

**РОЛЬ РЕЖИМА ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ЭКОСИСТЕМЫ  
В СТРУКТУРЕ ИЗМЕНЧИВОСТИ НЕКОТОРЫХ ЭЛЕМЕНТОВ  
СЕМЕННОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ ЭНДЕМИКА ДАГЕСТАНА – АСТРАГАЛА ЩЕЛЬНОГО**

© 2020 г. А.Д. Хабибов, М.М. Маллалиев

*Горный ботанический сад Дагестанского федерального исследовательского центра РАН  
Россия, 367000, Республика Дагестан, г. Махачкала, ул. Гаджиева, д. 45  
E-mail: Gakvari05@mail.ru, maxim.mallaliev@yandex.ru*

Поступила в редакцию 14.10.2019. После доработки 01.03.2020. Принята к публикации 01.03.2020

Проведён сравнительный анализ и дана оценка структуры вариабельности восьми (размерных, числовых, весовых и индексных) признаков семенной продуктивности двух разновысотных (1100 и 1750 м н.у.м. БС) популяций вегетативно подвижного представителя древесной флоры – кустарничка, внесенного в Красные книги Российской Федерации и Республики Дагестан, – астрагала щельного (*Astragalus fissuralis* Alexeenko (Fabaceae)) из среднего горного пояса Внутреннегорного Дагестана. Работа выполнена на популяционном уровне. В результате суммарной статистики, корреляционного и дисперсионного анализов выявлены и оценены как различия средних показателей признаков, так и силы влияния антропогенного фактора – режима использования экосистемы на изменчивость этих признаков семенной продуктивности, непосредственно связанных с адаптивной стратегией. Установлено, что в сравнительно неблагоприятных условиях природы у растений этого раритетного вида в коротких бобах развивается, как правило, малое (одно или два) число крупных семян, в отличие от интродуцентов. При этом в естественных условиях, в отличие от охраняемых территорий, увеличивается доля весовых характеристик, связанных с адаптивной (репродуктивной) стратегией и эффективностью репродуктивного усилия (масса семени и семян из плода, доля массы семян из плода, выделяемая, собственно, на репродукцию).

Однако отмечено, что в более качественных условиях интродукции растения этого эндемика Дагестана и России на обоих разновысотных участках экспериментальных баз Горного ботанического сада Дагестанского федерального исследовательского центра РАН развивают вегетативную массу, увеличивают свои размерные (удлиняется плод) и числовые (увеличивается количество сравнительно лёгких и мелких семян) показатели, и вследствие этого изменяются весовые (утяжеляются плоды) признаки. Иначе говоря, при интродукции развитие получают размеры (геометрические величины) плода, а при естественных условиях – весовые (физические показатели) признаки боба и семени. Установлено, что режим использования экосистемы существенно влияет на изменчивость этих признаков генеративной сферы, а сила влияния этого антропогенного фактора колеблется от 23.6 до 79.3%.

*Ключевые слова:* астрагал щельный, признаки семенной продуктивности, размерные признаки, весовые признаки, числовые признаки, индексные признаки, плод, семя, суммарная статистика, корреляционный анализ, дисперсионный анализ.

**DOI: 10.24411/1993-3916-2020-10108**

Вследствие усиления антропогенных изменений природной флоры весьма актуальными становятся исследования легко уязвимых эндемичных, редких и исчезающих видов растений. Навсегда теряя какой-либо вид растения, мы лишаемся возможности открыть в нём пока ещё не известные нам достоинства, поэтому каждый исчезнувший вид – это невозвратимая утрата (Редкие ..., 1983). И только разностороннее изучение внутри- и межпопуляционной изменчивости, тактик и стратегий выживания и адаптивного потенциала этих видов могут в общих чертах дать объективную оценку состояния ценопопуляций, на основе чего можно организовать их действенную охрану.

Вместе с тем такие виды растений часто характеризуются узкой специализацией и приспособленностью к строго определённым условиям существования и, как следствие,

прерывистым распространением даже в пределах основного ареала (Горчаковский, Зуева, 1984). Они обладают пониженными адаптационными возможностями, поскольку не в состоянии приспособиться к меняющимся условиям среды, не выдерживают конкуренции со стороны других видов и в результате исчезают первыми. В силу этих причин редкие виды легко уязвимы и требуют к себе особого внимания (Артамонов, 1989). Поэтому они приурочены главным образом к местам с ограниченным числом видов и проективным покрытием растительности. Причиной сравнительно слабого адаптивного резерва при интродукции и ограниченного ареала, на наш взгляд, является относительно узкая норма реакции, определяемая генотипом.

Адаптационный потенциал растений можно выявить по их реакции на меняющиеся условия среды. Адаптируется не отдельный признак, а целое растение через изменения этих признаков и свойств, для которых генотипом определены нормы реакции. Особое внимание необходимо уделять изучению семян и семенной продуктивности как основы размножения и интродукции, что позволит выявить возможности их выращивания в качестве самого надёжного метода охраны в условиях ботанических садов.

Однако сохранение вида в условиях естественной среды его обитания наиболее целесообразно, поскольку при этом обеспечивается сохранность основного генофонда и устраняются возможности его изменения под влиянием отбора в нетипичных условиях среды. В то же время для выявления направленности адаптивных изменений и сравнительного анализа эндемичных видов многие считают необходимым использовать оба варианта – изучение в условиях природы и интродукции. В конечном итоге выявление адаптивности видов в гетерогенной среде можно рассматривать в качестве решающего условия расширения ареала интродуцируемых растений.

Наиболее перспективным методом изучения редких и эндемичных растений многие считают исследование их популяций, поскольку именно они являются естественноисторической и эволюционной единицей существования вида.

Цель настоящего исследования состоит в сравнительном изучении роли антропогенного фактора в структуре изменчивости семи признаков семенной продуктивности и эффективности репродуктивного усилия эндемика Дагестана – кустарничка, занесенного в «Красную книгу Российской Федерации» (2008) и «Красную книгу Республики Дагестан» (2009) – астрагала щельного (*Astragalus fissuralis* Alexeenko (Fabaceae)), распространенного в среднем горном поясе Внутреннего Дагестана на высотах 1100 и 1750 м н.у.м. БС. Он также занесен в Красную книгу Международного союза охраны природы (МСОП; Red List ..., 2013) и выделен как приоритетный с точки зрения охраны. Кроме того, специалисты по категориям и критериям МСОП относят этот астрагал к уязвимым (VU) видам (Гельтман и др., 2015).

