

УДК 582.739.02(470.67:234.9.03)

DOI 10.21779/2542-0321-2017-32-2-91-102

А.Д. Хабибов¹, З.Ш. Абдуразакова²

Сезонная динамика структуры изменчивости листовых признаков *Trifolium raddeanum* Trautv. в условиях высокогорья Дагестана

¹ ФГБНУ Горный ботанический сад ДНЦ РАН; Россия, 367001, г. Махачкала, ул. М. Гаджиева, 45; Gakvari05@mail.ru;

² Дагестанский государственный университет; Россия, 367001, г. Махачкала, ул. М. Гаджиева, 43а; zetab55@mail.ru

В условиях высокогорья Дагестана (Снеговой хребет, северный склон, 2500 м высоты над у. м.) в течение трёх (2012–2014) лет подряд в разные сроки был проведен сравнительный анализ структуры изменчивости трёх листовых признаков генеративного побега в шести выборках вегетативно подвижного высокогорного дагестанского эндемика – *Trifolium raddeanum* Trautv. Получены результаты суммарной статистики и сравнения средних показателей, учтённых признаков листьев по t-критерию Стьюдента. Выявлена и оценена роль фактора – интервала сроков сбора материала на изменчивость каждого учтённого признака первых трёх листьев генеративного побега. Определена доля влияния данного фактора в общей изменчивости каждого признака.

Ключевые слова: эндемик, выборка, генеративный побег, признаки листа, сроки сбора.

Как известно, одним из главных факторов эндемизма является узкая норма реакции организма, определяемая генотипом, по тем или иным признакам и свойствам, в результате чего они обладают пониженными адаптационными возможностями и, будучи не в состоянии приспособляться к меняющимся условиям среды, не выдержав конкуренции других видов, они первыми исчезают. Норма реакции на почвенно-климатические условия определяет, в конечном счёте, и ареал. Кроме того, в силу крайней и узкой экологической специализации, они легко уязвимы и требуют особого внимания. Вышеизложенные обстоятельства, на наш взгляд, требуют особого и пристального внимания и обращения, в первую очередь, с эндемиками, которые являются одновременно и показателем биоразнообразия региона вообще. Наиболее перспективным методом изучения редких и эндемичных растений является исследование их популяций, поскольку именно популяции являются естественно – исторической и эволюционной единицей существования вида [1]. Всестороннее изучение биологии подобных видов, их внутри – и межпопуляционной изменчивости, а также тактик и стратегий выживания и размножения, могут дать объективную оценку ценопопуляций таких видов и организовать их действенную охрану.

Среди 10 эндемичных видов бобовых флоры Дагестана, клевер Радде – *Trifolium raddeanum* Trautv является единственным высокогорным вегетативно-подвижным многолетником, и отмечен он нами только с трёх (Нукатль, Богосский и Снеговой) хребтов на высоте 2500 м и выше над у. м. [2–4]. *T. raddeanum* – бесстебельное голое

растение дагестанского происхождения с весьма укороченными междоузлиями [5–7]. По нашим многолетним (с 1974 года) наблюдениям, у данного эндемика в условиях высокогорья вегетативное размножение преобладает над семенным возобновлением. При этом на одной и той же особи или генеративном побеге одновременно могут находиться генеративные побеги или соцветия, соответственно, на разных фазах развития, хотя в пределах генеративного побега в жестких условиях высокогорья, развиваются ограниченное число (до трёх) соцветий. В пределах популяции одновременно можно найти генеративные побеги на разных фазах развития и сравнительно долго (начиная с мая месяца до самых осенних заморозков). Эти особенности способствуют сбору достаточного сравниваемого материала на одной и той же стадии развития, посещая популяцию в несколько раз для набора необходимого объёма модулей.

Настоящая работа посвящена оценке структуры изменчивости размерных признаков первых трёх листьев генеративного побега эндемика Дагестана *T. raddeanum* в условиях высокогорья, в зависимости от сроков сбора материала.

