АРИДНЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ, 2024, том 30, № 2 (*99*)*, с. 67-72*

СИСТЕМНОЕ ИЗУЧЕНИЕ АРИДНЫХ ТЕРРИТОРИЙ

УДК 582.746:581.44(470.67)

БОЯРЫШНИК ОБЫКНОВЕННЫЙ В АРИДНЫХ УСЛОВИЯХ ДАГЕСТАНА

© 2024 г. М.Д. Залибеков, А.Р. Габибова

Горный ботанический сад
Россия, 367000, г. Махачкала, ул. М. Гаджиева, д. 45. E-mail: marat.zalibekov@mail.ru

Поступила в редакцию 01.11.2023. После доработки 30.11.2023. Принята к публикации 01.12.2023.

Боярышник обыкновенный (*Crataegus rhipidophylla* Gand.) – типичный представитель аридного редколесья Предгорного Дагестана. Произрастает в нижнем, среднем и верхнем горных поясах. Выявление закономерностей внутривидового и межпопуляционного разнообразия, в том числе по количественным признакам годичного побега и их адаптивным проявлениям в условиях интродукции, позволяет определить оптимум вида и адаптивный потенциал к конкретным аридным условиям произрастания.

В работе приводятся результаты эколого-географического эксперимента по высотному градиенту боярышника обыкновенного на примере годичного побега. Исследования проведены с использованием уникальной научной установки «Система экспериментальных баз, расположенных вдоль высотного градиента (1100 м и 1700 м над уровнем моря)». Исследованы растения, выращенные из семян, собранных в разных условиях аридных территорий. Для изучения адаптивных изменений на примере годичного побега в условиях интродукции изучено 10 количественных признаков и один качественный признак (волоски) побега и листа. Результаты исследований обработаны и оценены методами описательной статистики, корреляционного, кластерного и двухфакторного дисперсионного анализа.

Выявлена степень и структура изменчивости количественных признаков годичного побега и листа, установлено наличие популяционно-географической дифференциации по признакам «длина побега», «число листьев» и «число колючек» в зависимости от условий прорастания образцов. Определены различия между образцами по количественным и качественным признакам; с высотой над уровнем моря увеличение «количества колючек» и волосков на побеге и листе можно рассматривать как один из адаптивных механизмов вегетативных органов на абиотические факторы засушливого климата горных условий.

Ключевые слова: акклиматизация, популяция, изменчивость, эколого-географический эксперимент, высотный градиент, влияние фактора, боярышник, Дагестан.
DOI: 10.24412/1993-3916-2024-2-67-72
EDN: EMLDJM

Изучение растительных ресурсов все больше привлекает внимание исследователей в контексте приспособленности растений и фенотипической экспрессии видов вдоль высотного градиента (Некрасов, 1993; Коропачинский и др., 2011; Pfennigwerth et al., 2017). Это дает возможность оценить эколого-генетические особенности морфогенеза организма в эволюционно-популяционных исследованиях. Боярышник обыкновенный (*Crataegus rhipidophylla* Gand.) – типичный представитель аридного редколесья Предгорного Дагестана. Изучение популяционной изменчивости данного вида в определенном контексте является актуальным, учитывая увеличивающиеся площади аридных территорий в стране. Дагестан является одним из центров природного разнообразия, где продолжаются интенсивные микроэволюционные процессы. Сложный рельеф с пестротой почвенно-климатических условий может служить уникальной площадкой для постановки различных эколого-географических экспериментов и решения вопросов эволюционной, популяционной биологии и экологической морфологии растений (Магомедмирзаев, 1990; Halbritter et al., 2018; Wei-Ming Chien et al., 2020). Большое значение при изучении изменчивости растений играет высотный фактор, влияющий на проявление адаптивного потенциала в аридных условиях в формировании и развитии вегетативных органов (побега, листа). Все перечисленное выше дает возможность выявить норму реакции изучаемых растений, выращиваемых в горных условиях.