Предварительные результаты структуры изменчивости некоторых элементов семенной продуктивности этого эндемика в зависимости от высотного фактора мы уже сообщали ранее (Хабибов, Муратчаева, 2017; Хабибов, Маллалиев, 2018).

### Материалы и методы

Сбор плодов и семян эндемика РД и РФ *Astragalus fissuralis* Alexeenko был проведён в 2014 г. на фазе завершения стадии семеношения от интродуцентов на опытных участках и из природных популяций восьми выборок ( $As_1, As_2 \dots, As_8$ ) на Цудахарской (ЦЭБ) и Гунибской (ГЭБ) экспериментальных базах Горного ботанического сада Дагестанского федерального исследовательского центра РАН (ДФИЦ РАН), расположенных в среднем горном поясе на высотах 1100 и 1750 м н.у.м. БС соответственно. Основные характеристики мест и сроков сбора выборок и условные обозначения участков приведены в таблице 1. В среднем у 10 целых, максимально развитых и непоражённых плодов каждой выборки учитывали в общей сложности 23 признака, из которых были интерпретированы только 8. Это следующие показатели: размеры (мм) – длина ( $a$ ), ширина ( $b$ ), толщина ( $c$ ) плода; масса (мг) – плода ( $d$ ), семян из боба ( $d_1$ ); количество (шт.) – число ( $n$ ) семян в плоде. Кроме того, дополнительно были вычислены масса семени ( $d_1/n$ ) и эффективность репродуктивного усилия ( $d_1/d$ ), показывающая конкретную долю массы семян в сухом весе плодов, выделяемую на репродукцию.

Репродуктивное усилие является главным показателем адаптивной (репродуктивной) стратегии, и в пределах генеративного побега его определяют доли ресурсов, выделяемых на репродукцию (Хабибов, Муратчаева, 2010; Хабибов и др., 2011). Работа выполнена на популяционном уровне: для

каждого учтённого признака в результате биометрической обработки данных по общепринятым методикам были получены характеристики суммарной статистики с последующим использованием методов корреляционного, дисперсионного и регрессионного анализов (Зайцев, 1983; Лакин, 1990). Компоненты дисперсии определяли по Н.А. Плохинскому (1970). При проведении части расчётов использовался ПСП Statgraf version 3.0. Shareware и система анализа данных Statistica 5.5.

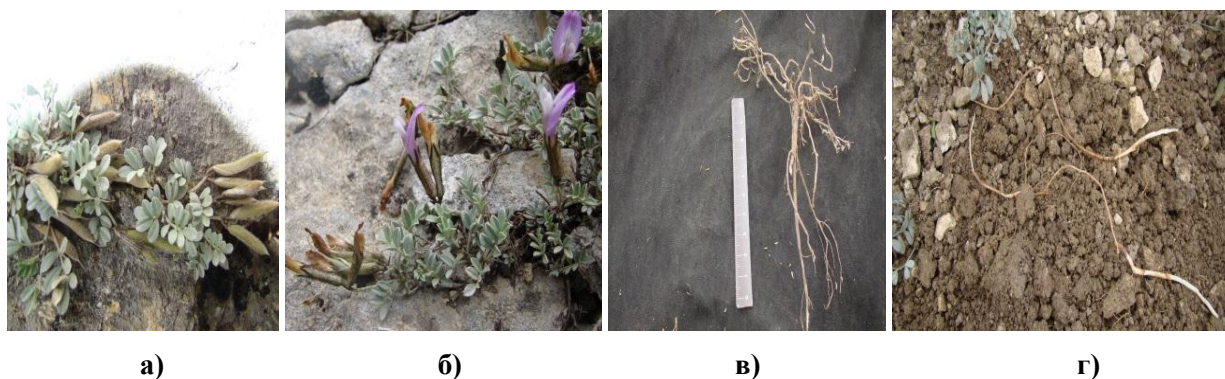
**Таблица 1.** Районы и характеристика мест сбора выборок *Astragalus fissuralis* в среднем горном поясе Внутреннегорного Дагестана.

Индекс выборки	Дата сбора	Район			Экологический фактор – высота склона (м н.у.м. БС) северной экспозиции	РИЭ
		Естественно-исторический	Географический	Административный (населённые пункты, урочище)		
As <sub>4</sub>	19.07.2014	Внутреннегорный	Гунибское плато	Верхний Гуниб, за тоннелем	1750	Летние пастбища
As <sub>5</sub>	21.06.2014			Верхний Гуниб, ГЭБ		Заповедный
As <sub>6</sub>	17.06.2014		Гора Чакулабек	Окр. с. Цудахар Левашинского р-на, за ограждением ЦЭБ		Интенсивно выпасаемые пастбища
As <sub>7</sub>				Окр. с. Цудахар Левашинского р-на, ЦЭБ		Заповедный

**Примечания к таблице 1-3:** As – *Astragalus fissuralis*, индекс – порядковый номер популяции, которой соответствует место сбора и район местонахождения по таблице, РИЭ – режим использования экосистемы.

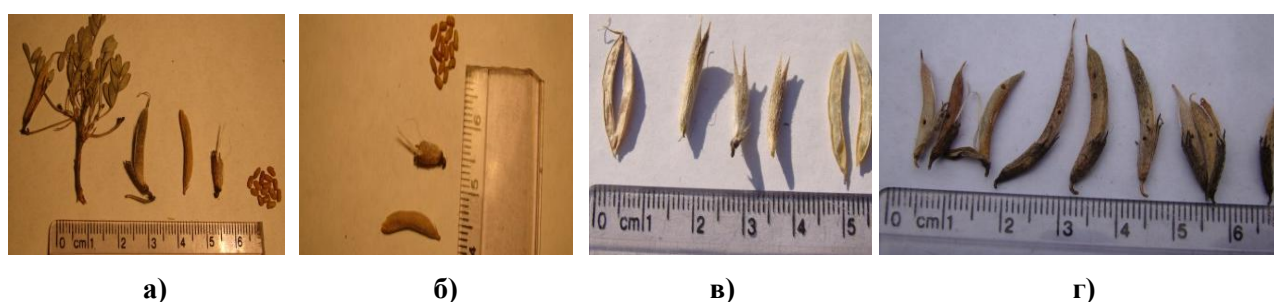
### Результаты и обсуждение

Известно, что семенная продуктивность видов цветковых растений зависит как от целого комплекса внутренних и внешних факторов (погодные условия конкретного сезона, особенно во время цветения и созревания семян, агроклиматических условий года, происхождения, репродукции, возраста растений; Работнов, 1950), так и от онтогенетических моментов: числа генеративных побегов (стволовиков) на особи, числа боковых ветвей (стеблей) на генеративном побеге, числа соцветий на боковых ветвях, числа цветков (плодов) в соцветии и числа семян в плоде. Для видов растений, использующих перекрёстное опыление, также велика роль и насекомых-опылителей. Астрагал щельный оправдывает своё видовое название, так как произрастает преимущественно в трещинах скал среднего горного пояса (рис. 1 а, б).



