

Оригинальная статья / Original article
УДК 581.4:581.15(470.67)
DOI: 10.18470/1992-1098-2023-3-60-68



Изменчивость морфологических признаков *Salvia canescens* (Lamiaceae) в природных популяциях Дагестана

Зиярат А. Гусейнова

Горный ботанический сад – обособленное подразделение Дагестанского федерального исследовательского центра РАН, Махачкала, Россия

Контактное лицо

Зиярат А. Гусейнова, старший научный сотрудник,
Горный ботанический сад – обособленное
подразделение Дагестанского федерального
исследовательского центра РАН; 367000 Россия,
г. Махачкала, ул. М. Ярагского, 75.
Тел. +79886443771
Email guseinovaz@mail.ru
ORCID <https://orcid.org/0000-0003-0355-4132>

Формат цитирования

Гусейнова З.А. Изменчивость морфологических признаков *Salvia canescens* (Lamiaceae) в природных популяциях Дагестана // Юг России: экология, развитие. 2023. Т.18, N 3. С. 60-68. DOI: 10.18470/1992-1098-2023-3-60-68

Получена 7 февраля 2023 г.
Прошла рецензирование 14 мая 2023 г.
Принята 10 августа 2023 г.

Резюме

Цель. Изучение структуры внутри- и межпопуляционной изменчивости *Salvia canescens* С.А. Мей. вдоль высотного градиента.

Материал и методы. Для изучения морфологических признаков *Salvia canescens* в качестве «модуля» был использован генеративный побег. В четырех географически изолированных популяциях вида, с 30 особей было взято по одному генеративному побегу. На побегах были учтено 11 признаков.

Статистический анализ полученных данных проводился с использованием программы Statistica 5.5. Уровни варьирования приняты по Зайцеву.

Результаты. Изучена структура внутри- и межпопуляционной изменчивости *S. canescens* – характерного представителя нагорно-ксерофитной растительности, эндемика Большого Кавказа.

По полученным данным, средние значения большинства изученных признаков *S. canescens* увеличиваются с набором высоты над уровнем моря. Вариабельность изученных признаков вида как внутри-, так и межпопуляционная имеет средний и высокий уровень.

Большинство признаков *S. canescens* положительно коррелирует между собой на уровне $p < 0,05$. Все признаки, кроме числа междоузлий и листьев находятся в положительной значимой корреляции ($p \leq 0,001$; $p \leq 0,01$) с высотой над уровнем моря.

Результаты однофакторного дисперсионного и регрессионного анализов показали достоверные различия между популяциями по большинству признаков генеративного побега. Максимальное разграничение популяций отмечено по признакам «масса стеблей» и «масса соцветий».

Выводы. Выявленная внутри- и межпопуляционная изменчивость морфологических признаков *Salvia canescens* вдоль высотного градиента обусловлена экологическими условиями местопроизрастания вида. Вариабельность признаков и увеличение параметров генеративной сферы отображают адаптацию вида в высотном градиенте.

Ключевые слова

Salvia canescens, Дагестан, природные популяции, изменчивость, морфологические признаки.

Variability of morphological traits of *Salvia canescens* (Lamiaceae) in natural populations of Dagestan, Russia

Ziyarat A. Guseynova

Mountain Botanical Garden, Dagestan Federal Research Center, Russian Academy of Sciences, Makhachkala, Russia

Principal contact

Ziyarat A. Guseynova, Senior Researcher, Mountain Botanical Garden, Dagestan Federal Research Centre, Russian Academy of Sciences, 75 M. Yaragskogo St, Makhachkala, 367000 Russia.

Tel. +79886443771

Email guseinovaz@mail.ru

ORCID <https://orcid.org/0000-0003-0355-4132>

How to cite this article

Guseynova Z.A. Variability of morphological traits of *Salvia canescens* (Lamiaceae) in natural populations of Dagestan, Russia. *South of Russia: ecology, development*. 2023, vol. 18, no. 3, pp. 60-68. (In Russian) DOI: 10.18470/1992-1098-2023-3-60-68

Received 7 February 2023

Revised 14 May 2023

Accepted 10 August 2023

Abstract

Aim. Study of the structure of intra- and interpopulation variability of *Salvia canescens* C.A. Mey. along an altitudinal gradient.

Material and Methods. To study the morphological traits of *Salvia canescens*, a generative shoot was used as a «module». In four geographically isolated populations of the species, one generative shoot from 30 individuals was taken. 11 signs were taken into account on the shoots. Statistical analysis of the obtained data was carried out using the Statistica 5.5 program. The levels of variation were assessed according to G.M. Zaitsev.