Выявление закономерностей внутривидового и межпопуляционного разнообразия представителей аридного редколесья – боярышника обыкновенного (*Crataegus rhipidophylla* Gand.), произрастающего в Дагестане, поможет составить материальную и информационную базу фундаментальных и прикладных исследований по нормам реакции растений в новых условиях произрастания. Полученные результаты в перспективе могут быть использованы как первичный (посадочный) материал для восстановления эродированных аридных склонов, особенно южных, юго-восточных участков, а также предупреждения антропогенного воздействия на окружающую среду. Знание фенологии и особенностей развития и роста вегетативных органов в горных условиях интродукции позволит использовать информацию в зеленом строительстве и других направлениях лесного и ландшафтного хозяйства.

Цель работы: изучение адаптивных возможностей и оптимума вариабельности вегетативного побега боярышника обыкновенного методом эколого-географического эксперимента в аридных условиях интродукции (Горный Дагестан).

Материалы и методы

Боярышник обыкновенный (*C. rhipidophylla*) относится к секции *Crataegus*. Это субатлантический вид с дизъюнктивным ареалом, охватывающий почти всю европейскую часть Евроазиатского материка (Цвелев, 2001). В Дагестане встречается в нижнем и среднем горных районах, на высоте от -20 м до 1500 м н.у.м. БС. Растет боярышник на юго-восточных и юго-западных склонах, в открытых местах, подлеске лиственных лесов, на каменистых склонах, в сообществе ксерофильных кустарников, в виде одно-двух-многоствольных деревьев 3-5 м высотой, является ксеромезофитом.

Климат в Дагестане довольно разнообразен: на Приморской низменности он характеризуется как полупустынный умеренный, в предгорных районах – как умеренно-континентальный с умеренно-холодной зимой и влажным теплым летом, во Внутреннегорном Дагестане – как сухой и полусухой умеренно-континентальный (Акаев и др., 1996).

Эколого-географический эксперимент был заложен с использованием установки «Система экспериментальных баз, расположенных вдоль высотного градиента» Горного ботанического сада ДФИЦ РАН. Гунибская экспериментальная база расположена на Гунибском плато (1700 м н.у.м. БС), а ее климатические показатели характеризуются как континентальные. Среднегодовая температура воздуха составляет 6.7°C, с абсолютной максимальной температурой в июле-августе +36°C и абсолютной минимальной температурой в январе -26°C. Растительность представлена видами ксерофильной, луговой и лесной флоры. Почвы коричневые лесные и горно-луговые черноземовидные, каменисто-щебнистые, маломощные, карбонатные.

Цудахарская экспериментальная база расположена во Внутреннегорном Дагестане на высоте 1100 м н.у.м. БС (хр. Хитлибек, долина р. Сана – приток Кази-Кумухского Койсу), климат здесь характеризуется как средне-континентальный. Среднегодовая температура воздуха составляет 10.1°C, с абсолютным максимумом в июле-августе до +44°C и минимумом в январе до -23°C. Особенностью рельефа этой местности является глубокое расположение речных долин между горными отрогами. В растительности преобладают нагорно-ксерофильные и нагорно-степные виды. Почвы коричневые, каменисто-щебнистые, маломощные и хрящеватые, на известняках.

Семена боярышника обыкновенного собраны и посеяны из пяти природных популяций Дагестана (табл. 1). Учет и измерения количественных признаков годичного побега проводили на образцах (саженцах) пятилетнего возраста. Представлены 10 признаков вегетативного побега (рис. 1). Из качественных признаков использовали волоски (опушение) на побеге, листовой пластинке и на черешке листа, оценивая их по баллам: 0 – отсутствие волосков, 1 – средне опушённые, 3 – полностью опушённые.

Результаты и обсуждение

Семена (косточки) боярышников относятся к трудно прорастаемым образцам (Николаев и др., 1999; Penfield, 2017) и всходят через год после посева. Всхожесть на Цудахарской экспериментальной базе составила от 20 до 45%, на Гунибской – 10-38% (Залибеков, Габибова, 2019).

