых

показателей, у которых различия незначительные, и они в преобладающем большинстве случаев носят случайный характер. Средние показатели толщины у основания стебля (D) и числа бутонизирующих соцветий на генеративном побеге (K_3) имеют почти одинаковые значения на обеих высотах.

В данных условиях высокогорья за предоставленный относительно небольшой отрезок времени растение должно успевать завершить свой вегетационный цикл с оставлением плодового потомства. Чем условия суровее, тем сроки должны быть сжатые, и, в конечном счёте, сроки выступают лимитирующим фактором. Кроме относительных величин в сентябрьских сборах отмечены минимальные средние показатели абсолютных величин – средние значения длины самого генеративного побега (37.8 мм) и стебля (8.1 мм), а также сухой массы генеративного побега (38.6 мг), стебля (3.5 мг), листьев (10.5 мг) и соцветия (24.6 мг). Однако для данной выборки характерна максимальная величина (63.7 %) репродуктивного усилия – доли ресурсов выделяемых на репродукцию.

Во всех вариантах сравнения обеих высотных уровней между размерами генеративного побега в целом и стрелкой соцветия отмечены существенные, на самом высоком уровне (99.9 %) достоверности, значения корреляционной связи.

Признаки роста (длина генеративного побега и толщина у основания стебля), в преобладающем большинстве случаев, между собой имеют достоверные корреляции. Для половины вариантов сравнения компонентов генеративного побега – длины стебля и цветоноса характерны существенные связи. Континуальные и дискретные, а также сами дискретные признаки между собой имеют единичные и слабые корреляционные связи, и в большинстве случаев они носят случайный характер. Существенные связи рассматриваемых признаков в условиях 3000 м высоты над ур. м. относительно редки и слабы, чем таковые с высотной отметки 2500 м.

Комплексный фактор – высота над ур. м. существенно влияет на изменчивость преобладающего большинства рассматриваемых здесь континуальных и в меньшей степени дискретных признаков. При этом существенные значения F – критерия Фишера колеблются в сравнительно широких пределах, от 12.173^{***} до 124.760^{***} (табл. 1).

Больше всего данный фактор влияет на вариабельность длины генеративного побега и стрелки соцветия, и компоненты дисперсии составляют 16.3 и 13.9%, соответственно. Минимальные показатели силы влияния характерны для признаков числа междоузлий (3.4%) и числа цветков в верхушечном соцветии (3.3%). Однако разновысотные условия существенного влияния на изменчивость признаков – толщина стебля и число боковых бутонизирующих соцветий не оказывают, и оно носит случайный характер.

Между континуальными признаками и высотным градиентом отмечены отрицательные значения корреляционной связи. Иными словами, с возрастанием высотного градиента в пределах одного и того же хребта уменьшаются размеры генеративного побега и его составляющих.

Таблица 1.

Результаты дисперсионного анализа изменчивости морфологических признаков генеративного побега *T. raddeanum* в условиях Снегового хребта

№ п/ п	Признаки	Показатели изменчивости		
		mS	F(1)	h ² , %
1	L	62094.400	124.760***	16.3
2	L ₁	6166.9444	55.934**	11.4
3	L ₂	26728.900	95.492***	13.9
4	D	-	-	-
5	K ₁	4.225000	13.215***	3.4
6	K ₂	277.37778	12.173***	3.3
7	K ₃	-	-	-

Примечание: L – длина побега; L₁ – длина стебля; L₂ – длина стрелки соцветия; D – толщина стебля; K₁ – число междоузлий; K₂ – число цветков в верхушечном соцветии; K₃ – число бутонов на боковых ветвях генеративного побега; mS – дисперсия; F – критерий Фишера. В скобках (df) указано число степеней свободы. h², % – сила влияния фактора, в процентах. Прочерк означает отсутствие существенного влияния фактора. * – P < 0,05; ** – P < 0,01; *** – P < 0,001.

4.4. Сравнительный анализ структуры изменчивости некоторых элементов семенной продуктивности *Trifolium raddeanum* Trautv.

Как известно, существование видов растений в природе и их интродукция в большей степени зависят от особенностей семенного размножения и возобновления, которые определяются уровнем семенной продуктивности, скоростью их созревания и диссеминации (Лёвина, 1981; Попцов и др., 1981). Сведения о семенном размножении растений и потенциальных возможностях семенной продуктивности и степени её реализации может охарактеризовать репродуктивные особенности вида, его способность к самовоспроизведению в ценопопуляциях, а также оценить успешность интродукции (Некрасов, 1980; Ценопопуляции..., 1988; Егорова, 1998). В условиях высокогорья многие вегетативно подвижные многолетники семенное размножение сочетают с вегетативным. К данной группе относится и клевер Радде (*Trifolium raddeanum* Trautv.).