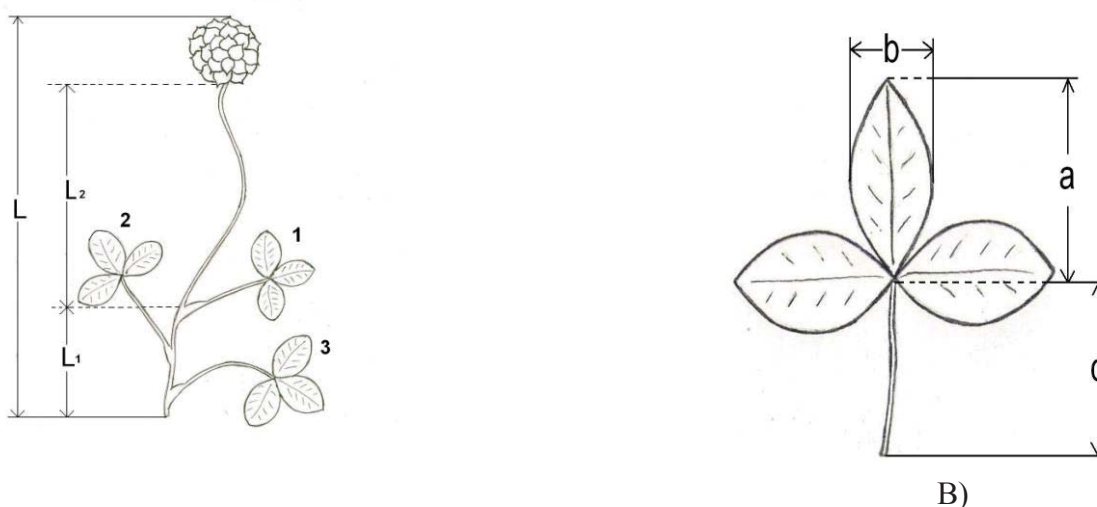
Лист, как и любой орган растений, обладает множественностью функций, участвует во многих важнейших процессах жизнедеятельности растений. Индекс формы листочка считается сравнительно постоянным или устойчивым признаком и его рассматривают как определённую систему векторов роста [8]. При этом силами контролируемыми форму листочка являются соотношения в скорости и продолжительности роста частей органа по разным направлениям, поскольку относительный рост находится под контролем генотипа. Иначе говоря, существуют генетические факторы, определяющие форму в целом, а не соответствующие размеры [9]. Кроме того, одним из показателей формообразования листьев является его устойчивость, мерой которой может служить относительная изменчивость признаков, определяющих форму и размеры листа [10].

При изучении популяционной изменчивости в методическом плане наиболее рациональным и целесообразным мы, как и многие специалисты, считаем использование части модулярного организма – генеративного побега в качестве “модуля” (структурной элементарной единицы особи), поскольку они проходят полный цикл развития от инициации в почках до генеративного состояния [11–13].

Материал и методы

В условиях Снегового хребта (северный склон, 2500 м высоты над ур. м., умеренно выпадаемые летние альпийские пастбища, 42° 30' 11,6" с. ш. и 45° 55' 42,7" в. д.) на фазе цветения первого верхушечного головковидного соцветия, в течение трёх (2012–2014 гг.) лет были проведены по два сбора в каждом году по 30 и более генеративных побегов *T. raddeanum*. После сушки у каждого побега в лабораторных условиях в общей сложности учитывали 24 признака, которые нами условно были подразделены на 5 групп: ростовые (размерные), числовые, весовые, листовые и индексные. Для каждого учтённого признака были получены характеристики суммарной статистики с последующим использованием методов корреляционного, дисперсионного и регрессионного анализов [14–16]. В то же время для каждой конкретной совокупности особей, кроме индекса формы листочка, дополнительно, хотя и грубо, были вычислены следующие относительные характеристики: (*ab*) – площадь среднего листочка

ка; $(a + c)$ – длина листа; $a/(a + c)$ – доля длины листовой пластиночки в длине самого листа и (a/c) – часто используемый в систематике растений, отношение длины среднего листочка к таковой черешка листа. Кроме того, для удобства работы, календарные даты сбора материала были переведены в непрерывный ряд [15]. При проведении расчетов использовался ПСП Statgraf version 3.0. Shareware, система анализа данных Statistica 5.5. В данном сообщении интерпретируются только три признака первых трёх листьев. Первым мы считаем лист, черешок которого отходит от узла прикрепления стрелки соцветия или кистеножки первого головковидного соцветия (рис. 1). Некоторые результаты сравнительного анализа изменчивости листовых признаков этого эндемика с другими видами *Trifolium* нами были сообщены ранее [3]. Работа выполнена на популяционном уровне.



А)

В)

Рис. 1. А. 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 (кистеножки). В. Схема обозначения признаков листа: a – длина и b – ширина листовой пластиночки среднего листочка; c – длина черешка листа

Результаты и их обсуждение

При сравнительном анализе структуры изменчивости средних значений листовых признаков, их размаха, отношений крайних вариантов и показателей асимметрии и эксцессов объединённой выборки ($n = 510$), выяснилось, что они значительно различаются по степени вариабельности, и для них характерны определенные тенденции – возрастание или убывание абсолютных средних значений вдоль годичного побега от первого листа к третьему (табл. 1). Однако у этого ценного кормового растения в условиях высокогорья в пределах генеративного побега пришлось учитывать не одинаковое число листьев. Обычно раньше всех высыхают или повреждаются фитофагами лист третьего фитомера. В общей сложности из 510 модулей, по этой причине, признаки второго листа не могли учесть у 1/3 части, третьего – у 2/3 части. Для средних показателей индекса формы среднего листочка (a/b) и относительной изменчивости их, характерно возрастание средних показателей по направлению от третьего к первому листу, т. е. в этом направлении листочки становятся сравнительно вытянутыми. При этом другие вышеуказанные показатели размаха, остаются фактически неизменными. Для этого относительного признака, который намного сильнее контролируется генотипом, чем сами