Отмечена отрицательная корреляция с учетом высотного фактора: полевая всхожесть снижается с высотой местности над уровнем моря. На пятый год роста и развития почти у всех образцов независимо от места их произрастания подсыхает на 2/3 части верхушка годичного побега. Зимостойкость оценивается в 2-3 балла. Видимо, это связано не столько с вымерзанием прошлогодних побегов, сколько с чрезмерной зимней засухой и значительной солнечной радиацией, способствующей аридизации в горных районах Дагестана (Акаев и др., 1996).

Таблица 1. Географические пункты сбора плодов (косточек) боярышника обыкновенного в Дагестане.

Населенный пункт	Физико-географические районы Дагестана	Географические координаты		Высота, м н.у.м. БС
		с.ш.	в.д.	
Приморск	Приморская низменность	41° 52' 46.14"	48° 31' 36.05"	-20
Гурхун	Предгорный	42° 01' 11.37"	47° 54' 32.62"	810
Терменлик	Предгорный	42° 44' 54.12"	47° 00' 22.80"	1000
Штул	Внутреннегорный	41° 33' 45.34"	47° 50' 32.69"	1416
Ушнюг	Внутреннегорный	41° 55' 36.99"	48° 00' 21.71"	845

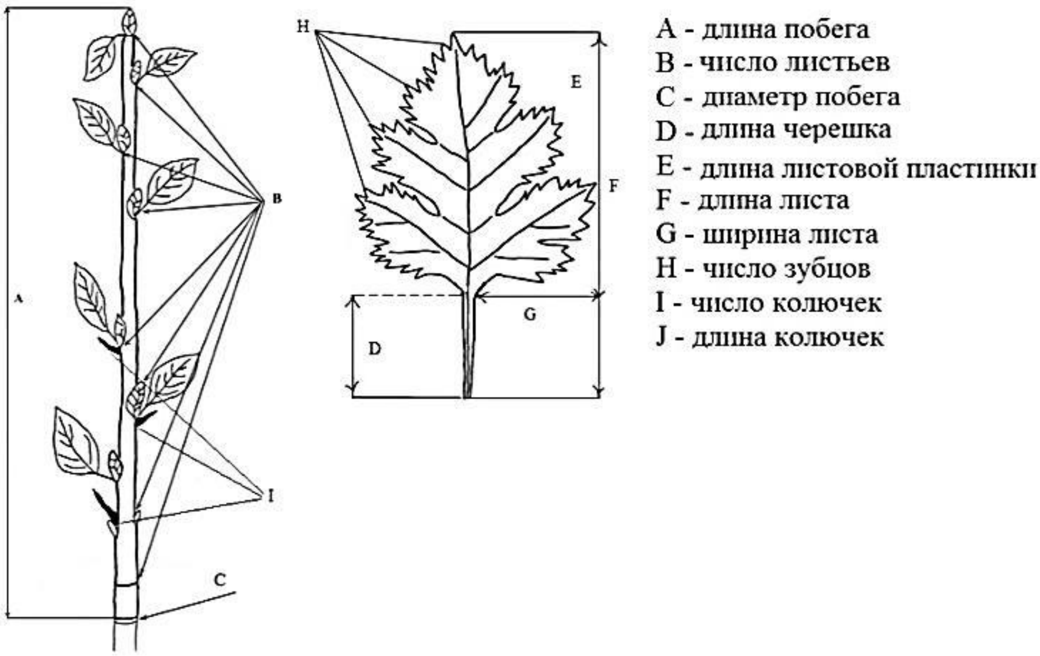

Рис. 1. Морфологические (количественные) признаки вегетативных органов боярышника обыкновенного.