Выборки популяций с высоты 2500 м. значительно превосходят по показателям семенной продуктивности (как числовых, так и весовых) по сравнению таковыми с высоты 3000 м., за исключением МСС (масса ста семян).

На вариабельность числовых и особенно весовых (масса соцветия) признаков существенно влияет высотный уровень. При этом между высотным градиентом и этими признаками отмечены существенные значения положительной корреляционной связи, т.е. возрастание высотного градиента негативно сказывается и, следовательно, уменьшаются число двусемянных плодов, масса соцветия и процент завязавшихся семян на головку, или обсемененность. В условиях 3000 м наблюдаются сравнительно меньшие значения числа двусемянных плодов, обсемененности и массы соцветия.

Результаты дисперсионного анализа выявили, что разные условия произрастания этого вида существенно влияют на изменчивость числа плодов на соцветии. При этом компонента дисперсии ($h^2, \%$) равна коэффициенту детерминации ($r^2, \%$) и между высотным градиентом и числом плодов на соцветии отмечена положительная корреляционная связь. Иначе говоря, с возрастанием высотного уровня увеличивается число плодов на первом верхушечном соцветии. Это лишний раз доказывает, что для этого вида условия высоты 3000 м. являются самыми оптимальными или подходящими (типичными), чем условия высоты 2500 м.

Таким образом, у *T. raddeanum* с возрастанием высотного уровня наблюдаются сравнительно высокие показатели эффективности репродуктивного усилия (отношение массы семян к массе плодов). При этом наблюдается уменьшение числа одно- и двусемянных плодов, массы соцветия, обсемененности и общего числа семян на соцветии, а также уменьшение других весовых признаков: массы плодов и массы семян с одно- и двусемянных плодов.

ГЛАВА 5. ОЦЕНКА РОЛИ ФАКТОРОВ СРЕДЫ НА ИЗМЕНЧИВОСТЬ ВЕСОВЫХ ПРИЗНАКОВ ГЕНЕРАТИВНОГО ПОБЕГА *T. RADDEANUM*

5.1. Структура изменчивости массы генеративного побега *T. raddeanum* по годам

Результаты сравнительного анализа структуры вариабельности весовых признаков генеративного побега клевера Радде, проведенном на 23 выборках показывают, что масса генеративного побега (X) и его составных частей – стебля (x_1), листьев (x_2) и соцветия (x_3) колеблется в сравнительно широких пределах. Среди весовых признаков генеративного побега в целом и его компонентов максимальные значения размаха изменчивости отмечены у сухой массы генеративного побега в целом (364 мг), минимальные – у сухой массы стебля (39 мг), при промежуточном положении сухой массы соцветия (229 мг) и листьев (105 мг).

Сходные результаты получены и при сравнительном анализе относительной изменчивости доли фракций в генеративном побеге (рис. 3).

В структуре генеративного побега у всех выборок преобладает компонента соцветий, которая варьирует от 47.5 (1987 год) до 75.5 % (1997 год) при 58.3 % таковой у объединённой выборки ($n = 677$). Минимальные значения имеет доля сухой массы стебля (11.7 % у объединённой выборки), колебания разнородного материала которой варьирует в пределах от 6.4 (2005 год) до 18.5 % (1987 год).

В результате проведённого дисперсионного анализа выяснилось, что разнородные условия местообитания существенно влияют на изменчивость весовых признаков генеративного побега в целом и его фракций. При этом показатели критерия Фишера (F) достоверны на самом высоком уровне значимости. Максимальная величина ($h^2=31.2\%$) компоненты дисперсии характерна для сухой массы листьев, минимальная ($h^2 = 9.9\%$) – для сухой массы стебля.