**Рис. 1.** Особенности типичного местопроизрастания (а, б) и размножения (в, г) *Astragalus fissuralis*.

В пределах генеративного побега или соцветия сроки прохождения фенологических фаз развития, как и у многих видов травянистых растений из рода этого кустарничка, не совпадают, что связано с естественным отбором. Из четырёх узколокальных эндемичных видов астрагала Дагестана (*Astragalus fissuralis*, *A. charadze* Grossh., *A. daghestanicus* Grossh. и *A. salatavicus* Bunge) астрагал щельный является единственным вегетативно подвижным кустарничком, который размножается и семенами, и корневищами (подземными стеблями; рис. 1 в, г). Для этого мелкого кустарничка с тонкими, ветвистыми серебристо-опушенными стеблями 8-10 см высотой, прижатого к субстрату, в жёстких условиях трещин известняковых скал, среди камней среднего горного пояса (800-1000 м н.у.м. БС), на наш взгляд, характерно преобладание вегетативного размножения над семенным. Для серебристо-опушенных плодов (бобов) объединённой выборки астрагала щельного характерно значительное колебание размеров (рис. 2).



**Рис. 2.** Составляющие семенной продуктивности *Astragalus fissuralis* (а, б), внутреннее строение плода (в), поражённые фитофагами (насекомыми) плоды (г).

Вообще, боб считается производным листовки. Согласно утверждениям З.Т. Артюшенко и А.А. Фёдорова (1986), это очень близкие между собой типы плодов и строгих различий между листовкой и бобом не имеется. Самые крупные плоды данного эндемика нами получены в условиях посева семенного материала на участке ГЭБ, где отмечена минимальная (13.7%) поражаемость вредителями (табл. 2). В других выборках этого вида доля поражения плодов фитофагами высокая и в среднем составляет 61.4%. При этом главным образом поражаются семена. К примеру, у 89 поражённых плодов целыми оказались только 47 семян, хотя их число в бобе колеблется от 1 до 12. Поражению фитофагами (насекомыми) способствует довольно разогретый в летних условиях субстрат (скала), на который плоды полегают под действием собственного веса.

При сравнительном анализе структуры изменчивости размерных признаков плода объединённой выборки  $As_{21}$  ( $n=41$ ) *A. fissuralis* выяснилось, что абсолютная и относительная вариабельность длины боба ( $a$ ) значительно выше, чем соответствующие величины ширины ( $b$ ) и толщины ( $c$ ) плода (табл. 2, рис. 2). Кроме того, из сравниваемых размерных характеристик плода этот линейный сравнительно лабильный признак отличается и максимальными показателями размаха и частного (соотношения) крайних (наибольшей и наименьшей) величин. При этом минимальные значения всех выше отмеченных показателей, исключая относительную изменчивость, отмечены у сравнительно устойчивого признака – толщины боба ( $c$ ). Однако показатели асимметрии и эксцесса всех трёх размерных признаков по  $t$ -критерию Стьюдента существенно не отклоняются от нормального распределения, и отклонения носят случайный характер. В то же время от размерных признаков сравнительно высокими величинами относительной изменчивости отличаются весовые признаки – сухая масса плода ( $d$ ), семени ( $d_1/n$ ) и, особенно, семян из плода ( $d_1$ ). При этом показатели абсолютной изменчивости ( $S_x$ ) весовых признаков – массы семени ( $d_1/n$ ) и эффективность репродуктивного усилия ( $d_1/d$ ) очень низкие. Весовые признаки, по утверждению С.А. Мамаева (1975), характеризуются в 2-3 раза более высоким уровнем изменчивости, чем размерные. Помимо того, средняя сухая масса семян из плода ( $d_1$ ) в 4 и более, а масса семени ( $d_1/n$ ) – в 10 и более раз легче таковой плода ( $d$ ), с одной стороны, и, с другой, для массы семян из плода ( $d_1$ ) характерны максимальные величины всех рассматриваемых характеристик изменчивости, включая показатели скошенности и островершинности. Показатель асимметрии для массы семян из плода ( $d_1$ ) существенно, с высоким уровнем (99.0%) достоверности, отклоняется по  $t$ -критерию Стьюдента от нормального распределения. Подобное, на

наш взгляд, связано с большей долей пораженных фитофагами семян в плоде. Для сухой массы семени ( $d_1/n$ ) только у показателя асимметрии отмечено существенное отклонение от нормального распределения. Величины эксцесса для всех рассматриваемых признаков не существенны, и различия от нормального распределения носят случайный характер.

**Таблица 2.** Сравнительная характеристика изменчивости признаков семенной продуктивности объединённой выборки *Astragalus fissuralis* ( $n=41$ ) при  $df=39$ : 2.024, 2.704 и 3.551.

Признаки	$\bar{X} \pm S_x$ ( $\sum \sum As_{21}$ )	Cv, %	Min	Max	Размах	Max/Min	As		Ex	
							П	t ( $m_A=0.383$ )	П	t ( $m_E=0.765$ )
<i>a</i>	15.9±0.53	21.5	8	23	15	2.88	-0.33	-0.862	-0.22	-0.288
<i>b</i>	2.6±0.06	14.7	1.85	3.43	1.58	1.85	0.22	0.574	-0.50	-0.654
<i>c</i>	1.9±0.05	17.9	1.13	2.86	1.73	2.53	0.48	1.253	0.58	0.758
<i>d</i>	16.4±0.93	36.1	6	30	24	5.00	0.59	1.540	-0.24	-0.314
<i>n</i>	2.7±0.25	60.4	1	6	5	6.00	0.78	2.037*	-0.62	-0.810
<i>d<sub>1</sub></i>	3.3±0.28	54.9	0.9	8	7.1	8.89	1.21	3.159**	1.03	1.346
<i>d<sub>1</sub>/d</i>	0.21±0.015	46.1	0.07	0.43	0.36	6.14	0.49	1.279	-0.74	-0.967
<i>d<sub>1</sub>/n</i>	1.5±0.12	51.0	0.5	4	3.5	8.00	0.86	2.245*	1.39	1.817

