

**ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ
ASTRAGALUS AUSTROSIBIRICUS (FABACEAE) В ГОРНОМ АЛТАЕ**

Е.В. Жмудь

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, e-mail: elenazhmu@ngs.ru

Изучена изменчивость морфологических признаков растений *Astragalus austrosibiricus* (Fabaceae) на разной высоте над уровнем моря в разные годы наблюдений. Показан диапазон морфологической изменчивости в разных эколого-географических условиях, выявлен комплекс признаков, характеризующихся высокими коэффициентами корреляции, и установлена степень влияния изученных факторов на изменчивость отдельных морфологических признаков.

Ключевые слова: ценопопуляции, *Astragalus austrosibiricus* (астрагал южносибирский), изменчивость морфологических признаков, корреляции, факторный анализ.

**VARIABILITY OF ASTRAGALUS AUSTROSIBIRICUS (FABACEAE)
MORPHOLOGICAL CHARACTERISTICS IN ALTAI MOUNTAINS**

E.V. Zhmud

Central Siberian Botanical Garden, SB RAS,
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101, e-mail: elenazhmu@ngs.ru

The variability of the morphological features of plants *Astragalus austrosibiricus* (Fabaceae) at different heights above sea level in different years of observations was studied. The range of morphological variability in different ecological and geographical conditions was shown. The complex of traits was revealed, which are characterized by high correlation coefficients and by set the degree of influence factors on the variability of some studied morphological attributes.

Key words: local populations, *Astragalus austrosibiricus*, the variability of morphological features, correlations, factor analysis.

ВВЕДЕНИЕ

Рациональное использование перспективных растений природной флоры должно базироваться на основе выявления их эколого-морфологических особенностей. Одним из перспективных кормовых и лекарственных растений в Горном Алтае является Астрагал южносибирский (*Astragalus austrosibiricus* Schischk.). Этот вид перспективен в кормовом отношении, так как рядом авторов отмечена его высокая поедаемость. Ранневесеннее отрастание и образование второй генерации листьев обуславливают использование вида в качестве пастбищно-сенокосного (Кормовые растения..., 1951; Пленник, 1976). В надземной части растений *A. austrosibiricus* найдены биологически активные вещества, что обуславливает их применение в народной медицине (Киселева и др., 1991; Растительные ресурсы..., 2010).

Ранее в Горном Алтае была описана жизненная форма, определен тип онтогенеза *A. austrosibiricus*, выявлены количественные и качественные признаки, характеризующие онтогенетические состояния расте-

ний, исследована структура 9 ценопопуляций (ЦП) и некоторые эколого-морфологические особенности растений в зависимости от приуроченности к определенным эколого-географическим условиям (Жмудь, Нозирова, 2002). На примере 8 ЦП вида показано, что растения, приуроченные к разным эколого-географическим условиям, достоверно отличались рядом морфологических признаков. Было выявлено, что крупными размерами характеризовались особи в степном поясе растительности и росшие на увлажненном субстрате на берегу реки. Минимальными были размеры особей, произраставших в пределах лесного пояса на высоте 1500 м над уровнем моря (Жмудь, Дорогина, 2005). Р.Я. Пленник (1976) отмечала, что растения *A. austrosibiricus* в Горном Алтае встречаются в широком диапазоне экологических условий, иногда в довольно большом обилии (cop1–cop2).

Цель настоящей работы – изучить изменчивость морфологических признаков *A. austrosibiricus* в Горном Алтае на разных высотах над уровнем моря в раз-

ные годы наблюдений. Задача нашего исследования заключалась в выявлении основных факторов изменчивости растений в Горном Алтае – высоты над уровнем моря и изменчивости растений по годам, диапа-