размерные признаки из линейных признаков листа, отмечены наименьшие величины коэффициента вариации, которые по шкале, предложенной С.А. Мамаевым [17], оцениваются как признаки с низким (7–12 %) уровнем изменчивости. Однако сами линейные признаки листьев имеют различную степень изменчивости, или иные тенденции. Для размерных признаков среднего листочка (a и b), согласно вышеупомянутой шкале, присущ сравнительно высокий (от 21 до 40 %) уровень вариабельности и средние величины этих признаков возрастают, как и большинство выше отмеченные показатели, в том же направлении. Исключение составляет величины абсолютной и относительной изменчивости этих признаков, которые в том же направлении, наоборот, уменьшаются. Иначе говоря, для высоких показателей средних значений размеров среднего листочка объединённой выборки характерны сравнительно низкие величины средней ошибки и коэффициента вариации. Кроме того, показатели коэффициентов асимметрии и эксцесса признаков среднего листочка и его индекса формы соответствуют нормальным кривым распределения. Для сравнительно пластичного признака – черешка листа, выполняющего и функцию выноса листовой пластиночки на свет, как и следовало бы ожидать, отмечен сравнительно высокий уровень вариабельности, хотя определённой закономерности в изменчивости в пределах генеративного побега не наблюдается. Максимальные показатели средней величины, его размаха и минимальное значение коэффициента вариации наблюдаются для черешка наиболее развитого среднего – второго листа. При этом показатели абсолютной и относительной изменчивости средних значений этого признака максимальные, и соответствуют по выше упомянутой шкале очень высокому уровню (более 40 %) вариабельности.

Таблица 1. Сравнительная характеристика изменчивости и колебания листовых признаков (мм) генеративного побега объединённой выборки *T. raddeanum*. $n = 510 = 180 + 120 + 210$

Признаки	$\bar{X} \pm S_{\bar{x}}$	Cv, %	Min	Max	Размах	Max/Min	As	Ex
a_1/b_1	$1,39 \pm 0,008$	13,6 (510)	1	2	1	2,0	0,44	-0,08
a_2/b_2	$1,35 \pm 0,009$	11,7 (299)	1	2	1	2,0	0,81	0,98
a_3/b_3	$1,32 \pm 0,011$	11,1 (163)	1	2	1	2,0	1,11	2,83
a_1	$9,3 \pm 0,09$	22,9	5	17	12	3,4	0,69	0,46
a_2	$8,1 \pm 0,13$	27,8	3	15	12	5,0	0,22	-0,19
a_3	$6,4 \pm 0,19$	37,7	5	8	3	1,6	1,36	4,86
b_1	$6,8 \pm 0,07$	22,0	4	14	10	3,5	1,01	2,18
b_2	$6,0 \pm 0,10$	27,8	2	14	12	7,0	0,52	1,18
b_3	$4,9 \pm 0,15$	37,8	2	14	12	7,0	1,05	2,63
c_1	$19,7 \pm 0,42$	48,5	5	64	59	12,8	1,27	2,08
c_2	$29,5 \pm 0,78$	45,6	5	87	82	17,4	0,91	1,44
c_3	$23,6 \pm 0,93$	49,9	3	55	52	18,3	0,49	-0,48

Примечание. Признаки. Здесь и далее. Длина среднего листочка: a_1 – первого, a_2 – второго, a_3 – третьего листа. Ширина среднего листочка: b_1 – первого, b_2 – второго, b_3 – третьего листа. Длина черешка: c_1 – первого, c_2 – второго, c_3 – третьего листа. В скобках рядом с показателями относительной изменчивости указано число учтённых листьев.

Таблица 2. Сравнительная характеристика средних значений листовых признаков генеративного побега выборок *T. raddeanum* в условиях Снегового хребта