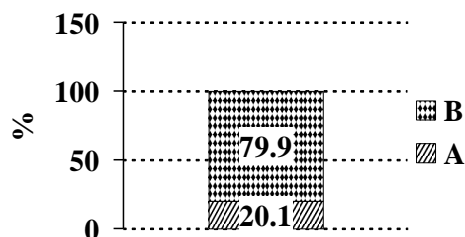
**Примечания к таблицам 2-5.** Учтённые признаки: *a* – длина, *b* – ширина, *c* – толщина, *d* – масса плода (боба); *n* – число семян в плоде; *d<sub>1</sub>* – масса семян из плода; *d<sub>1</sub>/d* – эффективность репродуктивного усилия, *d<sub>1</sub>/n* – масса семени, ( $\sum \sum As_{21}$ ) – объединённая выборка,  $\bar{X} \pm S_x$  – среднее арифметическое значение признака с её ошибкой, Cv – коэффициент вариации в %, П – показатель асимметрии или эксцесса и *t*-критерий Стьюдента, Ex – эксцесс, As – асимметрия,  $m_A$  – ошибка показателя асимметрии,  $m_E$  – ошибка показателя эксцесса. Вероятность составляет: \* –  $P < 0.05$ , \*\* –  $P < 0.01$ , \*\*\* –  $P < 0.001$ .

Выше отмеченное обстоятельство – высокая доля поражённых фитофагами семян (в пределах природной популяции достигает 74.5%) является, по нашему мнению, также источником или мотивом низкого процента (20.1%) средней массы семян в общей сухой массе боба (рис. 3). Сухая масса створок плода ( $d-d_1$ ) почти в 4 раза (3.98) выше таковой средней массы семян в бобе объединённой выборки ( $n=41$ ). Вместе с тем специфически высокой вариабельностью отличаются признаки, определяющие число органов и при их математической интерпретации, согласно утверждению С.А. Мамаева (1975), необходим особый подход. Пока новые подходы в математической интерпретации для изменчивости числовых признаков нами не отмечены, хотя А.Ф. Бабицкий (2016) выделил критерии для оценки биологических количественных признаков и обосновал применение дисперсионного анализа количественных признаков в агрономическом полевом эксперименте. Для числа семян в плоде (*n*), которое в пределах плода данного вида колеблется от 1 до 12, отмечены как сравнительно низкие средние величины, так и относительно высокие значения абсолютной и максимальные величины относительной изменчивости. Показатели асимметрии и эксцесса этого признака отрицательны, существенно не отклоняются от нормального распределения, и носят случайный характер. Вообще, показатель отрицательного эксцесса, согласно Г.Н. Зайцеву (1973), не может быть меньше, чем -2, это значение указывает, что данная объединённая выборка состоит из вариантов, относящихся к различным совокупностям. Положительный эксцесс по своей величине теоретически не ограничен. Эксцесс считается незначительным, если  $Ex < 0.4$ .

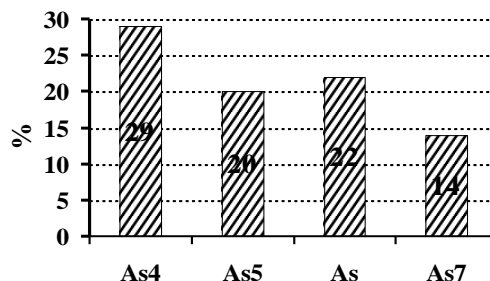
Особый интерес представляет эффективность репродуктивного усилия ( $d_1/d$ ), которая показывает отношение массы зрелых целых семян из плода к общей массе самого боба. Этот показатель может быть представлен и другими способами в пределах генеративного побега (Магомедмирзаев, 1990).

Эндемик – астрагал щельный – только на семенное размножение выделяет небольшую долю массы ( $(d_1/d) \cdot 100 = 3.3/16.4 = 20.1\%$ ), что, вероятно, связано с вегетативной подвижностью данного вида или может быть объяснено большой поражённостью семян фитофагами. По этой же причине, как нам

кажется, значителен размах (0.36) максимальных и минимальных вариантов этого относительного признака, хотя таковые прочно связаны с генотипом (табл. 2). Кроме того, показатели асимметрии и эксцесса этого признака также отрицательны и не отклоняются существенно от нормального распределения. При этом масса семени ( $d_1/n$ ) по всем рассматриваемым здесь показателям изменчивости занимает промежуточное положение (табл. 2).



**Рис. 3.** Структура распределения сухой массы плода (%) *Astragalis fissuralis*. Условные обозначения: А – доля сухой массы створок плода, В – доля сухой массы семян в бобе.



**Рис. 4.** Показатели эффективности репродуктивного усилия ( $d_1/d$ ) *Astragalis fissuralis* в естественных условиях ( $As_4$  и  $As_6$ ) и при заповедном режиме ( $As_5$  и  $As_7$ ).

При сравнительном анализе двух разновысотных (1100 и 1750 м н.у.м. БС) выборок по режиму использования экосистемы выяснилось, что в условиях интродукции ( $As_5$  и  $As_7$ ) отмечены относительно высокие средние показатели размерных ( $a$ ), весовых ( $d$ ) и количественных ( $n$ ) признаков, чем таковые из природных популяций ( $As_4$  и  $As_6$ ; табл. 3). Однако из этих признаков на высоте 1750 м н.у.м. БС средние показатели только количества семян в плоде ( $n$ ), а на высоте 1100 м н.у.м. БС – длины плода ( $a$ ) существенно, с высокой (99.9%) достоверностью, различаются по  $t$ -критерию Стьюдента. Различия этого критерия для остальных признаков носят случайный характер. Кроме того, на двух этих высотах в относительно одинаковой степени и достоверности (95.0% значимости) различаются также средние величины индексного признака – эффективности репродуктивного усилия ( $d_1/d$ ). При этом для средних показателей этого признака ( $d_1/d$ ) отмечена обратная тенденция, и в более качественных условиях Горного ботанического сада ДФИЦ РАН растения на чистую репродукцию выделяют меньшую долю сухой массы, чем в природных условиях (рис. 4). Так, на обоих высотных уровнях в условиях природы данная доля в полтора раза выше (1.45 и 1.57 соответственно), чем в условиях интродукции. Подобная тенденция отмечена и для средней массы семени ( $d_1/n$ ), которая в естественных условиях на обоих высотных уровнях значительно (в 3.83 и 1.64 раза соответственно) выше, чем у выборок интродуцентов. Однако превышение массы семени ( $d_1/n$ ) с разным режимом использования экосистемы на различных высотных уровнях не одинаково и в условиях 1100 м н.у.м. БС оно в 2 и более раза ( $3.83/1.64=2.34$ ) уступает таковому с Гунибского плато (1700 м н.у.м. БС). Кроме того, различия средних показателей этого весового признака ( $d_1/n$ ) при различном режиме использования экосистемы по  $t$ -критерию Стьюдента на обоих высотных уровнях доказаны с самой высокой достоверностью (99.9%). Последнее обстоятельство, на наш взгляд, связано тем, что на высоте 1100 м н.у.м. БС в обоих случаях (в природе и в режиме интродукции) данный эндемик рос в трещинах скал, и условия отличались только тем, что одна из скал находилась на территории Горного ботанического сада ДФИЦ РАН. Весьма важна роль данного признака ( $d_1/n$ ) на ранних этапах онтогенеза, особенно в природных условиях. Кроме того, на обоих высотных уровнях масса плода ( $d$ ) природных популяций отличается достаточно высокой долей (%) массы семян ( $d_1$ ), чем у интродуцентов, хотя во всех вариантах масса створок плода ( $d-d_1$ ) в 2 и более раз (2.37) превышает таковую у семян из плода (рис. 5а). При этом в обоих вариантах доля массы семян из плода в условиях высоты 1750 м н.у.м. БС хотя и незначительно, но превышает соответствующие показатели с высотного уровня 1100 м н.у.м. БС. В то же время средние значения числа семян из плода ( $n$ ) в 2.79 и 1.39 раза соответственно, в условиях природы обоих высотных уровней уступают таковым показателям выборок интродуцентов. Иначе говоря, в естественных условиях в плодах астрагала щельного формируется меньшее количество семян, однако они крупнее, чем при интродукции.