зона варьирования морфологических признаков растений вида в целом и морфологической структуры их побегов в зависимости от приуроченности к разным эколого-географическим условиям.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Эколого-морфологические особенности растений *A. austrosibiricus* изучали в выборках (10–15 растений) 15 ЦП (исследовано около 200 растений), описанных в разных эколого-географических условиях Горного Алтая и Республики Бурятия в 2001–2011 гг. (табл. 1). Исследованные растения находились в средневозрастном генеративном состоянии в фазе цветения–начала плодоношения. Измерялись девять морфологических признаков: диаметр каудекса, число генеративных и вегетативных побегов у особей; на генеративных побегах изучены такие признаки, как длина побегов, длина и ширина листочков и соцветий, число междоузлий (метамеров), листьев, боковых побегов и соцветий. Статистическая обработка данных (вычисление средней величины признака (M), ее ошибки (m), коэффициента вариации (Cv , %) и факторный анализ) проведена с использованием пакета программ “MS Excel”. Факторный анализ сделан по схеме, предложенной П.Ф. Рокицким (1973).

Градациями фактора служили разные высоты над уровнем моря (выс. над ур. м.), которых насчитывалось в разных случаях от 8 до 11 в зависимости от проведенных измерений морфологических признаков, что отражено на рис. 2, 3. Величины морфологических признаков исследованы в популяциях на высотах 600–2150 м над ур. м. За границу отдельного фактора принимали разницу высот 100 ± 50 м. При исследовании влияния года измерений на внутривидовую изменчивость группирующим фактором было проведение исследований популяций вида в течение определенного года. Графики построены с использованием пакета программ “Statistica 8”. На графиках показаны средние величины морфологических признаков и их ошибки. В настоящей работе рассмотрены значительные и сильные (по классификации Г.Ф. Лакина (1973)) линейные корреляции морфологических признаков, составлявшие величину $r > 0.5$. Менее значительные корреляционные связи в работе

Таблица 1

Характеристика местообитаний ценопопуляций *Astragalus austrosibiricus* в 2001–2011 гг.

№ п/п	Номер популяции; год сбора; район исследований	Высота над уровнем моря; экспозиция склона	Фитоценоз
1	1-01; 2001 г.; Горный Алтай (ГА), Улаганский р-н, долина р. Чулышман, окр. с. Коо	600 м; левый берег реки	Тополево-березовое редколесье на каменистом берегу реки с караганой и кизильником
2	2-01; 2001 г.; ГА, Улаганский р-н, берег р. Башкаус в устье р. Чулышман	600 м	Сосново-березовое редколесье на каменистом берегу реки
3	5-01; 2001 г.; ГА, Улаганский р-н, долина р. Кубадру, подъем на Улаганский перевал	1500 м; склон южной экспозиции	Опушка лиственничного редколесья; остепненный луг на щебнистом склоне
4	1-02; 2002 г.; ГА, Улаганский р-н, окр. пос. Язула	1000 м; склон южной экспозиции	Разнотравный луг на поляне лиственничного редколесья с редкими валунами
5	3-02; 2002 г.; ГА, Улаганский р-н, 48-й км по дороге из Язулы на Саратан	1800 м; каменистый склон южной экспозиции	Остепненный луг под пологом лиственничного редколесья с валунами в долине р. Йолду
6	4-02; 2002 г.; ГА, Улаганский р-н, зимовье Карасу в верховье р. Башкаус	1600 м; склон южной экспозиции	Остепненный луг на поляне лиственничного леса
7	6-02; 2002 г.; ГА, Улаганский р-н, окр. с. Балыктуюль	1500 м	Разнотравно-злаковый луг на поляне лиственничного редколесья
8	9-02; 2002 г.; ГА, Улаганский р-н, дол. р. Кубадру, подъем на Улаганский перевал	1500 м; склон южной экспозиции	Злаково-разнотравный луг на опушке елово-лиственничного леса
9	1-03; 2003 г.; ГА, Кош-Агачский р-н, окр. с. Кокоря.	1700 м; обочина дороги	Разнотравно-бобово-злаковый остепненный луг
10	4-03; 2003 г.; ГА, Кош-Агачский р-н, окр. с. Джазгор, лев. бер. р. Аргут, степь Самаха	1600 м	Под пологом лиственничника с северной его стороны; остепненный луг
11	2-09; 2009 г.; ГА, Кош-Агачский р-н, окр. с. Бельгир	2150 м; склон северо-западной экспозиции	Парковый лиственничный лес; выпас
12	4-09; 2009 г.; ГА, Кош-Агачский р-н, окр. с. Кызыл-Таш	1680 м; правый берег р. Ак-Туру	Злаково-разнотравный луг на опушке лиственничного леса
13	9-09; 2009 г.; ГА, Онгудайский р-н, окр. д. Кулада	1170 м; склон юго-восточной экспозиции	Злаково-разнотравная степь с каменистыми выходами
14	15-09; 2009 г.; Бурятия, Тункинский р-н, окр. д. Зун-Мурино	700 м	Правый берег р. Хын-Горхон
15	3-11; 2011 г.; ГА, Онгудайский р-н, перевал Чике-Таман	1050 м; склон северо-западной экспозиции	Остепненный луг под пологом разреженного лиственничника