Признаки	2012				2013				2014			
	30.06 (122) n = 90	19.08 (172) n = 30	15.06 (107) n = 180	18.08 (171) n = 30	28.06 (120) n = 120	18.08 (171) n = 30	15.06 (107) n = 180	18.08 (171) n = 30	28.06 (120) n = 120	18.08 (171) n = 30	15.06 (107) n = 180	28.06 (120) n = 120
	$\bar{X} \pm S_{\bar{x}}$	$\bar{X} \pm S_{\bar{x}}$	$\bar{X} \pm S_{\bar{x}}$	$\bar{X} \pm S_{\bar{x}}$	$\bar{X} \pm S_{\bar{x}}$	$\bar{X} \pm S_{\bar{x}}$	$\bar{X} \pm S_{\bar{x}}$	$\bar{X} \pm S_{\bar{x}}$	$\bar{X} \pm S_{\bar{x}}$	$\bar{X} \pm S_{\bar{x}}$	$\bar{X} \pm S_{\bar{x}}$	$\bar{X} \pm S_{\bar{x}}$
a_1/b_1	1,49±0,018	1,47±0,034	1,30±0,013	1,38±0,036	1,40±0,016	1,38±0,036	1,30±0,013	1,38±0,036	1,40±0,016	1,38±0,036	1,30±0,013	1,40±0,016
a_2/b_2	1,40±0,019	1,33±0,029	1,29±0,015	1,38±0,048	1,36±0,017	1,38±0,048	1,29±0,015	1,38±0,048	1,36±0,017	1,38±0,048	1,29±0,015	1,36±0,017
a_3/b_3	1,36±0,027	1,31±0,033	1,33±0,021	1,53±0,030	1,29±0,015	1,53±0,030	1,33±0,021	1,53±0,030	1,29±0,015	1,53±0,030	1,33±0,021	1,29±0,015
a_1	10,6±0,20	8,4±0,28	8,0±0,11	10,1±0,46	9,8±0,20	10,1±0,46	8,0±0,11	10,1±0,46	9,8±0,20	10,1±0,46	8,0±0,11	9,8±0,20
a_2	8,3±0,20	9,0±0,30	6,0±0,18	9,2±0,52	8,7±0,26	9,2±0,52	6,0±0,18	9,2±0,52	8,7±0,26	9,2±0,52	6,0±0,18	8,7±0,26
a_3	5,4±0,22	8,0±0,49	4,4±0,22	9,8±0,37	6,5±0,38	9,8±0,37	4,4±0,22	9,8±0,37	6,5±0,38	9,8±0,37	4,4±0,22	6,5±0,38
b_1	7,2±0,14	5,8±0,17	6,3±0,09	7,4±0,34	7,1±0,15	7,4±0,34	6,3±0,09	7,4±0,34	7,1±0,15	7,4±0,34	6,3±0,09	7,1±0,15
b_2	6,0±0,15	6,8±0,26	4,7±0,14	6,7±0,29	6,6±0,20	6,7±0,29	4,7±0,14	6,7±0,29	6,6±0,20	6,7±0,29	4,7±0,14	6,6±0,20
b_3	4,0±0,15	6,5±0,53	3,4±0,21	6,4±0,26	5,0±0,27	6,4±0,26	3,4±0,21	6,4±0,26	5,0±0,27	6,4±0,26	3,4±0,21	5,0±0,27
c_1	23,6±1,04	14,7±1,16	16,4±0,46	19,2±1,26	22,3±1,09	19,2±1,26	16,4±0,46	19,2±1,26	22,3±1,09	19,2±1,26	16,4±0,46	22,3±1,09
c_2	31,2±1,19	29,5±1,77	17,3±0,82	42,6±4,88	34,9±1,59	42,6±4,88	17,3±0,82	42,6±4,88	34,9±1,59	42,6±4,88	17,3±0,82	34,9±1,59
c_3	19,1±1,32	27,9±2,17	12,1±1,01	38,8±3,68	26,0±1,53	38,8±3,68	12,1±1,01	38,8±3,68	26,0±1,53	38,8±3,68	12,1±1,01	26,0±1,53
a_1/b_1	76,3	48,7	50,4	74,7	69,6	74,7	50,4	74,7	69,6	74,7	50,4	69,6
a_2/b_2	49,8	61,2	28,2	61,6	57,4	61,6	28,2	61,6	57,4	61,6	28,2	57,4
a_3/b_3	21,6	52,0	15,0	62,7	32,5	62,7	15,0	62,7	32,5	62,7	15,0	32,5
a_1+c_1	39,2	23,1	24,4	29,3	32,1	29,3	24,4	29,3	32,1	29,3	24,4	32,1
a_2+c_2	39,5	38,5	23,3	51,8	43,6	51,8	23,3	51,8	43,6	51,8	23,3	43,6
a_3+c_3	24,5	35,9	16,5	48,6	32,5	48,6	16,5	48,6	32,5	48,6	16,5	32,5
$a_1/(a_1+c_1)$	0,310	0,364	0,328	0,345	0,305	0,345	0,328	0,345	0,305	0,345	0,328	0,305
$a_2/(a_2+c_2)$	0,210	0,234	0,258	0,178	0,200	0,178	0,258	0,178	0,200	0,178	0,258	0,200
$a_3/(a_3+c_3)$	0,220	0,223	0,189	0,202	0,200	0,202	0,189	0,202	0,200	0,202	0,189	0,200
a_1/c_1	0,449	0,571	0,488	0,525	0,439	0,525	0,488	0,525	0,439	0,525	0,488	0,439
a_2/c_2	0,261	0,305	0,347	0,216	0,249	0,216	0,347	0,216	0,249	0,216	0,347	0,249
a_3/c_3	0,283	0,287	0,346	0,253	0,250	0,253	0,346	0,253	0,250	0,253	0,346	0,250

Примечание. В скобках рядом со сроками сбора указано число суток, переведённое с дат сбора материала; n – число учётных побегов.