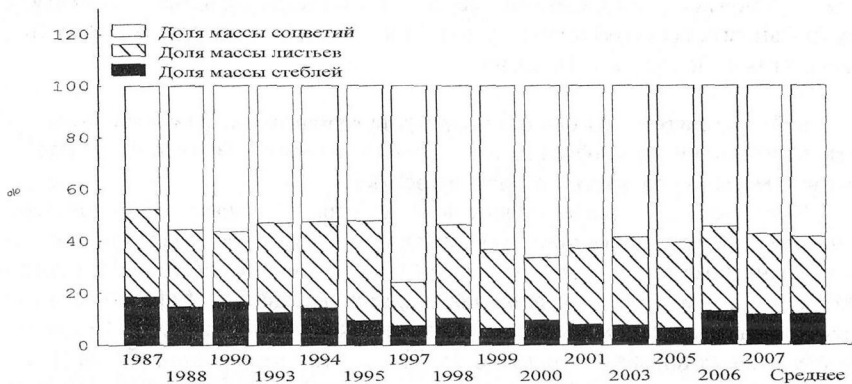


Рис. 3. Доля (%) компонентов сухой массы генеративного побега *T. raddeanum* с высоты 2500 м над ур. м. по годам (Снеговой хребет)

5. 2 Сравнительная оценка роли сроков сбора на структуру изменчивости весовых признаков генеративного побега *T. raddeanum* в условиях Снегового хребта

Проведенный сравнительный анализ структуры изменчивости весовых признаков генеративного побега и его компонентов со Снегового хребта (2500 м) показал, что максимальные значения признаки роста и продуктивности имеют в период массового цветения, нежели на стадии начала и конца цветения. При сравнении в разные числа собранных выборок в пределах каждого года рассматриваемые здесь весовые признаки, в преобладающем большинстве случаев, существенно различаются по *t*-критерию Стьюдента. Между сухой массой генеративного побега и его фракциями отмечены более крепкие существенные связи, чем между самими компонентами. Корреляции репродуктивного усилия с признаками вегетативной сферы в пределах генеративного побега отрицательны, а связь с признаком генеративной сферы – положительна. При этом доля (%) сухой массы соцветия во всех выборках, как и сами абсолютные средние значения, превосходит другие составляющие генеративного побега. Признаки генеративной сферы оказались сравнительно устойчивыми, или стабильными, нежели признаки вегетативной сферы, которым характерна пластичность или изменчивость.

В то же время сроки взятия выборок в преобладающем большинстве случаев существенно влияют на изменчивость рассматриваемых здесь признаков продуктивности. При этом градиент размаха сроков сбора материала сравнительно в большей степени влияет на изменчивость весовых признаков вегетативной сферы, чем на вариабельность таковых генеративной сферы. При этом необходимо подчеркнуть, что между градиентом размаха сроков сбора и сухой массой этих признаков отмечены достоверные значения отрицательной корреляционной связи. Иначе говоря, по мере возрастания сроков между сборами генеративных побегов уменьшается сухая масса признаков продуктивности. При

этом доля признака генеративной сферы – сухой массы соцветия и, напрямую с ним связанного, репродуктивного усилия с возрастанием интервала между сроками взятия выборки увеличиваются.

5. 3 Сравнительная оценка структуры изменчивости весовых признаков генеративного побега *T. raddeanum* в зависимости от высоты над уровнем моря (в условиях Снегового хребта)

Выявлено, что у генеративных побегов, сборы которых были проведены на высоте 2500 м, все средние значения весовых признаков имеют сравнительно высокие показатели, чем соответствующие величины растений с высоты 3000 м над ур. м. При этом различия средних значений по *t*-критерию носят существенный, на самом высоком уровне достоверности, характер. Среди учтённых весовых признаков согласно коэффициентам вариации наиболее устойчивым оказался признак генеративной сферы – сухая масса соцветия, при сравнительно высокой пластичности признаков вегетативной сферы – сухой массы стебля и листьев. В структуре генеративного побега максимальную долю (до 75.9 %) занимает сухая масса соцветия, при минимальных величинах сухой массы стебля (7.6 %). Между сухой массой генеративного побега в целом и его составляющими наблюдаются существенные более крепкие корреляционные связи, нежели чем между самими компонентами генеративного побега. Связи между репродуктивным усилием и признаками вегетативной сферы, как и следовало ожидать, преимущественно существенные и отрицательные, а с сухой массой соцветия – положительные.

Результаты дисперсионного и регрессионного анализа показали существенное влияния высотного градиента на изменчивость большинства учтённых весовых признаков. При этом между высотным градиентом и большинством признаков сухой массы отмечены отрицательные корреляции.