Начало вегетации наблюдается во второй-третьей декаде апреля, конец роста побегов приходится на первую-вторую декаду августа, конец вегетации – на конец октября. У образцов, произрастающих на высоте 1100 м н.у.м. БС, фенологические фазы наступают на 15-20 дней раньше, чем у сеянцев, произрастающих на высоте 1700 м н.у.м. БС. Также можно выделить то, что в процессе роста и развития кроны начинают проявляться признаки кустовидной формы древесного растения, что указывает на условия выращивания. Вышеперечисленные причины высыхания верхней части побега дают возможность для формирования в будущей кроне максимального количества скелетных ветвей-лидеров, что в последующем формирует конструкцию кустовидного дерева.

Результаты изменчивости количественных признаков побега и листа вдоль высотного градиента на двух базах позволяют выявить различия вегетативных органов в зависимости от места их произрастания (табл. 2). По признакам «*длина побега*» и «*число метамеров*» почти для всех выборок наибольшие показатели по средним значениям имеют образцы, выращенные на высоте 1700 м н.у.м. БС, кроме выборки из Ушнюга, у которого эти показатели выше на высоте 1100 м н.у.м. БС. Признак «*диаметр побега*» имеет разностороннюю направленность; так, образцы выборок из Гурхуна и Терменлика обладают наибольшими значениями на высоте 1700 м. Для остальных трех выборок (Приморск, Штул, Ушнюг) наибольшие значения имеют образцы, выращенные на высоте 1100 м. Признаки листа отличаются большей вариабельностью, где их индивидуальные особенности не проявляют влияние высоты над уровнем моря. С увеличением высоты местности закономерно возрастает «*число колючек*» на годичном побеге.

Таблица 2. Средние показатели морфологических признаков сеянцев боярышника обыкновенного на разных высотных участках.

Местность / Признаки	Гурхун		Приморск		Терменлик		Штул		Ушнюг	
	Высота местности, м н.у.м. БС/ n – число образцов									
	1100 *n* = 6*	**1700** *n = 6*	**1100** *n = 5*	**1700** *n = 10*	**1100** *n = 6*	**1700** *n = 8*	**1100** *n = 7*	**1700** *n = 7*	**1100** *n = 8*	**1700** *n = 3*
Длина побега, см	20.6 ± 1.5	23.2 ± 3.3	12.2 ± 1.1	13.6 ± 2.36	9.3 ± 1.5	22.1 ± 2.35	9.7 ± 1.22	13.7 ± 1.52	13.9 ± 1.72	10 ± 2.65
Число метамеров, шт.	14.7 ± 0.75	15,3 ± 1.41	12 ± 1.22	12.7 ± 1.27	9 ± 0.86	16.1 ± 1.06	10.8 ± 0.48	10.6 ± 0.75	12.6 ± 0.78	11 ± 0.58
Диаметр побега, мм	2.5 ± 0.15	3 ± 0.33	2.5 ± 0.22	2 ± 0.19	1.7 ± 0.12	2.7 ± 0.14	2.3 ± 0.14	2.2 ± 0.18	2.5 ± 0.16	1.6 ± 0.22
Длина черешка, см	1.8 ± 0.16	1.6 ± 0.1	1.7 ± 0.22	1.4 ± 0.12	1 ± 0.09	1.2 ± 0.07	1.4 ± 0.14	1.2 ± 0.13	1.6 ± 0.07	1.4 ± 0.07
Длина листовой пластины, см	3.6 ± 0.14	3.2 ± 0.21	3.1 ± 0.27	2.9 ± 0.16	2.3 ± 0.15	3.1 ± 0.17	2.7 ± 0.16	3.7 ± 0.26	2.9 ± 0.18	3.1 ± 0.23
Длина листа, см	5.4 ± 0.22	4.8 ± 0.3	4.8 ± 0.45	4.3 ± 0.24	3.3 ± 0.16	4.4 ± 0.21	4 ± 0.29	4.9 ± 0.37	4.5 ± 0.18	4.4 ± 0.3
Ширина листа, см	2 ± 0.12	1.8 ± 0.15	1.6 ± 0.11	1.6 ± 0.08	1.2 ± 0.08	1.8 ± 0.12	1.6 ± 0.15	2 ± 0.14	1.5 ± 0.1	1.6 ± 0.07
Число зубцов, шт.	32.1 ± 2.05	28.2 ± 1.05	26 ± 1.91	27.9 ± 2.2	25.5 ± 2.39	28.6 ± 1.48	30.5 ± 1.52	39.3 ± 3.58	35.5 ± 1.75	27.3 ± 3.84
Число колючек, шт.	1.3 ± 0.71	5.5 ± 0.85	0.4 ± 0.4	3.4 ± 0.9	2.3 ± 1.23	7.1 ± 0.52	2.3 ± 0.84	3.3 ± 0.57	0.2 ± 0.25	3.7 ± 1.86
Длина колючек, см	0.2 ± 0.1	0.5 ± 0.03	0.1 ± 0.1	0.42 ± 0.07	0.4 ± 0.13	0.8 ± 0.12	0.5 ± 0.17	0.4 ± 0.04	0.6 ± 0.06	0.4 ± 0.19