Кроме того, такие же вышеотмеченные тенденции для объединённой выборки, характерны и для каждой отдельно взятой выборки, представляющие разные сроки сбора совокупности особей (табл. 2). Однако при сравнительном анализе средних показателей учтённых признаков листа, выяснилось, что тенденции в разные сроки собранных выборок в пределах каждого года сбора не совпадают. Если в 2012 году средние величины индекса формы листочка всех трёх листьев и таковые же первого листа первого срока (30.06) сбора преобладают соответствующими показателями второго срока (19.08) сбора, то в следующем 2013 году, максимальные средние значения всех учтённых размерных признаков листьев присущи генеративным побегам второго (18.08) срока сбора. Сходные результаты получены и в 2014 году, где исключение составляет средние значения индекса формы второго и третьего листьев, у которых отмечены сравнительно, хотя и незначительно, большие листочки первого срока (28.06) сбора.

Однако для средних величин учтённых признаков листа в выборках первого срока сбора каждого года, в преобладающем большинстве случаев, отмечены относительно высокие показатели относительной изменчивости, т. е. для больших средних значений характерны сравнительно низкие показатели коэффициента вариации.

При сравнении относительных признаков листа выяснилось, что средние величины площади листа (ab) первых сроков сбора каждого года и 2014 г. второго сбора имеют тенденцию увеличения по направлению от третьего к первому листу. Однако максимальные средние значения длины листа ($a + c$) в каждой выборке характерны второму – среднему листу, для которого преимущественно характерно наибольшее среднее значение черешка листа. Доля длины листовой пластиночки в длине самого листа ($a/(a+c)$) является относительно стабильным признаком, средние величины которого колеблются от 17,8 до 36,4 %. Средние показатели этого признака в пределах генеративного побега, в преобладающем большинстве случаев, уменьшаются по направлению от первого к третьему листу. Во всех выборках доля длины среднего листочка первого листа, хотя средние показатели его не высокие, максимальная, за счёт небольших размеров длины черешка этого листа. При сопоставлении длины среднего листочка с размером черешка листа (a/c), последний признак первого листа значительно превышает длины листовой пластиночки в пределах генеративного побега каждой выборки.

Структура корреляционных связей показывает тенденцию большей положительной корреляции между длиной и шириной листовой пластиночки всех трёх листьев генеративного побега, чем соответствующие взаимосвязи этих же признаков с длиной черешка листа (табл. 3).

Таблица 3. Сравнительная характеристика корреляционных связей (r_{xy}) листовых признаков генеративного побега *T. raddeanum* в условиях Снегового хребта ($df = n - 2$)

Выборки	df	0,95	r_{xy} между признаками								
			1 лист			2 лист			3 лист		
			a_1 и b_1	a_1 и c_1	b_1 и c_1	a_2 и b_2	a_2 и c_2	b_2 и c_2	a_3 и b_3	a_3 и c_3	b_3 и c_3
30. 06. 2012	88	0,21	77***	57**	78***	85***	57*	67**	81**	—	—
19. 08. 2012	28	0,37	83***	34**	46***	86***	58***	50***	88***	68***	59***
15. 06. 2013	178	0,15	75***	43***	43***	92***	62***	53***	99***	54**	54**
18. 08. 2013	28	0,37	87***	64***	52**	80*	—	—	88**	—	—
28. 06. 2014	118	0,18	87***	49***	59***	82***	73***	73***	97***	70***	74***
28. 07. 2014	58	0,26	77***	57***	51***	59**	—	—	65**	63**	—
Σ	508		82***	56***	56***	87***	72***	68***	94***	77***	73***

Примечание. Здесь и в табл. 4 и 5. Коэффициенты корреляции (r_{xy}) приведены в виде первых двух знаков после запятой. Прочерк означает отсутствие достоверного или различия, или влияния, или связи. df – число степеней свободы. * – $P < 0,05$; ** – $P < 0,01$; *** – $P < 0,001$.

При этом связи черешка листа с линейными признаками среднего листочка наиболее молодого и интенсивно функционирующего, на наш взгляд, первого листа, в преобладающем большинстве случаев, часты, чем таковые второго и третьего листа. Кроме того, между средними показателями учтённых признаков и их относительной изменчивостью отмечены с различной степенью выраженные показатели корреляционной связи (табл. 4). При этом корреляционная связь у всех размерных признаков листа усиливается в пределах генеративного побега по направлению от первого к третьему листу. Если между рассматриваемыми параметрами признаков первого листа отмечены весьма слабые и случайные положительные связи, то для таковых признаков второго и третьего листьев зафиксированы отрицательные корреляции. При этом, сравнительно самые крепкие связи между этими параметрами оказались у индекса формы листочка, у которого отмечены сравнительно самые низкие показатели относительной изменчивости, и в пределах генеративного побега она усиливается, наоборот, по направлению от третьего к первому листу. Наличие корреляций между этими параметрами позволяет в некоторых случаях предположить, что «гены, определяющие среднее значение признака, определяют и изменчивость по этому признаку» [18].