ГЛАВА 6. СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ СТРУКТУРЫ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПРИЗНАКОВ ЛИСТА ГЕНЕРАТИВНОГО ПОБЕГА *T. RADDEANUM*

Строение листовой пластинки, особенности листорасположения на растении, размеры листа и их число в совокупности обеспечивают, главным образом, процесс фотосинтеза (Злобин, 1981; Юсуфов, 1986). При этом один и тот же механизм при количественном изменении его рабочего аппарата обеспечивает разную продуктивность.

Как показано Ю.А. Злобиным (1981), в период активного вегетативного роста жизненное состояние многолетних и травянистых однолетних растений оценивается по размеру листовой поверхности, затем по качеству листового аппарата, хотя в репродуктивный период на первое место выходит общая фитомасса особи, репродуктивное усилие и биомасса генеративных органов. Необходимо также отметить, что для многих видов травянистых растений число листьев на побеге оказалось наследственно закреплённым и консервативным признаком (Юсуфов, 1986).

6.1. Сравнительный анализ структуры изменчивости признаков листа генеративного побега *T. raddeanum* по годам сбора материала

При сравнении наибольших и наименьших значений, их размаха и соотношений листовых признаков первых трёх листьев выяснилось, что во всех изученных популяциях уменьшаются преимущественно по направлению от первого к третьему листу (первым мы считаем верхний лист). Если крайние значения линейных признаков среднего листочка первых трёх листьев разновысотных объединённых выборок Снегового хребта различаются незначительно, то рассматриваемые популяции с обоих хребтов отличаются сравнительно высокими показателями размеров листочка и их низкими величинами размаха и отношений крайних значений растений с Богосского массива.

При этом установлено, что наибольшей относительной вариабельностью обладает длина черешка листа, являющийся наиболее пластичным признаком, нежели континуальные признаки среднего листочка.

Для растений с высоты 3000 м. над ур. м. характерны сравнительно большие показатели индексных признаков – доли длины листовой пластиночки в длине самого листа и отношения длины среднего листочка к длине черешка листа, чем таковые с высоты 2500 м. над ур. м. (рис. 4).

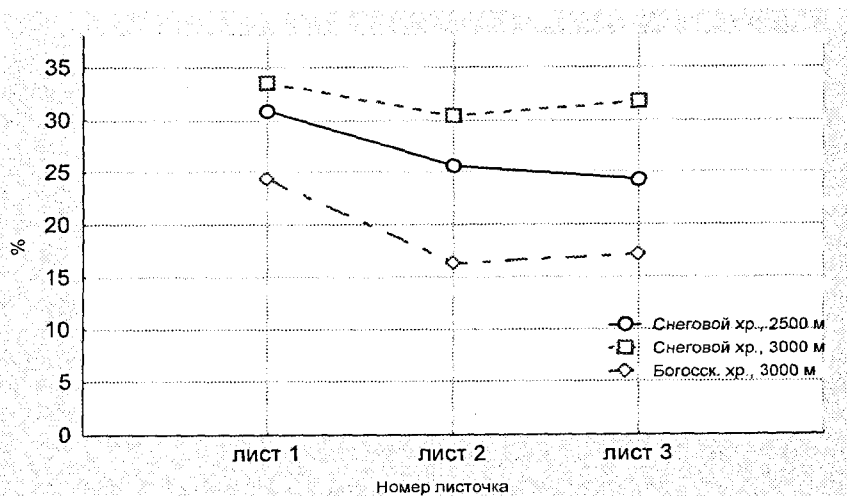


Рис. 4. Доля (%) длины среднего листочка в длине самого листа

Более 40.0% различия сравнений средних значений листовых признаков существенны по t-критерию Стьюдента. В объединённой выборке с высоты 2500 м над ур. м. наблюдается уменьшение показателей индексных признаков (длина листа, а также доля длины листовой пластиночки в длине самого листа) по направлению от первого к третьему листу в пределах генеративного побега. В условиях Богосского хребта отмечены растения со значительно меньшей долей длины листовой пластиночки в длине самого листа, поскольку на этом

хребте наблюдаются относительно крупные генеративные побеги с длинными черешками листьев.