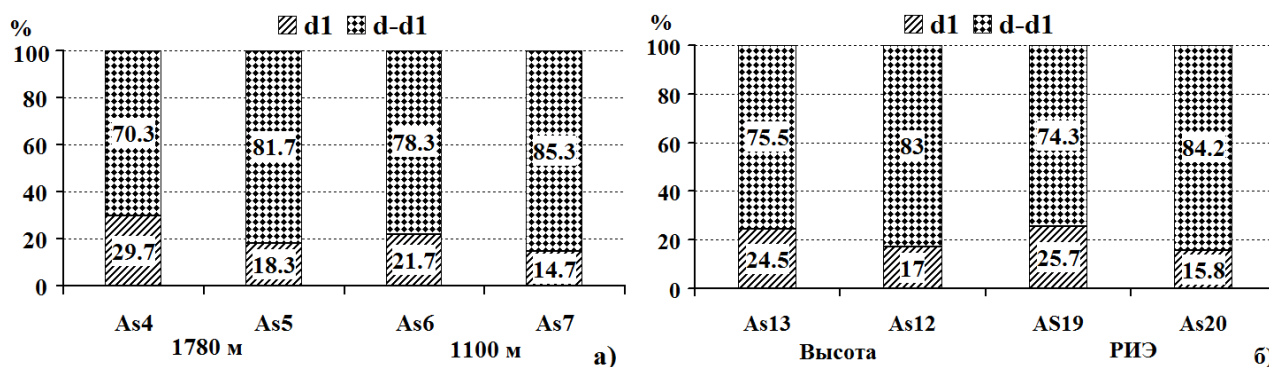
**Таблица 3.** Сравнительная характеристика средних показателей признаков семенной продуктивности *Astragalus fissuralis*, сравниваемых по режиму использования экосистемы (для t-критерия Стьюдента  $df=n_1+n_2-2$ ; для  $r_{xy}df=n-2=2$ ).

Высота, м н.у.м. БС	Выборки	N	a		b		c		d		n		$d_1$		$d_1/d$		$d_1/n$		$d-d_1$
			$\bar{X} \pm S_x$	Cv, %	$\bar{X} \pm S_x$	Cv, %	$\bar{X} \pm S_x$	Cv, %	$\bar{X} \pm S_x$	Cv, %	$\bar{X} \pm S_x$	Cv, %	$\bar{X} \pm S_x$	Cv, %	$\bar{X} \pm S_x$	Cv, %	$\bar{X} \pm S_x$	Cv, %	
1750	As <sub>4</sub> (прир.)	10	16.2±0.99	19.3	2.5±0.08	9.7	1.8±0.06	10.3	14.5±1.63	35.5	1.9±0.31	52.3	4.3±0.70	51.5	0.29±0.026	28.5	2.3±0.20	27.7	10.2
	As <sub>5</sub> (интр.)	7	17.7±1.60	23.9	2.5±0.18	19.0	1.6±0.10	16.9	16.9±2.38	37.4	5.3±0.29	14.3	3.1±0.24	20.7	0.20±0.026	33.6	0.6±0.04	17.7	13.8
	t-критерий (df=15)		-		-		-		-		8.019***		-		2.446*		8.333***		
	$\sum As_{13}$	17	16.8±0.87	21.2	2.5±0.08	13.7	1.7±0.06	13.7	15.5±1.36	36.1	3.3±0.47	58.6	3.8±0.44	47.9	0.25±0.021	34.5	1.6±0.24	62.7	11.7
1100	As <sub>6</sub> (прир.)	10	12.5±0.69	17.4	2.5±0.12	15.2	2.0±0.08	12.1	14.3±1.20	26.6	1.8±0.29	51.1	3.1±0.45	45.7	0.22±0.031	44.3	1.8±0.12	22.1	11.2
	As <sub>7</sub> (интр.)	14	17.1±0.61	13.3	2.8±0.10	13.1	2.1±0.11	19.1	19.1±1.84	35.9	2.5±0.34	51.4	2.8±0.53	70.9	0.14±0.016	43.4	1.1±0.11	36.6	16.3
	t-критерий (df=22)		4.995***		-		-		-		-		-		2.292*		4.294***		
	$\sum As_{12}$	24	15.2±0.65	20.9	2.7±0.08	15.2	2.1±0.07	16.6	17.1±1.26	36.1	2.2±0.24	53.4	2.9±0.36	59.6	0.17±0.018	50.4	1.4±0.11	37.3	14.2
t-критерий (df=39)			-		-		4.348***		-		2.083*		-		2.878**		-		
$r_{xy}$ между $\bar{X}$ и Cv, %, (df =n-2)			-		-		-		0.582		-0.983*		-		-0.719		-		
$\sum \sum$	$\sum As_{19}$ (прир.)	20	14.4±0.72	22.5	2.5±0.07	12.4	1.9±0.05	12.3	14.4±0.99	30.6	1.9±0.21	50.4	3.7±0.43	51.8	0.26±0.021	37.1	2.1±0.13	28.5	10.7
$\sum \sum$	$\sum As_{20}$ (интр.)	21	17.3±0.65	17.2	2.7±0.09	15.7	1.9±0.09	22.0	18.4±1.44	36.0	3.4±0.38	51.0	2.9±0.36	56.9	0.16±0.015	42.9	0.9±0.09	44.8	15.5
t-критерий (df=39)			2.99**		-		-		2.290*		4.373***		-		3.876***		7.595***		

**Примечания к таблицам 3-5.** Объединённые выборки:  $As_{12}=As_6+As_7$ ;  $As_{13}=As_4+As_5$ ;  $As_{19}=As_6+As_4$ ;

$As_{20}=As_7+As_5$ ;  $As_{21}=As_{19}+As_{20}$ ,  $df$  – число степеней свободы,  $t$  – критерий Стьюдента,  $r_{xy}$  – коэффициент корреляции, прочерк – существенные различия или связи отсутствуют.