Таблица 4. Сравнительная характеристика средних значений листовых признаков генеративного побега выборок *T. raddeanum* по t-критерию Стьюдента в условиях Снегового хребта ($df = n_1 + n_2 - 2$)

Признаки	t-критерий между 1 и 2 сборами									r _{xy} между X̄ и Cv, % df = 7
	2012 (172–122 = 50)			2013 (171–107 = 64)			2014 (150–120 = 30)			
	df	t-крит.		df	t-крит.		df	t-крит.		
		табл.	факт.		табл.	факт.		табл.	факт.	
a ₁ /b ₁	118	3,39	–	118	3,39	2,09*	178	3,29	–	–76*

a ₂ /b ₂	104	3,39	2,02 [*]	76	3,44	—	113	3,39	—	72 [*]
a ₃ /b ₃	55	3,46	—	35	3,59	8,70 ^{***}	67	3,46	—	—46
a ₁	118	3,39	6,40 ^{***}	118	3,39	4,44 ^{***}	178	3,29	—	11
a ₂	104	3,39	—	76	3,44	5,82 ^{***}	113	3,39	—	—57
a ₃	55	3,46	4,84 ^{***}	35	3,59	12,56 ^{***}	67	3,46	4,55 ^{***}	—66 [*]
b ₁	118	3,39	6,36 ^{***}	118	3,39	3,13 ^{**}	178	3,29	—	48
b ₂	104	3,39	2,67 ^{**}	76	3,44	6,21 ^{***}	113	3,39	—	—51
b ₃	55	3,46	4,54 ^{***}	35	3,59	8,98 ^{***}	67	3,46	6,06 ^{***}	—67 [*]
c ₁	118	3,39	5,66 ^{***}	118	3,39	2,09 [*]	178	3,29	—	13
c ₂	104	3,39	—	76	3,44	5,11 ^{***}	113	3,39	—	—43
c ₃	55	3,46	3,47 ^{***}	35	3,59	7,00 ^{***}	67	3,46	3,29 ^{**}	—71 [*]

Примечание. Табличные значения t-критерия Стьюдента приведены только на 99,9%-ном уровне значимости.

Кроме того, попарное сравнение средних показателей признаков листьев выборок каждого года, показало, что не все различия существенны по t-критерию Стьюдента. В сборах первого (2012) года сбора максимальные и существенные величины данного критерия отмечены для средних показателей признаков первого листа. Однако различия признаков второго листа и индекса формы листочка незначительны или носят случайный характер. Признаки третьего листа в этом отношении занимают промежуточное положение. Иная картина отмечена для генеративных побегов, сборы которых были проведены 2013 году. Здесь максимальные достоверные величины t-критерия характерны для признаков третьего листа и различия в пределах генеративного побега усиливаются по направлению от первого к третьему листу. Подобное, на наш взгляд, связано со сроками сбора материала, поскольку на втором 2013 году разница между сборами гораздо выше и составляет 64 сутки, чем соответствующая (50 суток) 2012 года. Наше предположение подтверждает и сравнение сборов третьего 2014 года, где минимальной разнице (30 суток) сроков сбора соответствует наименьшее число существенных показателей t-критерия и значимо различаются средние величины только третьего листа, который закладывается первым. Следовательно, с увеличением разницы между сроками сбора материала (временного градиента) этого высокогорного эндемика, возрастает изменчивость листовых признаков и, следовательно, существенных значений t-критерия Стьюдента. Результаты сравнения средних показателей признаков по t-критерию подтверждают и полученные данные однофакторного дисперсионно-регрессионного анализа по этому фактору (табл. 5). Сразу необходимо отметить, что влияние временного интервала на изменчивость индекса формы листочка или незначительное, или, оно носит случайный характер, поскольку существуют генетические факторы, определяющие форму в целом. В 2012 году градиент в сроках сбора материала, равные 50 суткам, существенно, на самом высоком уровне (99,9 %) достоверности, влияют на изменчивость размерных признаков среднего листочка только первого и третьего листа. Влияние данного фактора на вариабельность учтённых линейных признаков второго листа и индекса формы всех трёх листьев или слабое, или носит случайный