Между одноимёнными листовыми признаками генеративного побега существенные корреляционные связи довольно редки. Однако между самими признаками листа наблюдаются устойчивые и тесные корреляции, которые в пределах генеративного побега падают от первого к третьему листу. В результате дисперсионного анализа выяснилось, что в условиях высокогорья различного природные условия произрастания существенно влияют, за исключением одного варианта, на варибельность учтённых листовых признаков растений с обеих высот. Сила влияния данного фактора на изменчивость длины черешка всех трёх листьев обеих высот максимальная. При этом F – критерий Фишера всех признаков листьев ($df = 12$), за исключением двух вариантов, в условиях 2500 м высоты над ур. м. имеет самый высокий уровень (99.9 %) значимости, чего не можем сказать о соответствующих показателях выборок с высоты 3000 м ($df = 12$). Здесь только признаки первого листа, включая и индекс формы, имеют максимальный уровень достоверности влияния фактора «годы» на изменчивость рассматриваемых признаков.

6.2. Влияние сроков сбора материала на изменчивость листовых признаков генеративного побега *T. raddeanum* в условиях Снегового хребта

При сопоставлении результатов суммарной статистики учтённых листовых признаков генеративного побега *T. raddeanum* в условиях высокогорья сравнительно высокие средние значения размерных показателей листовой пластиночки и длины черешка листа всех трёх листьев отмечены в июльских (05.07. 2000, 01.07. 2006 и 20.07. 2007 г) и августовских (07.08. 1990, 19.08. 1993 г) сборах, независимо от числа взятия выборок последних. По нашему мнению, указанные сроки сбора выборок полностью совпали с фазой массового цветения данной популяции в условиях Снегового хребта, т.е. в эти сроки условия среды больше всего ближе или соответствуют потребностям для максимального развития данного вида.

Таким образом, выборки, сборы которых были проведены в фазе массового цветения, имеют относительно высокие показатели средних величин линейных признаков среднего листочка и длины черешка листа, чем соответствующие значения генеративного побега на стадии начала и конца цветения.

Однако для этих же выборок отмечены минимальные показатели доли длины среднего листочка в длине самого листа (рис. 5).

Растения, собранные в период массового цветения, имеют сравнительно крупные, с длинными черешками листья. Соответственно, для относительно коротких листьев характерны значительно большие показатели доли длины листовой пластиночки в длине самого листа. Для растений, собранных во время массового цветения, характерны сравнительно высокие показатели длины листа и значительно низкие величины отношения длины листовой пластиночки к длине черешка листа.

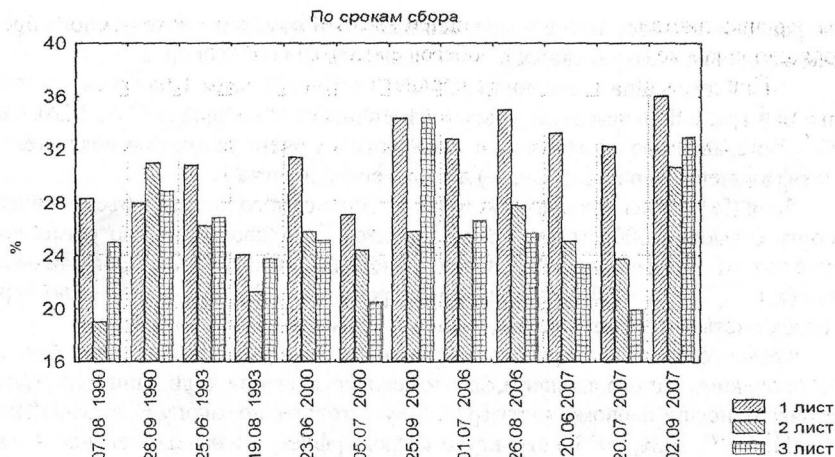


Рис. 5. Доля длины листовых пластинок в длине самого листа в выборках разных сроков сбора (Снеговой хребт, 2500 м)

Сроки сбора материала существенно влияют, главным образом, на изменчивость длины листовой пластиночки всех трёх листьев. Однако вся существенная изменчивость, связанная с неодинаковыми условиями местообитания разные периоды сбора материала 1990, 1993 и 2006 годов, определяется конкретными сроками взятия выборок (градиентом сроков 52, 55 и 56 сутками, соответственно), поскольку компоненты дисперсии очень близки или равны коэффициентам детерминации. Однако, в трёхразовых сборах 2000 года из компоненты дисперсии длины среднего листочка первых трёх листьев только определённая часть (60,2, 40,6 и 22,6 %, соответственно) связана с градиентом срока (94 суток). При этом между учтённым градиентом и длиной листовой пластиночки всех трёх листьев 1990 и 2000 года сбора материала отмечены существенные значения отрицательной корреляционной связи, т.е. с увеличением сроков между сборами материала уменьшается длина среднего листочка всех учтённых листьев генеративного побега. Обобщая вышеизложенное, можно сказать, что в условиях высокогорья растения этого вида, максимального развития достигают на стадии массового цветения.