Относительная изменчивость (CV%) количественных признаков побега и листа оказалась в пределах от низкого до высокого уровня варьирования (CV% = 7.4-54.6). Обращает внимание, что отмечена очень высокая степень варьирования (CV% = 79.1-282) по количеству и длине колючек для образцов, произрастающих на высоте 1100 м н.у.м. БС, тогда как на высоте 1700 м н.у.м. БС варьирование усредняется (CV% = 12.6-87.7; Мамаев, 1973).

При сравнении по t-критерию Стьюдента 10 признаков из 5 субвыборок популяций, произрастающих на разных высотных уровнях, выявлены существенные различия между средними значениями от места их произрастания. По признаку «*число колючек*» у одной из пяти сравниваемых субвыборок (Штул) различия отсутствуют. Также можно выделить выборку из Терменлика, у которой почти по всем количественным признакам отмечаются значительные различия. Это указывает на сложность развития и относительно суровые условия для существования и развития сеянцев.

Двухфакторный дисперсионный анализ (рис. 2) дал возможность определить долю влияния в межпопуляционной дифференциации по признакам: «*длина побега*» (h^2 = 24.2%), «*длина черешка*»

($h^2 = 28\%$) и «*длина листа*» ($h^2 = 18.6\%$). Надо отметить, что не для всех признаков проявляется достоверное различие (по F-критерию). Так, по признакам «*диаметр побега*», «*длина листа*» и «*количество зубцов*» не обнаружено влияние места их произрастания на внутривидовое разнообразие. Большой вклад в морфогенезе годичного побега, связанный с условиями произрастания, вносит признак «*число колючек*» ($h^2 = 47.3\%$). С высотой над уровнем моря количество колючек у всех выборок увеличивается. Возможно, это связано с тем, что при увеличении высоты над уровнем моря условия для развития листа становятся более суровыми.