Подобное, вероятно, связано со снабжением питательными веществами и метаболитами. В благоприятных условиях интродукции растение намного интенсивнее развивает вегетативную массу. В природных условиях в результате действия жёсткого естественного отбора растение старается в относительно кратчайший срок после себя оставить вполне плодовитое потомство. Следовательно, условия естественной среды и интродукции ставят перед растением разные цели и задачи отбора.



**Рис. 5.** Структура распределения доли (%) сухой массы по частям плода *Astragalus fissuralis* ( $d_1$  – доля сухой массы семян, ( $d-d_1$ ) – доля сухой массы створок с плодом): а) в естественных условиях ( $As_4$  и  $As_6$ ) и при заповедном режиме ( $As_5$  и  $As_7$ ); б) в условиях объединённых выборок с разных высот ( $\sum As_{13}$  – 1750 и  $\sum As_{12}$  – 1100 м н.у.м. БС) и режима использования экосистемы ( $\sum As_{19}$  – в естественных,  $\sum As_{20}$  – при заповедном режиме).

Кроме того, между средними показателями числа семян в плоде и их относительной изменчивостью наблюдаются непрочные, отрицательные значения с достоверностью 95%, существенные корреляционные связи ( $r_{xy}=-0.983^*$ ) при числе степеней свободы ( $df$ ) равным двум. Иначе говоря, с увеличением среднего показателя числа семян в плоде уменьшаются величины коэффициента вариации. Такие же отрицательные связи для числовых признаков клевера среднего – *Trifolium medium* L. этого же семейства нами были отмечены и ранее (Хумаева и др., 2016). М.М. Магомедмирзаев (1990) различал 3 группы фактов зависимости параметров изменчивости от размера и морфологической природы элементов организма. В данном исследовании величины корреляции (0.582 и -0.719) между относительной изменчивостью и средними показателями массы плода и эффективностью репродуктивного усилия достаточно высокие, но несущественные, что, вероятно, связано с объёмом выборок. Связи между остальными рассматриваемыми здесь признаками носят случайный характер.

При сравнении разновысотных объединённых выборок ( $\sum As_{13}$  и  $\sum As_{12}$ ) астрагала щельного между собой выяснилось, что в условиях среднего горного пояса на высоте 1750 м н.у.м. БС, средние показатели всех учтённых признаков выше, чем таковые с высоты 1100 м н.у.м. БС, за исключением четырёх признаков плода: ширины ( $b$ ), толщины ( $c$ ), массы плода ( $d$ ), а также массы створок ( $d-d_1$ ). Однако значения  $t$ -критерия Стьюдента существенны только для трёх признаков: толщины плода ( $c$ ), количества семян в плоде ( $n$ ) и эффективности репродуктивности усилия ( $d_1/d$ ). Также значительно выше (в 1.44 раза) и доля массы семян из плода ( $d_1$ ) в условиях большей высоты, чем 1100 м н.у.м. БС (рис. 5б).

При сопоставлении объединённых выборок по режиму использования экосистемы обнаружилось, что в условиях интродукции для растений этого вида характерны относительно высокие средние показатели размерных и числовых признаков боба, из которых различия по  $t$ -критерию Стьюдента существенны только длина ( $a$ ) и масса ( $d$ ) плода, а также количество семян в бобе ( $n$ ). Кроме того, природным популяциям присущи сравнительно высокие средние показатели относительных признаков ( $d_1/d$  и  $d_1/n$ ) и массы семян из плода ( $d_1$ ). При этом средние величины массы семени ( $d_1/n$ ) и



эффективности репродуктивного усилия ( $d_1/d$ ) различаются существенно, с высокой (99.9%) достоверностью по данному критерию. В то же время в естественных условиях, как и следовало ожидать, в 1.63 раза повышена доля массы семян с плода ( $d_1$ ), чем соответствующий показатель интродуцентов (рис. 5б). Следовательно, при различных режимах использования экосистемы отмечены частые и высоко значимые показатели  $t$ -критерия, чем таковые при высотном факторе.

Для большинства выборок в пределах признаков плода отмечены существенные корреляционные связи между шириной плода ( $b$ ), с одной стороны, длиной ( $a$ ), толщиной ( $c$ ), и сухой массой ( $d$ ) боба, с другой, при случайном характере таковых остальных вариантов этого признака (табл. 4). Такие же значимые корреляции наблюдаются между массой плода ( $d$ ) с числом ( $n$ ) и массой семян ( $d_1$ ) с боба.

**Таблица 4.** Сравнительная характеристика корреляционных связей ( $r_{xy}$ ) признаков семенной продуктивности в выборках *Astragalis fissuralis* ( $df=n-2$ ).