6.3. Оценка изменчивости листовых признаков генеративного побега *T. raddeanum* в зависимости от высотного фактора (в условиях Снегового хребта)

Для сравнительного анализа структуры изменчивости листовых признаков генеративного побега данного вида нами рассматриваются только те выборки, сборы которых были осуществлены на обеих высотах одновременно. При сопоставлении колебаний континуальных листовых признаков генеративного побега объединённых выборок ($n = 150$) обоих рассматриваемых здесь высотных уровней отмечено незначительное превышение минимальных значений у генеративных побегов с высоты 2500 м над ур. м. Наименьшие значения дли-

ны черешка листа растений с последней высотной отметки также немного превосходят таковые генеративных побегов с высоты 3000 м над ур. м.

При этом длина и ширина среднего листочка имеют относительно (небольшой) средний и высокий уровни изменчивости, по шкале С.А. Мамаева (1975), по сравнению сравнительно с высокими и очень высокими показателями коэффициента вариации (C_v , %) длины черешка листа.

Доля (%) длины среднего листочка в длине самого листа в объединённой выборке с высоты 3000 м над ур. м. значительно превосходит соответствующую с высотной отметки 2500 м. С последнего высотного уровня длина самого листа (в 1.25, 1.22 и 1.27 раза), размеры черешка (в 1.32, 1.29 и 1.38 раза) первых трёх листьев, соответственно, выше чем с высоты 3000 м над ур. м.

Кроме того, в той и другой объединённой выборке и в популяции целом, за исключением одного варианта, максимальные значения доли длины среднего листочка присущи первому листу (рис. 6), у которого, по закону В. Р. Заленского (1904, 1918, 1921, 1923), структура ксероморфнее, а жизнедеятельность интенсивнее.

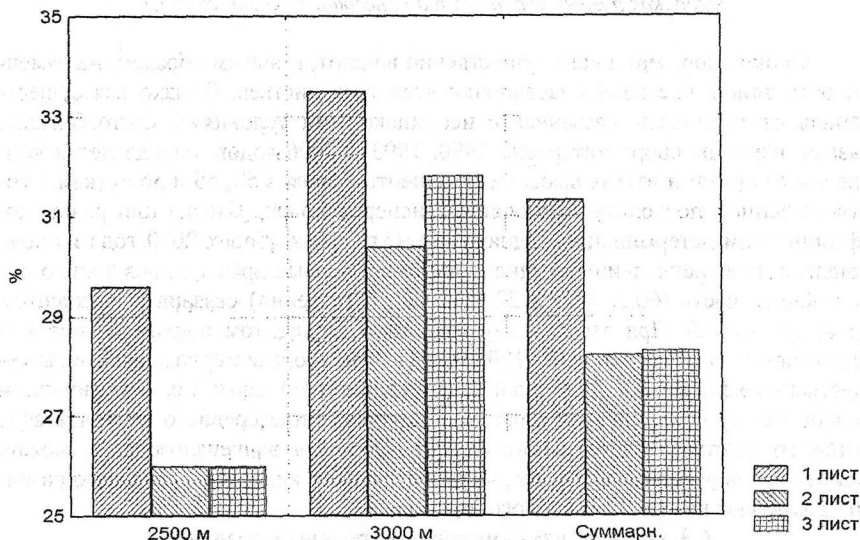


Рис. 6. Доля длины листовой пластиночки в длине самого листа в объединённой выборке ($n = 300$ шт.) Снегового хребта

Минимальные значения компоненты длины листовой пластиночки в общей длине листа отмечены для второго листа.

При сравнительном анализе средних значений листовых признаков разнго-годовых выборок каждого года в пределах обеих высот выяснилось, что, больше всего, существенно по t - критерию Стьюдента различаются средние показатели первого листа.

Среди учтённых линейных признаков листа для показателя длины черешка, особенно при сравнении разновысотных выборок, характерны больше всего достоверные различия по t – критерию Стьюдента. Признаки листовой пластинки являются сравнительно более устойчивыми, т.е. толерантными, чем относительно пластичного признака – длины черешка листа.