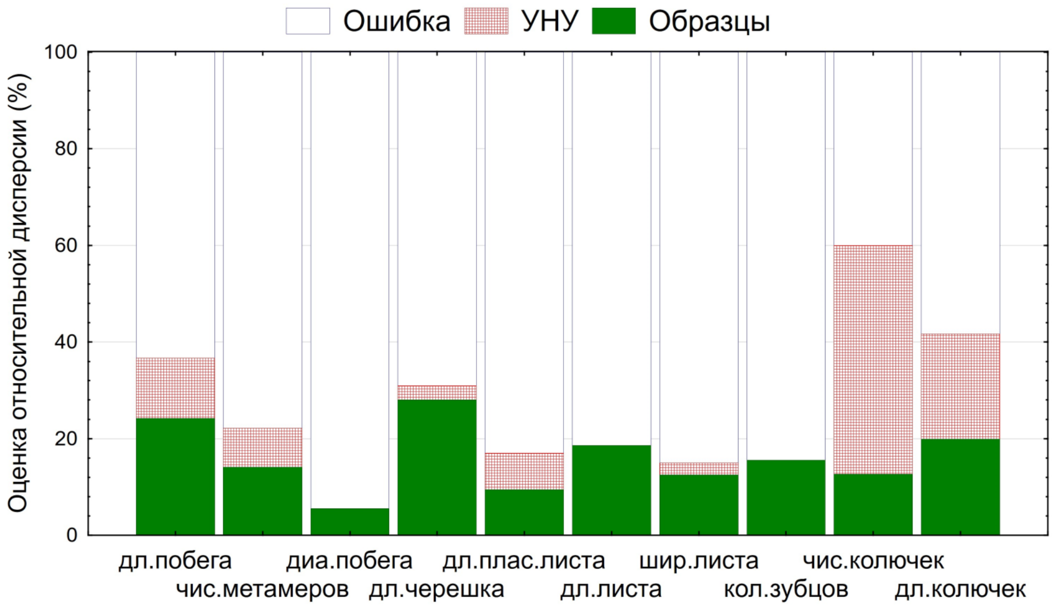

Рис. 2. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа морфологических признаков боярышника обыкновенного. *Условные обзначения*: Образцы – сеянцы *Crataegus rhipidophylla*, выращенные на двух экспериментальных базах из разных географических мест произрастания в Дагестане; УНУ – сеянцы выращенные на двух экспериментальных базах, расположенных вдоль высотного градиента» Горного ботанического сада ДФИЦ РАН.

Для изучения связей между признаками был проведен корреляционный анализ по возможным 10 парам. Выявлено наличие достоверных связей ($p < 0.05$) на двух высотных уровнях между признаками: «*длина побега*» имеет хорошую связь с «*числом метамеров*» и «*диаметром побега*», а также с «*длиной*» и «*шириной листа*». «*Число листьев*» непосредственно взаимодействует с «*диаметром побега*», в свою очередь «*диаметр побега*» хорошо связан со всеми признаками листа кроме «*количества зубцов на краю листа*». Признаки листа в значительной степени координируются между собой. Также обращают на себя внимание признаки «*число*» и «*длина колючек*», у которых отсутствует связь с другими признаками годичного побега и имеется отрицательная корреляция с «*количеством зубцов на краю листа*».

Кластерный анализ позволил определить норму реакции морфологических признаков от места произрастания. На высоте 1100 м н.у.м. БС выделяются 3 четко выраженные группы. В первую группу входит выборка из Гурхуна (Предгорный р-он), во вторую группу – выборки из Приморска (Приморская низменность) и Штула (Внутреннегорный р-он), в третью группу – выборки из Терменлика (Предгорный р-он) и Штула (Внутреннегорный р-он). Выборка из Ушнюга (Внутреннегорный р-он) не обособляется в одну из этих групп, а распределена по всем группам. На высоте 1700 м н.у.м. БС проявились 4 четко выраженные группы: Предгорная (Гурхун, Терменлик), которые выделены как одна пара; в другой паре обращает на себя внимание выборка из Приморской низменности (Приморск), которая входит в блок с выборками из Ушнюга и Штула (Внутреннегорный р-он). Эти результаты трудно объяснить только малочисленностью групп, подвергнутых статистическому анализу. По всей видимости, характер межпопуляционной дифференциации по различным признакам может меняться в ходе морфогенеза в условиях среды обитания. Необходимо также отметить влияние высоты над уровнем моря на рост и развитие вегетативных органов побега как одного из факторов, определяющих дальнейший процесс морфогенеза в условиях данной среды обитания.

Выводы

Выявлена степень и структура вариабельности вегетативных органов годичного побега в виргинильном периоде развития боярышника обыкновенного. Установлено наличие у этого вида эколого-популяционно-географической дифференциации структуры изменчивости количественных признаков по «*длине побега*», «*числу листьев*» и «*числу колючек*» на годичном побеге вдоль высотного экоклина.