характер. При этом сила влияния сроков сбора на изменчивость ширины листочка третьего листа значительно выше, чем соответствующая величина на вариабельность первого листа, при сходных (более 15 %) показателях компоненты дисперсии длины черешка обеих листьев. Однако регрессионный анализ показал, что данный фактор на изменчивость линейных признаков первого и третьего листьев действует по-разному, т. е. имеют разные векторы. Если размерные признаки третьего листа при возрастании сроков сбора материала увеличиваются, то между учтённым фактором и размерами первого листа отмечены существенные значения отрицательной корреляционной связи. При числе степеней свободы (df), равным единице, компонента дисперсии (h^2 , %) равна коэффициенту детерминации (r^2 , %), а среднее квадратичное отклонение (SS) дисперсии (mS). Совершенно иные результаты получены при дисперсионно-регрессионном анализе объединённой выборки этой же популяции в условиях 2013 года, где разница между сроками сбора генеративных побегов максимальная. Здесь градиент сроков сбора ($\Delta = 64$ суток) существенно, но в разной степени, влияет на изменчивость учтенных признаков листьев. Максимальные показатели F-критерия отмечены для всех признаков также третьего листа. Однако показатели коэффициента детерминации и, следовательно, величины существенной положительной корреляционной связи градиента сроков сбора материала со всеми четырьмя учтёнными признаками листа в пределах генеративного побега увеличиваются по направлению от первого к третьему листу.

Таблица 5. Результаты однофакторного дисперсионно-регрессионного анализа листовых признаков генеративного побега по отдельным разногодичным объединённым выборкам *T. raddeanum* в условиях Снегового хребта ($df = n - 2 = 8$)

При- знаки	Годы											
	2012 ($\Delta = 50$ суток)				2013 ($\Delta = 64$ суток)				2014 ($\Delta = 30$ суток)			
	SS = mS	F(1)	$h^2=r^2$, %	r_{xy}	mS	F(1)	r^2 , %	r_{xy}	mS	F(1)	r^2 , %	r_{xy}
a_1/b_1	—	—	—	—	0,1472257	4,780*	2,3	15	—	—	—	—
a_2/b_2	—	—	—	—	0,0653916	4,121*	5,1	23	—	—	—	—
a_3/b_3	—	—	—	—	0,2718840	23,306***	40,0	63	0,0567306	4,210*	5,9	-24
a_1	108,9000	33,441***	22,1	-47	111,01270	41,042***	16,5	41	—	—	—	—
a_2	—	—	—	—	82,662393	37,494***	33,0	58	—	—	—	—
a_3	69,748006	29,022***	34,5	59	176,24651	132,169***	79,1	89	76,484961	14,153***	17,4	42
b_1	44,802778	28,344***	19,4	-44	32,705556	17,316***	7,7	28	—	—	—	—
b_2	11,687363	6,183*	5,6	23	31,845154	24,366***	24,3	49	—	—	—	—
b_3	65,827046	41,045***	42,7	65	54,982409	47,040***	57,3	76	58,673451	22,212***	24,9	50
c_1	1800,0694	21,708***	15,5	-39	369,14603	9,314**	4,3	21	—	—	—	—
c_2	—	—	—	—	5076,4640	78,820***	50,9	71	—	—	—	—
c_3	726,88366	10,064**	15,7	40	4440,6193	97,814***	73,7	86	1112,2202	10,454**	13,5	37

Примечание. SS – среднее квадратичное отклонение; mS – дисперсия; F – критерий Фишера; h^2 – сила влияния фактора, в процентах; r^2 – коэффициент детерминации, в %; r_{xy} – коэффициент корреляции между фактором и признаком.

При наименьшей разнице ($\Delta = 30$ суток) в сроках сбора (2014 г) генеративных побегов достоверные значения коэффициента детерминации с учтёнными признаками минимизировались, и достоверные корреляционные связи данного фактора отмечены только со всеми четырьмя признаками третьего листа. Остальные показатели коэффициента детерминации и корреляций оказались случайными.

Подобные итоги можно было бы и ожидать, поскольку, все три выше отмеченные показатели изменчивости, являются «звеньями одной и той же цепи», и взаимосвязаны: коэффициент детерминации равен квадрату коэффициента корреляций ($(r_{xy})^2 = r$, %). При сравнении трёхгодичного материала по результатам регрессионного анализа выяснилось, что сроки сбора материала генеративных побегов данного эндемика, прямо влияют на изменчивость рассматриваемых признаков листа.

Выводы

Таким образом, на трёхгодичном материале природной высокогорной популяции дагестанского вегетативно-подвижного эндемика *T. raddeanum* в условиях Снегового хребта (северный склон, 2500 м над у. м.) на фазе начала цветения первого верхушечного головковидного соцветия проведён сравнительный анализ структуры изменчивости листовых признаков в зависимости от сроков сбора материала. Дана оценка и выяснена роль данного фактора в изменчивости каждого учтённого признака. Относительно в поздние сроки собранные генеративные побеги, в преобладающем большинстве случаев, имеют сравнительно высокие показатели средних значений размеров листочка учтённых листовых признаков. Наибольшие средние величины черешка листа характерны для второго листа. Между средними показателями учтённых признаков второго и третьего листьев и их относительной изменчивостью отмечены отрицательные корреляционные связи, при положительном и незначительном характере их для первого листа. Кроме того, между самыми размерными признаками первого листа наблюдаются частые и крепкие связи, чем таковые второго и третьего листа. Размеры листовой пластиночки более прочно взаимосвязаны, чем они же с длиной черешка листа. Необходимо отметить, что с возрастанием временного градиента увеличиваются различия между средними показателями признаков листа, повышается частота и сила существенных показателей коэффициента детерминации и корреляционных связей между учтенным фактором – сроками сбора материала и признаками.