Результаты дисперсионного анализа показали, что высота над ур. м. существенно, на самом высоком уровне (99.9%) достоверности, влияет на изменчивость длины среднего листочка и черешка первого листа. При этом компонента дисперсии колеблется от 2.4 до 7.2 %. На изменчивость остальных признаков учтенных листьев высота над уровнем моря значимого влияния не оказывает, и оно носит случайный характер.

Итоги регрессионного анализа показали, что вся изменчивость, обусловленная разнообразными условиями высотных уровней, связана с небольшим высотным градиентом ($\Delta h = 500$ м), поскольку коэффициент детерминации (r^2 , %) равен компоненте дисперсии (h^2 , %).

При этом между высотным градиентом и рассматриваемыми признаками отмечены существенные значения отрицательной корреляционной связи. Иными словами, с возрастанием высотного уровня в условиях Снегового хребта уменьшаются средние значения континуальных признаков листа.

ВЫВОДЫ

1. Континуальные признаки генеративного побега *Trifolium raddeanum* в условиях Снегового и Богосского хребтов проявляют значительно большую разногодичную вариабельность, тогда как изменчивость дискретных признаков генеративного побега в тех временных интервалах не всегда значимо. Выделены признаки со сравнительно высокой изменчивостью и признаки с низкой вариабельностью.

2. В преобладающем большинстве случаев сроки сбора материала существенно влияют на изменчивость всех учтённых континуальных признаков. В период массового цветения растения имеют сравнительно более высокие показатели средних значений большинства континуальных и дискретных признаков.

3. В условиях 2500 м над ур. м. растения имеют значительно высокие показатели средних значений континуальных и дискретных признаков, чем таковые у особей с высоты 3000 м.

4. С увеличением высоты над уровнем моря повышается показатель эффективности репродуктивного усилия (отношение массы семян к массе плодов). В этом же направлении наблюдается уменьшение двусемянных плодов, массы соцветия, массы плодов и увеличение числа плодов и общего числа семян на соцветие.

5. В диапазоне высот от 2500 до 3000 м средние значения сухой массы генеративного побега в целом и его компонентов (сухой массы стебля, листьев и соцветия) как в каждой, так и в объединённой выборках уменьшаются. На уровне 3000 м вариабельность этих признаков колеблется в относительно узких пределах. Наиболее устойчивой является сухая масса соцветия, при сравнительно высокой пластичности признаков вегетативной сферы – сухой массы стебля и листьев.

6. Разногодичные условия существенно влияют на вариабельность признаков листа данного вида. У растений в фазе массового цветения, выявлены относительно высокие показатели средних величин линейных признаков среднего листочка и длины черешка листа, чем соответствующие значения на стадии начала и конца цветения.

СПИСОК ТРУДОВ ХАБИБОВА АЛИ АЛИЕВИЧА

1. Хабибов, А.А. Влияние сроков сбора материала на изменчивость листовых признаков генеративного побега клевера Радде (*Trifolium raddeanum* Trautv.) из природной популяции Высокогорного Дагестана / А.А. Хабибов, А.Д. Хабибов // Циклы. Материалы третьей междуна. конфер. – Ставрополь-Кисловодск, 2001. – Ч. 3. – С. 73–74.

2. Хабибов, А.Д. Внутри- и межпопуляционная изменчивость морфологических признаков генеративных побегов четырех видов *Trifolium* L. в Горном Дагестане / А.Д. Хабибов, А.А. Хабибов // Растительные ресурсы. – 2002. – Том 38. – Выпуск 2. – С. 1–15.

3. Хабибов, А.Д. Некоторые результаты оценки роли экологических факторов в проявлении межпопуляционной дифференциации по признакам листьев у видов клевера в горных экосистемах Дагестана / А.Д. Хабибов, А.А. Хабибов // Вестник Дагестанского научного центра. – 2003. – № 14. – С. 54–65.

4. Хабибов, А.А. Сезонная динамика изменчивости структуры генеративного побега дагестанского высокогорного эндема – клевера Радде (*Trifolium raddeanum* Trautv.) / А.А. Хабибов, А.Д. Хабибов // Материалы XXII научного совещания ботанических садов Северного Кавказа, посвящённого 25-летию Субтропического ботанического сада Кубани. – Сочи, 2003. – С. 109–110.

5. Хабибов, А.А. Погодичная динамика структуры изменчивости признаков листа генеративного побега дагестанского эндема клевера Радде (*Trifolium raddeanum* Trautv.) в условиях высокогорья Дагестана / А.А. Хабибов, А.Д. Хабибов // Материалы XVIII научно-практической конф. по охране природы Дагестана. – Махачкала, 2003. – С. 203–205.