Выборки	df	$r_{xy}$ между признаками								
		a и b	a и c	a и d	a и n	a и d <sub>1</sub>	a и d <sub>1</sub> /d	a и d <sub>1</sub> /n	b и c	b и d
As <sub>4</sub>	8	–	–	–	–	–	–	–	–	–
As <sub>5</sub>	5	–	0.82*	–	–	0.80*	–	0.88*	0.84*	0.77*
As <sub>6</sub>	8	0.64*	–	–	–	–	–	–	–	–
As <sub>7</sub>	12	–	–	–	–	–	–	–	–	–
As <sub>12</sub>	22	0.69**	–	–	–	–	–	0.53*	–	0.47*
As <sub>13</sub>	15	0.58*	0.49*	–	–	–	–	–	0.63*	0.49*
As <sub>19</sub>	18	0.48*	–	–	–	–	–	–	–	–
As <sub>20</sub>	19	0.54*	–	–	–	–	–	–	0.48*	0.48*
As <sub>21</sub>	39	0.56***	–	0.34*	0.35*	–	–	–	0.44*	0.49**
$r_{xy}$ между признаками										
Выборки	b и n	b и d <sub>1</sub>	b и d <sub>1</sub> /d	b и d <sub>1</sub> /n	c и d	c и n	c и d <sub>1</sub>	c и d <sub>1</sub> /d	c и d <sub>1</sub> /n	d и n
As <sub>4</sub>	–	–	–	–	–	0.63*	–	–	–	0.81**
As <sub>5</sub>	–	–	0.83*	–	–	–	–	–	–	0.76*
As <sub>6</sub>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
As <sub>7</sub>	–	–	–	–	0.92***	0.55*	0.68*	–	0.65*	0.65*
As <sub>12</sub>	–	–	–	–	0.76***	0.51*	0.60*	–	–	0.65*
As <sub>13</sub>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
As <sub>19</sub>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0.67**
As <sub>20</sub>	–	–	–	–	0.80***	–	–	–	0.68**	–
As <sub>21</sub>	–	–	0.34*	–	0.64***	–	0.31*	–	–	0.44*
$r_{xy}$ между признаками										
Выборки	d и d <sub>1</sub>	d и d <sub>1</sub> /d	d и d <sub>1</sub> /n	n и d <sub>1</sub>	n и d <sub>1</sub> /d	n и d <sub>1</sub> /n	d <sub>1</sub> и d <sub>1</sub> /d	d <sub>1</sub> и d <sub>1</sub> /n	d <sub>1</sub> /d и d <sub>1</sub> /n	
As <sub>4</sub>	0.82**	–	–	0.92***	–	–	0.65*	–	–	
As <sub>5</sub>	–	0.89*	–	–	–	–	–	0.76*	–	
As <sub>6</sub>	–	–	–	0.88**	–	–	0.74*	–	–	
As <sub>7</sub>	0.78**	–	0.63*	0.83***	0.74**	–	0.88***	0.60*	–	
As <sub>12</sub>	0.60**	–	–	0.78***	–	–	0.69***	–	0.51*	
As <sub>13</sub>	–	–	–	–	–	0.81***	0.64*	–	0.61*	
As <sub>19</sub>	0.65**	–	–	0.86***	0.50*	–	0.70**	–	–	
As <sub>20</sub>	0.63**	–	0.51*	0.56*	0.67**	–	0.68**	0.43*	–	
As <sub>21</sub>	0.49**	–	–	0.42*	–	0.54**	0.69***	0.38*	0.54**	

Крепкие связи характерны, как и следовало ожидать, для самых последних признаков, т.е. между числом ( $n$ ) и массой семян ( $d_1$ ) из плода. Однако корреляции длины плода ( $a$ ) с массой семени ( $d_1/n$ ) отрицательны, поскольку в длинных плодах, как у многих зернобобовых культур, развивается обычно множество мелких семян. Несущественны в большинстве случаев связи относительных признаков – эффективности репродуктивного усилия ( $d_1/d$ ) и массы семени ( $d_1/n$ ) с двумя размерными признаками плода ( $a$  и  $b$ ). За исключением единичных случаев спорадические и негативные связи массы семени ( $d_1/n$ ) и количества ( $n$ ) семян из плода. С увеличением количества ( $n$ ) семян в плоде масса семени ( $d_1/n$ ) уменьшается, что, на наш взгляд, связано со снабжением питательными веществами и метаболитами. В то же время с увеличением массы плода ( $d$ ) уменьшается эффективность репродуктивного усилия ( $d_1/d$ ), что, вероятно, связано с относительно большей долей массы створок ( $d-d_1$ ) боба в плоде. Эффективность репродуктивного усилия ( $d_1/d$ ) также уменьшается с возрастом ширины ( $b$ ) плода, поскольку в крупных бобах отмечены семена большего размера. Крепкие связи наблюдаются, как предполагалось, между количеством семян в плоде ( $n$ ) и весовыми признаками – массой плода ( $d$ ) и массой семян в бобе ( $d_1$ ). Вышеотмеченные факты на обоих высотных уровнях подтверждают и результаты дисперсионного анализа, где учтённый фактор – режим использования экосистемы – существенно влияет на изменчивость только тех признаков, у которых закономерно средние показатели различаются по  $t$ -критерию Стьюдента (табл. 5).

**Таблица 5.** Результаты однофакторного дисперсионного анализа признаков семенной продуктивности *Astragalus fissuralis* по режиму использования экосистемы при  $df=1$ ,  $mS=SS$ .

При- знаки	Абсолютная высота местности, м н.у.м. БС						$\Sigma$		
	1750			1100					
	mS	F(1)	$h^2$ , %	mS	F(1)	$h^2$ , %	mS	F(1)	$h^2$ , %
$a$	–	–	–	121.90476	24.508***	52.7	88.28624	9.186**	19.6
$b$	–	–	–	–	–	–	–	–	–
$c$	–	–	–	–	–	–	–	–	–
$d$	–	–	–	–	–	–	162.34518	5.082*	11.5
$n$	47.200840	57.429***	79.3	–	–	–	25.526655	12.814**	24.7
$d_1$	–	–	–	–	–	–	–	–	–
$d_1/d$	0.0330361	5.557*	27.0	0.0413001	6.822*	23.6	0.972860	14.316***	26.9
$d_1/n$	12.382800	49.424***	76.7	2.6521905	16.446***	42.8	12.763774	49.672***	56.0

**Примечания к таблице 5:**  $\Sigma$  – объединённая выборка, mS – дисперсия, F – критерий Фишера с числом степеней свободы в скобках,  $h^2$  – сила влияния фактора, %.

В условиях высоты 1750 м н.у.м. БС среднее количество семян ( $n$ ) в плоде интродуцентов этого эндемика в 2 и более раз (2.79) выше, чем в природных популяциях. Сходные результаты получены и на высоте 1100 м н.у.м. БС, где в условиях экспериментальных участков средние величины длины плода значительно (в 1.37 раза) превышают соответствующие значения за ограждением. При этом на обоих высотных уровнях получены сходные показатели изменчивости массы семени ( $d_1/n$ ) и эффективности репродуктивного усилия ( $d_1/d$ ). У этих признаков величины  $F$  – критерия Фишера или силы влияния на изменчивость этих признаков существенны при одних и тех же уровнях достоверности. Для остальных учтённых признаков на обеих высотах различия средних величин и влияния данного фактора на вариабельность незначимы и они носят случайный характер. Похожие результаты получены и в однофакторном дисперсионном анализе признаков семенной продуктивности объединённой выборки *A. fissuralis* по режиму использования экосистемы (табл. 5,  $\Sigma$ ). Наиболее достоверно доказано влияние режима использования экосистемы на изменчивость массы семени ( $d_1/n$ )

и эффективности репродуктивного усилия ( $d_1/d$ ). На вариабельность длины плода ( $a$ ) и числа семян ( $n$ ) учтённый фактор влияет на одинаковом уровне достоверности (99.0%). Если влияние режима использования экосистемы на изменчивость массы плода ( $d$ ) незначительно, то воздействие этого фактора на вариабельность как массы семян с боба ( $d_1$ ), так и остальных рассматриваемых в настоящем исследовании размерных признаков плода, носит случайный характер. Таким образом, режим использования экосистемы в преобладающем большинстве случаев влияет на изменчивость весовых и числовых признаков репродуктивного характера.