Литература

1. Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяции. – М.: Наука, 1973. – 277 с.
2. Хабибов А.Д., Хабибов А.А. Некоторые результаты оценки роли экологических факторов в проявлении межпопуляционной дифференциации по признакам листьев у видов клевера в горных экосистемах Дагестана // Вестник Дагестанского научного центра. – 2003. – № 14. – С. 54–65.
3. Хабибов А.Д. К вопросу о факторах изменчивости структуры листа *Trifolium raddeanum* Trautv. // Вестник ДГУ. – 2012. – Вып. 6. – С. 217–223.

4. Муртазалиев Р.А. Эндемики флоры Дагестана и их приуроченность к флористическим районам // Ботанический вестник Северного Кавказа. – 2016. – № 2. – С. 33–42.
5. Флора СССР. Т. XII. – М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1946. – 920 с.
6. Гроссгейм А.А. Флора Северного Кавказа. Т. 5. – М.–Л.: Наука, 1952. – С. 177–221.
7. Муртазалиев Р.А. Конспект флоры Дагестана. Т. II. – Махачкала, 2009. – 247 с.
8. Синнот Э. Морфогенез растений. – М.: Изд-во иностранной литературы, 1963. – 603 с.
9. Waddington C.H. The principle archetypes in evolution // Wistar Inst. Symp. Monogr. – 1967. – № 5. – P. 113–115.
10. Магомедмирзаев М.М., Спичак В.Н. Сравнительная характеристика организации количественных признаков листа у видов клёна // Сборник научных сообщений. Вып. 3. – Махачкала, 1972. – С. 101–110.
11. Hallé F., R. Oldeman A.A., Tomlinson P.B. Tropical trees and forests: An architectural analysis. – В.: Springer, 1978. – 441 p.
12. Harper J.L. Population biology of plants. – L.: Acad. press, 1977. – 892 p.
13. Bryant W.G. The problem of plant introduction for alpine and subalpine revegetation Smky Mountains, New South Wales // J. Soil consern., W. S. W. – 1971. – V. 27, № 4. – P. 209–226.
14. Плохинский Н.А. Биометрия. – М., 1970. – 364 с.
15. Зайцев Г.Н. Методика биометрических расчётов. – М.: Наука, 1983. – 256 с.
16. Лакин Г.Ф. Биометрия. – М.: Высшая школа, 1990. – 352 с.
17. Мамаев С.А. О проблемах и методах внутривидовой систематики древесных растений. Амплитуда изменчивости // Закономерности формообразования и дифференциации вида у древесных растений. – Свердловск, 1969. – С. 3–38.
18. Соколов И.Д., Петров А.П. Изменчивость нерасщепляющихся популяций в связи с изучением наследования количественных признаков // Цитология и генетика. – 1974. – Т. 8, № 2. – С. 123–125.

Поступила в редакцию 25 февраля 2017 г.

UDC 582.739.02(470.67:234.9.03)

DOI 10.21779/2542-0321-2017-32-2-91-102

Seasonal dynamics of structure variability of leaf traits of *Trifolium raddeanum* Trautv. in conditions of high mountains of Dagestan

A.D. Habibov¹, Z.Sh. Abdurazakova²

¹ FGBNU Mountain Botanical Garden of RAS, DSC; Russia, 367001, Makhachkala, M. Gadzhiev st., 45; Gakvari05@mail.ru;

² Dagestan State University; Russia, 367001, Makhachkala, M. Gadzhiev st., 43a; zem-ab55@mail.ru

High in the mountains of Dagestan (Snow ridge, North slope, 2500 m above sea level) within three (2012–2014) consecutive years at different periods a comparative analysis of the structure of variability of the three leaf characters of the generative sprout in six samples of vegetative rolling mountainous Dagestan endemic to meadow *Trifolium raddeanum* Trautv. was carried out. The results of the total statistics and comparison of average indices, taken into account signs of leaves on Student's t-criterion are obtained. The influence of the factor – the interval of the periods of the material collection – on the variability of each characteristic taken into account the first three leaves of generative sprout is revealed and evaluated. The portion of the influence of this factor is determined in the general changeability of each sign.

Keywords: *endemic, sample, generative flight, the signs of sheet, the periods of collection.*

Received 25 February, 2017