не приводятся. Коэффициент варьирования признаков обсуждается с учетом следующих критериев: от 0 до 4 % – небольшое варьирование; 5–44 % – нормальное; 45–64 % – большое; 65–84 % – очень большое; 85–104 % – сверхбольшое, 105 % и выше – аномальное

(Зайцев, 1984). Использованные для описания морфологического строения побегов и соцветий термины даны в трактовке П.Ю. Жмылева с соавт. (2005), Т.В. Кузнецова с соавторами (1992), Ал.А. Федорова и З.Т. Артюшенко (1979).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Астрагал южносибирский – моноцентрическое каудексообразующее растение (рис. 1). Произрастает в сухих, орошаемых, опустыненных, крупнодерновинных степях, по галечникам, каменистым склонам и берегам рек и оврагов (Пленник, 1976; Выдрина, 1994). У генеративных растений формируются удлиненные орто- или плагиотропные побеги, ветвящиеся в благоприятных условиях. Нарастание побегов моноподиальное. Побеги обогащения образуются, как правило, в базальной части годовичного побега. Система годовичного генеративного побега также включает соцветия, представляющие собой брактеозную кисть, развивающиеся в апикальной части побега и закладывающиеся обычно в пазухах верхних листьев. В неблагоприятных условиях побеги *A. austrosibiricus* не ветвятся. Морфологические особенности побегов растений этого вида тесно связаны с эколого-географическими условиями произрастания.

Нами установлено, что особи этого вида произрастают в различных эколого-географических условиях. Особи вида исследованы нами в Горном Алтае на каменистых берегах рек, на полянах и опушках лиственничников и смешанных лесов, на разнотравных и остепненных лугах, в каменистых степях, на склонах южной и северо-западной экспозиций на различных высотах над уровнем моря (см. табл. 1). Ис-

следования показали, что растения характеризовались достаточно широкой амплитудой изменчивости морфологических признаков. Так, значения длины побегов у растений разных ЦП вида отличались в 5.6 раза, диаметр каудекса и число сформированных междоузлий осевых побегов – в 8 раз, длина и ширина листочка – в 6.7 и 3.7 раза соответственно, длина и ширина соцветий – в 6.5 и 4.7 раза, число листьев – в 9 раз, соцветий – в 6 раз. Наиболее ощутимыми были колебания величин числа генеративных и вегетативных побегов у особей в разных эколого-географических условиях, различавшиеся в 34 и 55 раз соответственно (табл. 2). Для растений вида в целом варьирование большинства морфологических признаков было нормальным. Это такие признаки, как длина побега, диаметр каудекса, размер листочков и соцветий, число листьев и междоузлий. Большим было варьирование числа генеративных побегов у растений и числа соцветий на побегах. Очень сильно изменялись числа вегетативных побегов у особей и числа боковых побегов на осевых генеративных. Побеги обогащения развивались у растений только в благоприятных условиях, чем и объясняется, возможно, большое варьирование их числа на осевых побегах особей разных ЦП (см. табл. 2). Так, например, на годовичных побегах особей в популяциях № 4-03 и 3-11 побеги обогащения



Рис. 1. Общий вид *Astragalus austrosibiricus* в Горном Алтае.