Определены различия между образцами по признакам *«число колючек*» и «*волосков*» на побеге и на обратной стороне листа от места произрастания боярышника обыкновенного. С высотой над уровнем моря их количество увеличивается. Это рассматривается как один из адаптивных механизмов данного вида и норма реакции на абиотические факторы.

Актуальность изучения популяционной структуры вида с позиции его адаптивных возможностей в новых эколого-географических условиях связана с конструктивными особенностями развития и роста вегетативных органов растения. Необходимо проведение дальнейших испытаний этих и других видов представителей аридного редколесья в районах высокогорья. В перспективе полученные результаты могут быть использованы для восстановления эродированных южных, юго-восточных склонов. Также они позволят использовать информацию для защиты и охраны видов в наиболее подверженных антропогенному воздействию аридных условиях Предгорного Дагестана.

Финансирование. Работа выполнена по теме госзадания № 0206-2019-0007 «Геоклиматические особенности распространения и описание сообществ с участием популяций редких и ресурсных древесных видов Северного Кавказа».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Акаев Б.А., Атаев З.В., Гаджиев З.Х., Ганиев М.И., Гасангусейнов М.Г., Залибеков З.Г., Исмаилов Ш.И., Каспаров С.А., Лепехина А.А., Мусаев В.О., Рабаданов Р.М., Соловьев Д.В., Сурмачевский В.И., Тагиров Б.Д., Эльдаров Э.М. 1996. Физическая география Дагестана. М.: Школа. 380 с.

Залибеков М.Д., Габибова А.Р. 2019. Виды *Crataegus* L. на начальном этапе интродукции в Горном Дагестане // Международный электронный журнал ботанических садов Hortus Botanicus. Т. 14. С. 154-163.

Коропачинский И.Ю., Встовская Т.Н., Томошевич М.А. 2011. Очередные задачи интродукции древесных растений в Азиатской России // Сибирский экологический журнал. Т. 18. № 2. С. 147-170.

Магомедмирзаев М.М. 1990. Введение в количественную морфогенетику. М.: Наука. 230 с.

Мамаев С.А. 1973. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М.: Наука. 283 с.

Некрасов В.И. 1993. Генетические аспекты естественного и искусственного отбора в интродукции растений // Журнал общей биологии. Т. 57. № 3. С. 333-340.

Николаев М.Г., Лязгунова И.В., Поздова Л.М. 1999. Биология семян. СПб.: НИИ химии СПбГУ. 232 с.

Цвелев Н.Н. 2001. Флора Восточной Европы. СПб.: Мир и семья. Т. 10. С. 557-587.

Halbritter A.H., Fior S., Keller I., Billeter R., Edwards P.J., Holderegger R., Karrenberg S., Pluess A.R., Widmer A., Alexander J.M. 2018. Trait Differentiation and Adaptation of Plants along Elevation Gradients // Journal of Evolutionary Biology. Vol. 31. No. 6. P. 784-800.

Penfield St. 2017. Seed Dormancy and Germination // Current Biology. Vol. 27. No. 17. P. 874-878.

Pfennigwerth A.A., Bailey J.K., Schweitzer J.A. 2017. Trait Variation along Elevation Gradients in a Dominant Woody Shrub is Population-Specific and Driven by Plasticity // AoB PLANTS. Vol. 9. No. 4. P. 1-13.

Wei-Ming Chien, Chung-Te Chang, Yu-Chung Chiang and Shih-Ying Hwang. 2020. Ecological Factors Generally Not Altitude Related Played Main Roles in Driving Potential Adaptive Evolution at Elevational Range Margin Populations of Taiwan Incense Cedar (*Calocedrus formosana*) // Evolutionary and Population Genetics. Vol. 11. P. 1-17.