### Выводы

1. Выявлена и оценена роль антропогенного фактора (режим использования экосистемы) на структуру изменчивости восьми признаков (размерных, количественных, весовых и индексных) семенной продуктивности эндемика Дагестана, кустарничка, внесенного в Красные книги РФ и РД – *Astragalus fissuralis* для двух популяций, расположенных на разных высотах (1100 и 1750 м н.у.м. БС) среднего горного пояса Внутреннегорного Дагестана.

2. Зафиксированы существенные различия по  $t$ -критерию Стьюдента средних показателей большинства признаков семенной продуктивности разновысотных выборок с разным режимом использования экосистемы.

3. Показано, что в более качественных условиях интродукции растения этого вида на обоих разновысотных (1100 и 1750 м н.у.м. БС) участках экспериментальных баз Горного ботанического сада ДФИЦ РАН развивают хорошую вегетативную массу, усиливают размерные (удлиняются плоды), количественные (увеличивается количество лёгких и мелких семян) и весовые (становятся тяжелыми плоды и створки бобов) признаки.

4. Отмечено, что в естественных условиях, в отличие от охраняемых территорий, у растений этого эндемика наблюдается иная адаптивная стратегия (репродуктивная), которая направлена на увеличение доли как весовых характеристик (масса семени и семян из плода), так и доли массы семян из плода (эффективность репродуктивного усилия), выделяемое собственно на репродукцию.

5. Установлено, что в природе главное внимание уделено развитию признаков, способствующих отбору более жизнеспособного потомства (на более коротких бобах развивается меньшее количество (одно или два) семян, но более крупных, чем при интродукции).

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Артамонов В.И. 1989. Редкие и исчезающие растения. М. 383 с.
- Артюшенко З.Т., Федоров А.А. 1986. Атлас по описательной морфологии высших растений: Плод. Л.: Наука. 392 с.
- Бабицкий А.Ф. 2016. Насколько обосновано применение дисперсионного анализа количественных признаков в агрономическом полевом эксперименте // Современные тенденции развития аграрного комплекса. Кишинев. С. 944-953.
- Гельтман Д.В., Литвинская С.А., Муртазалиев Р.А., Шванова В.В. 2015. Растения российской части Кавказа в Red List IUCN // Труды Дагестанского отделения РБО. Вып. 3. С. 17-24.
- Горчаковский П.Л., Зуева В.Н. 1984. Возрастная структура и динамика малых изолированных популяций уральских эндемичных астрагалов // Экология. № 3. С. 3-11.
- Зайцев Г.Н. 1983. Методика биометрических расчётов. М.: Наука. 256 с.
- Красная книга Республики Дагестан. 2009 / Ред. и сост. Г.М. Абдурахманов. Махачкала. 552 с.
- Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). 2008 / Ред. Ю.П. Трутнев и др.; Сост. Р.В. Камелин и др. М.: Товарищество научных изданий КМК. 855 с.
- Лакин Г.Ф. 1990. Биометрия. М.: Высшая школа. 352 с.
- Магомедмирзаев М.М. 1990. Введение в количественную морфогенетику. М.: Наука. 230 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.
- Плохинский Н.А. 1970. Биометрия. М.: Изд-во МГУ. 364 с.
- Работнов Т.А. 1950. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Труды БИН АН СССР. Серия 3 «Геоботаника». Вып. 6. М.-Л. С. 179-196.
- Редкие и исчезающие виды природной флоры СССР, культивируемые в ботанических садах и других интродукционных центрах страны. 1983 / Ре. П.И. Лапин и др. М.: Наука. 304 с.

- Хабибов А.Д., Маллалиев М.М. 2018. Межпопуляционная изменчивость некоторых признаков плодов эндемика Дагестана *Astragalus fissuralis* Alexeenko // Труды XIV Съезда РБО и конференции «Ботаника в современном мире». Т. I. Махачкала. С. 311-312.
- Хабибов А.Д., Муратчаева П.М.-С. 2010. Об изменчивости весовых признаков *Trifolium raddeanum* Trautv. в зависимости от сроков сбора // Аридные экосистемы. Т. 16. № 4 (44). С. 30-38.
- Хабибов А.Д., Муратчаева П.М.-С. 2017. Предварительные результаты анализа структуры изменчивости некоторых элементов семенной продуктивности эндемика Дагестана *Astragalus fissuralis* Alexeenko // Материалы XIX Международной научной конференции с элементами научной школы молодых учёных «Биологическое разнообразие Кавказа и Юга России». Т. I. Махачкала: Типография ИПЭ РД. С. 349-352.
- Хабибов А.Д., Муратчаева П.М.-С., Абдулаева Д.М. 2011. Сравнительный анализ структуры изменчивости весовых признаков генеративного побега *Trifolium pratense* L. в природных условиях Внутригорного Дагестана // Аридные экосистемы. Том 17. № 4 (49). С. 113-119.
- Хумаева У.Х., Хабибов А.Д., Муратчаева П.М.-С. 2016. Оценка структуры изменчивости морфологических признаков клевера среднего при интродукции в условиях Горного Дагестана // Аридные экосистемы. Т. 22. № 2 (67). С. 78-86. [*Khumaeva U.H., Khabibov A.D., Muratchaeva P.M.-S.* 2016. Assessment of the Structure of the Variability of Morphological Signs of *Trifolium Medium* L. Introduced under the Conditions of Mountainous Dagestan // Arid Ecosystems. Vol. 6. No. 2. P. 135-141.]
- Red List of the Endemic Plants of the Caucasus: Armenia, Azerbaijan, Georgia, Iran, Russia and Turkey. 2013 / Eds. J. Solomon, T. Shulkina, G.E. Schatz. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden (MSB) 125. Missouri Botanical Garden Press. Saint Louis. 451 p.