Таблица 2

Величина морфологических признаков растений *Astragalus austrosibiricus* в Горном Алтае (n = 171–210)

Признак	M	m	Cv, %	max	min
Длина побега, см	30.27	0.68	31.53	68.70	12.00
Диаметр каудекса, см	5.77	0.15	33.77	12.00	1.50
Длина листочка, см	1.65	0.04	30.72	4.00	0.60
Ширина листочка, см	0.53	0.01	25.98	1.10	0.30
Длина соцветия, см	4.00	0.10	32.32	7.80	1.20
Ширина соцветия, см	1.50	0.03	27.08	2.80	0.60
Число:					
междоузлий	3.00	0.09	44.04	8.00	1.00
боковых побегов	0.91	0.11	174.89	7.00	0.00
листьев	3.72	0.08	31.91	9.00	1.00
побегов вегетативных	10.55	0.62	76.61	55.00	0
побегов генеративных	11.41	0.49	56.71	34.00	1.00
соцветий на побеге	1.82	0.07	51.33	6.00	1.00

не были сформированы. Общим для этих местообитаний было плотное затенение растений, в первом случае – пологом густого лиственничника, во втором – тенью склона северо-западной экспозиции.

Корреляционный анализ показал, что некоторые морфологические признаки в растениях *A. austrosibiricus* были тесно взаимосвязаны. Так, диаметр каудекса в значительной степени определялся числом генеративных побегов у особей. Это связано, вероятно, с их большей мощностью, так как вегетативные побеги у растений этого вида часто были развиты слабо. Листочки сложного листа в зависимости от условий также изменялись в размерах пропорционально, так как их длина тесно связана с шириной. Кроме того, у растений этого вида с высокими побегами отмечены более длинные листочки. Сильной степенью взаимосвязи отличались такие параметры, как число междоузлий, листьев, боковых побегов и соцветий на годовичном побеге (табл. 3), которые пропорционально изменялись в зависимости от высоты над уровнем моря.

Таблица 3

Значительные и сильные корреляционные связи морфологических признаков растений *Astragalus austrosibiricus*

Признак	Коэффициент корреляции	
Диаметр каудекса	Число генеративных побегов	0.527 ± 0.006
Длина листочка	Ширина листочка	0.67 ± 0.001
	Высота побегов	0.659 ± 0.070
Число междоузлий	Число листьев	0.545 ± 0.003
	Число боковых побегов	0.765 ± 0.001
»	Число соцветий на побеге	0.706 ± 0.001
	»	»

Дисперсионный анализ показал, что изменчивость морфологических признаков зависела как от высоты над уровнем моря, так и от года наблюдений (табл. 4). Нами выявлено, что величина большинства исследованных морфологических признаков варьировала в зависимости от произрастания особей на той или иной высоте над уровнем моря. Изменчивость таких признаков, как длина побегов, число листьев и междоузлий, зависела исключительно от высоты над уровнем моря. Анализ признаков, обладающих сопряженной изменчивостью, показал следующее. На высотах 600–1000 м над ур. м. годовичные побеги растений исследуемого вида формировали 7–8 метамеров, до 4 боковых побегов, 5–6 листьев и 2–4 соцветия. Длина листочков колебалась от 11 до 25 мм. На высотах выше 1170 м амплитуда изменчивости практически всех исследованных признаков становилась меньше. Так, в этом случае побег состоял из 2–4 метамеров, на нем развивались 3–4 листа, 1 боковой побег и уже только 1–2 соцветия (рис. 2, а). Длина листочка изменялась у растений этих популяций в пределах 8–18 мм (см. рис. 2, в). В небольшой степени зависели от высоты над уровнем моря такие высоко сопряженные между собой признаки растений *A. austrosibiricus*, как диаметр каудекса и число генеративных побегов у особей (см. рис. 2). Вероятно, на эти параметры большее влияние оказывают микроэкологические условия – субстрат или наличие выпаса.