6. Хабибов, А.А. Погодичная и сезонная динамика изменчивости признаков генеративного побега дагестанского эндема *Trifolium raddeanum* Trautv. / А.А. Хабибов, А.Д. Хабибов // Материалы докладов VII Международной конференции «Биологическое разнообразие Кавказа». – Теберда, 2005. – С. 104–107.

7. Хабибов, А.Д. Изменчивость морфологических признаков семени дагестанского высокогорного эндема *Trifolium raddeanum* Trautv. / А.Д. Хабибов, А.А. Хабибов, Ш.М. Зубаирова // Материалы XIX межреспубликанской научно-практической конференции «Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий». – Краснодар, 2006. – С. 53–55.

8. Хабибов, А.Д. Влияние некоторых факторов на изменчивость морфологических признаков генеративного побега дагестанского высокогорного эндема *Trifolium raddeanum* Trautv. / А.Д. Хабибов, А.А. Хабибов, Р.А. Муртазаев, М.А. Магомедов // Мат-лы XX Межреспубликанской научно-практической конференции «Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий». – Краснодар, 2007. – С.44–47.

9. Хабибов, А.А. Структура изменчивости признаков листа генеративно-го побега дагестанского высокогорного эндема *Trifolium raddeanum* Trautv. со Снегового хребта / А.А. Хабибов, А.Д. Хабибов // Материалы докладов IX Международной конференции «Биологическое разнообразие Кавказа», посвященной 65-летию Г.М. Абдурахманова. – Махачкала: ИПЭ РД, 2007. – С. 119–121.

10. Хабибов, А.Д. О структуре изменчивости биомассы генеративного побега дагестанского эндема *Trifolium raddeanum* Trautv. по годам сбора / А.Д. Хабибов, А.А. Хабибов, П.М. Муратчаева // Аридные экосистемы. – 2007. – Том 13. – № 33–34. – С. 118–125.

11. Хабибов, А.Д. Структура изменчивости признаков листа генеративного побега дагестанского высокогорного эндема *Trifolium raddeanum* Trautv. / А.Д. Хабибов, А.А. Хабибов, Р.А. Муртазалиев, М.А. Магомедов // Мат-лы Международной конференции «Горные экосистемы и их компонентеты». Труды международной конференции. – М.: Т-во научных изданий КМК, 2007. – Часть 3. – С. 153–161.

12. Хабибов, А.Д. Некоторые популяционно-экологические аспекты адаптивных стратегий видов *Trifolium* L. из Горного Дагестана / А.Д. Хабибов, А.А. Хабибов // Юг России: экология, развитие. – 2008. – № 2. – С. 62–70.

13. Хабибов, А.Д. Анализ структуры изменчивости листовых признаков генеративного побега дагестанского высокогорного палеоэндема клевера Радде (*Trifolium raddeanum* Trautv.) в условиях Снегового хребта / А.Д. Хабибов, А.А. Хабибов // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий. Мат-лы XXI Межреспубликанской научно-практической конференции. – Краснодар, 2008. – С. 30–33.

14. Хабибов, А.Д. Погодичная динамика структуры изменчивости весовых признаков генеративного побега дагестанского высокогорного эндема *Trifolium raddeanum* Trautv. / А.Д. Хабибов, А.А. Хабибов // Современное состояние и пути развития популяционной биологии. Мат-лы X Всероссийского популяционного семинара. – Ижевск, 2008. – С. 206–208.

15. Хабибов, А.А. Характер изменчивости морфологических признаков соцветий *Trifolium raddeanum* Trautv. в зависимости от высоты над уровнем моря / А.А. Хабибов, А.Д. Хабибов, Р.А. Муртазалиев // Закономерности распространения, воспроизведения и адаптации растений и животных. Мат-лы Всероссийской конференции, посвящённой 80-летию профессора А. Г. Юсуфова. – Махачкала, 2010. – С. 106–110.

Подписано в печать 01.03.2012г.
Формат 60x84_{1/16}. Печать ризографная. Бумага офсетная.
Гарнитура «Таймс». Усл. л. л. 1,5. Тираж 100 экз.



Отпечатано в типографии АЛЕФ, ИП Овчинников М.А.
367000, РД, г.Махачкала, пр. И.Шамиля 35
Тел.: +7-903-477-55-64, +7-988-2000-164
E-mail: alefgraf@mail.ru