Анализ варьирования средних величин признаков по годам показал, что только диаметр каудекса и

Таблица 4

Степень влияния и оценка достоверности влияния на изменчивость морфологических признаков фактора приуроченности растений *Astragalus austrosibiricus* к разным высотам над уровнем моря и фактора наблюдений в разные годы в Горном Алтае ($t_{st} = 0.01$)

Признак	Разная высота над уровнем моря		Разные годы наблюдений	
	F (фактическое)	Степень влияния фактора, %	F (фактическое)	Степень влияния фактора, %
Длина побега	12.3*	31.1	0.24	–**
Диаметр каудекса	3.12	5.7	8.48	12.8
Длина листочка	15.7	36.9	4.14	6.0
Длина соцветия	4.3	8.5	3.5	5.4
Число:				
листьев	6.74	21.5	2.25	2.5
междоузлий	47.6	67.9	0.43	–
боковых побегов	37.2	62.3	14.74	21.8
генеративных побегов	6.5	12.2	6.33	8.2
соцветий на побег	25.5	52.6	15.06	22.2
Ширина листочка	0.85	–	5.6	8.6

* Жирным шрифтом выделены достоверные значения факторов.

** Прочерк означает отсутствие влияния фактора.

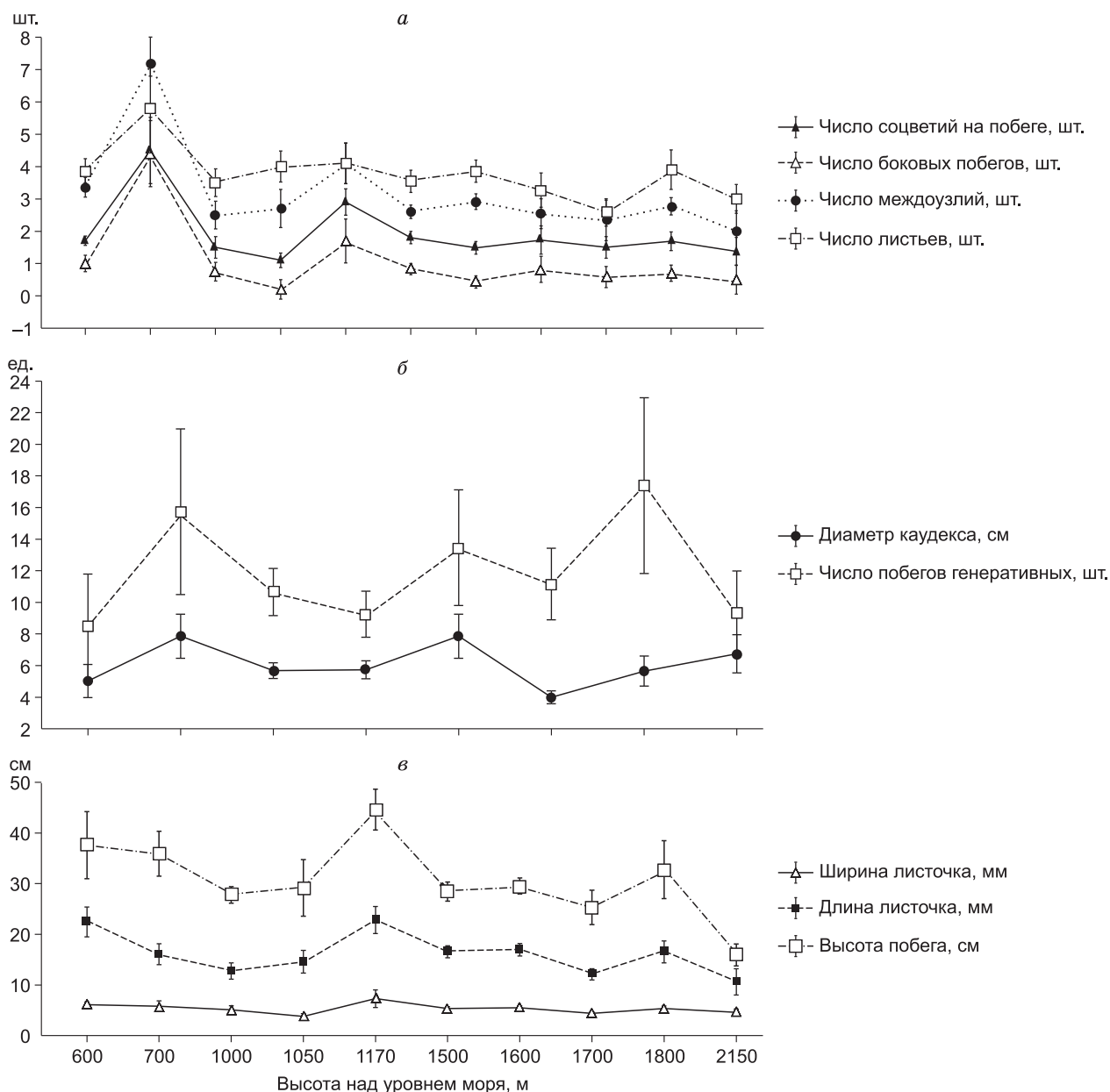


Рис. 2. Изменчивость морфологических признаков *Astragalus austrosibiricus* на разной высоте над уровнем моря: а – числа соцветий боковых побегов междоузлий и листьев на побеге, шт.; б – диаметра каудекса, см и числа генеративных побегов, шт.; в – длины и ширины листочка, высоты побегов, см. Здесь и на рис. 3 для наглядности ширина и длина листочка (в) приведены в увеличенном масштабе (10:1).

ширина листочка в большей степени зависели от года проведения наблюдений, чем от высоты над уровнем моря. При этом ширина листочка не связана с произрастанием особей вида на разной высоте над уровнем моря, а ее изменчивость варьировала в разные годы наблюдений. Несмотря на высокую корреляцию с шириной листочка, последняя в большей степени зависит от приуроченности особей вида к разной высоте над уровнем моря и является адаптивным признаком.

Градации воздействия двух исследованных факторов следующая: небольшое – до 25 %, среднее – 25–50 %, высокое – более 50 %. Исследование степени

влияния этих факторов показало, что их воздействие на морфологическую изменчивость растений было разным (см. табл. 4). Изменчивость практически всех изученных морфологических показателей в небольшой степени отличалась в годы наблюдений, что составило от 2 до 22 % для разных морфологических признаков (рис. 3). Изменчивость таких характеристик, как диаметр каудекса, число генеративных побегов, длина соцветия и число листьев, в небольшой степени зависели как от года наблюдений, так и от произрастания на определенной высоте над уровнем моря (см. рис. 2, б; 3, б). Ряд признаков отличался более высокой изменчивостью в связи с приуроченнос-

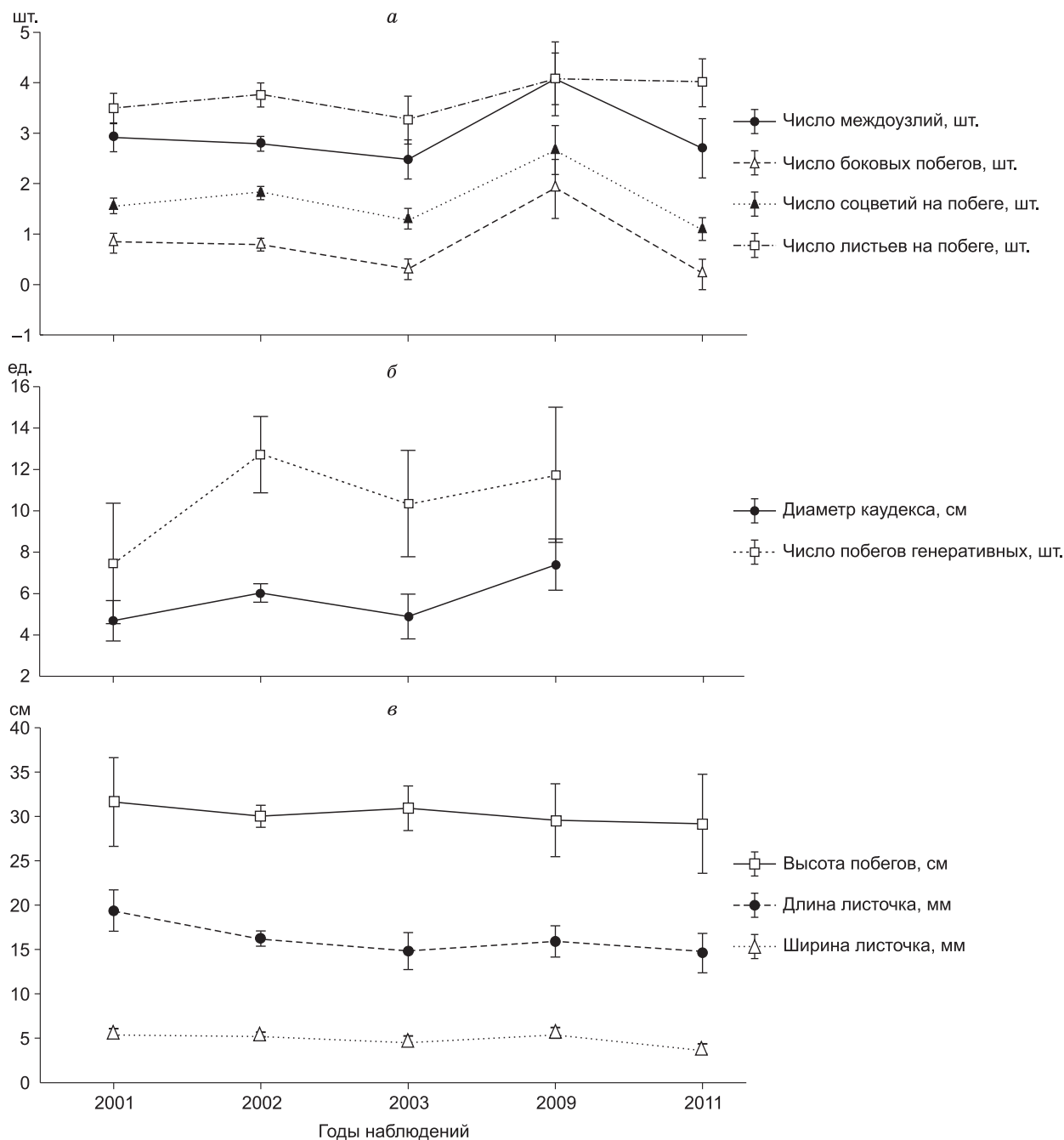


Рис. 3. Изменчивость морфологических признаков *Astragalus austrosibiricus* по годам:

а – числа соцветий боковых побегов междоузлий и листьев на побеге, шт.; *б* – диаметра каудекса, см и числа генеративных побегов, шт.; *в* – длины и ширины листочка, высоты побегов, см.

тью особей вида к определенной высоте над уровнем моря. Так, длина побегов и листочков в средней степени коррелировала с высотой над уровнем моря. Значительное влияние оказывала приуроченность растений к определенной высоте над уровнем моря на та-

кие сопряженные между собой признаки побега, как число междоузлий, соцветий на побеге и боковых побегов. Изменчивость величин этих морфологических признаков более чем наполовину зависела от градиента высоты.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты показали, что растения *A. austrosibiricus* обладают широким экологическим ареалом и произрастают в интервале высот в Горном Алтае – от 600 до 2150 м. Пластичность его представителей, тяго-

теющих к разным эколого-географическим условиям, обеспечивается комплексом адаптивных реакций растений. Особи *A. austrosibiricus*, приуроченные к небольшой высоте над уровнем моря (600–1000 м),

характеризуются большей облиственностью, более крупными размерами побегов и листочков, большим числом метамеров, составляющих годичный осевой побег и несущих несколько побегов обогащения и несколько соцветий. На высоте свыше 1000 м растения *A. austrosibiricus* становятся в среднем несколько более низкорослыми, с более короткими листочками. Здесь сокращается число метамеров осевого побега, что ведет к формированию меньшего числа боковых побегов, листьев и соцветий, чем на небольших высотах над уровнем моря. Возможно, длина побегов не столь значительно уменьшается с высотой за счет интеркалярного роста междоузлий побега, обеспечивающего в среднем меньшую изменчивость этого признака, несущего ответственность за получение растениями достаточного освещения.

Вероятно, на этот процесс затрачивается меньшее количество энергии растения, чем на формирование структур метамера – развитие листа, побега обогащения или соцветия. В связи с этим морфологические признаки – число метамеров, а значит, листьев на побеге, боковых побегов и соцветий, сформирован-

ных на годичном побеге, можно считать адаптивными к комплексу экологических условий, сложившихся на данных высотах в Горном Алтае. В минимальной степени влиянию внешних условий подвержена изменчивость таких признаков, как диаметр каудекса растения и число генеративных побегов, а также длина соцветий. Изменчивость этих признаков определяется в основном генетическими особенностями растений вида, которые реализуются в каждой конкретной ЦП. Выявлено также, что морфологическая изменчивость растений вида в большей степени была обусловлена произрастанием на определенной высоте над уровнем моря и лишь в небольшой степени зависела от метеоусловий года проведения наблюдений. Анализ изменчивости признаков в популяциях вида по годам малоинформативен в том случае, когда необходим отбор определенных форм растений.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта № 30 по Программе Президиума РАН “Биологическое разнообразие” и Интеграционному проекту СО РАН № 20.

ЛИТЕРАТУРА

- Выдрина С.Н.** Род Астрagal (*Astragalus* L.) // Флора Сибири. Т. 9. *Fabaceae* (Leguminosae). Новосибирск, 1994. 277 с.
- Жмудь Е.В., Дорогина О.В.** Эколого-морфологические особенности и трипсинингибирующая активность листьев *Astragalus austrosibiricus* (*Fabaceae*) Горного Алтая // Раст. ресурсы. 2005. Вып. 1. С. 47–54.
- Жмудь Е.В., Нозирова Г.Р.** Онтогенез и эколого-морфологические особенности *Astragalus austrosibiricus* Schischk. в Горном Алтае // Флора и растительность Алтая: Тр. Южно-Сибирского ботанического сада. Т. 7, вып. 1. Барнаул, 2002. 163 с.
- Жмылев П.Ю., Алексеев Ю.Е., Карпухина Е.А., Баландин С.А.** Биоморфология растений: иллюстрированный словарь. Учеб. пособие. Изд. 2-е, испр. и доп. М., 2005. 256 с.
- Зайцев Г.Н.** Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М., 1984. 424 с.
- Киселева А.В., Волхонская Т.А., Киселев В.Е.** Биологически активные вещества лекарственных растений Южной Сибири. Новосибирск, 1991. 136 с.
- Кормовые** растения сенокосов и пастбищ СССР. Т. 2 / Под ред. И.В. Ларина. М.; Л., 1951. 947 с.
- Кузнецова Т.В., Прякина Н.И., Яковлев Г.П.** Соцветия. Морфологическая классификация. СПб., 1992. 125 с.
- Лакин Г.Ф.** Биометрия. М., 1973. 342 с.
- Пленник Р.Я.** Морфологическая эволюция бобовых Юго-Восточного Алтая (на примере родовых комплексов *Astragalus* L. и *Oxytropis* L.). Новосибирск, 1976. 215 с.
- Растительные ресурсы России: Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность.** Т. 3. Семейства *Fabaceae*–*Ariaceae*. СПб.; М., 2010. 601 с.
- Рокицкий П.Ф.** Биологическая статистика. Минск, 1973. 320 с.
- Федоров Ал.А., Артюшенко З.Т.** Атлас по описательной морфологии высших растений. Соцветие. Л., 1979. 296 с.