Results. The structure of intra- and interpopulation variability of *S. canescens*, a characteristic representative of mountain-xerophyte vegetation and an endemic of the Greater Caucasus, was studied. According to the data obtained, the mean values of most of the studied traits of *S. canescens* increase with altitude. The variability of the studied traits of the species, both intra- and interpopulation, has an average and high levels. Most of the traits of *S. canescens* are positively correlated with each other at the $p \leq 0.05$ level. All traits, except for the number of internodes and leaves, are in a positive significant correlation ($p \leq 0.001$; $p \leq 0.01$) with height above sea level.

The results of one-way ANOVA and regression analyses showed significant differences between populations for most traits of the generative shoot. The maximum differentiation of populations was noted according to the traits «mass of stems» and «mass of inflorescences».

Conclusions. The intra- and interpopulation variability of the morphological traits of *Salvia canescens* revealed along the altitudinal gradient is due to the ecological conditions of the species' habitat. The variability of the traits and the increase in the parameters of the generative sphere reflect the adaptation of the species along the altitudinal gradient.

Key Words

Salvia canescens, Dagestan, natural populations, variability, morphological traits.

ВВЕДЕНИЕ

Территория республики Дагестан делится на четыре основных физико-географических района: Низменный, Предгорный, Внутреннегорный и Высокогорный. Внутреннегорный район характеризуется наличием крутых и скалистых склонов, глубоких ущелий, резко контрастирующих с обширными плато и хребтами с пологими и широкими сводами [1–3]. Сухие каменистые склоны, особенно южных экспозиций гор, представляют отличные условия для развития нагорно-ксерофитной растительности. Внутреннегорный Дагестан является районом распространения и развития сообществ нагорных ксерофитов [4; 5]. В северной части такие сообщества развиваются на известняках в аридных котловинах, располагающихся в долинах рек Койсу, в южной – на сланцах, в долинах рек Самур и Курах. Нагорно-ксерофитная растительность развивается во всех горных поясах, исключение составляет только верхняя часть альпийского пояса. Такие фитоценозы с примесью мелколесья, на каменисто-щебнистых неразвитых маломощных почвах, вместе с сухими горными степями определяют облик типичных ландшафтов Внутреннегорного Дагестана. Еще Кузнецов Н.И. [4] отмечал, что нагорно-ксерофитная растительность в Дагестане занимает все южные склоны, ущелья, обнаженные скалы, осыпи. Особенно своеобразны и значительного развития они достигают в аридных котловинах внутреннего известнякового Дагестана, отличающегося засушливостью климата и разнообразием эдафических условий. Нагорно-ксерофитные сообщества отличаются видовым богатством и представляют значительный природоохранный интерес; включают редкие и исчезающие виды. Этот район является одним из крупных центров эндемизма на всем Кавказе [6].

Эндемичные виды – специфическая часть флоры, которая является показателем ее отличия от других флор. С фитоценозами нагорно-ксерофитной растительности, по данным Галимовой П.М. [7] связан целый ряд эндемиков: дагестанских – 14 видов, Большого Кавказа – 6, Восточного Кавказа – 15, Кавказа – 9, общих для Центрального и Восточного Кавказа – 4 и 5 являются эндемиками РФ.

Известные по изучению эндемиков региона работы Гроссгейма А.А. [8], Харадзе А.Л. [9; 10] и др., носят инвентаризационный или описательный характер. Аналогичные работы позже появились и по отдельным регионам Кавказа [11–14]. В настоящее время проводятся уже и популяционные исследования редких и эндемичных видов растений на территории Дагестана [15–22].

В данной работе приводятся результаты изучения структуры внутри- и межпопуляционной изменчивости характерного представителя нагорно-ксерофитной растительности шалфея седоватого (*Salvia canescens* С.А. Меу.) вдоль высотного градиента.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Salvia canescens (Шалфей седоватый) – многолетнее травянистое растение, 10–35 см высоты, с деревянистым, разветвленным корневищем. Стебли простые, восходящие, опушенные в нижней части длинными волосками. Прикорневые листья, продолговатые, или обратно-ланцетные, войлочко опушенные с обеих сторон, по краям выемчато-лопастные, реже цельнокрайние, 18 см

длины, 1,2 см ширины. Стеблевые листья 1–2 пары, мелкие и более узкие, чем прикорневые. Прицветные листья в основании ветвей соцветия продолговато-ланцетные, сидячие, с нижней поверхности сильно опушенные, прицветные ложных мутовок – широкояйцевидные. Соцветие простое с 4–6 ложными мутовками, по 4–6 цветков в каждой. Соцветия до 1 фута (0,30 м) в длину, удерживают цветы над листвой [23]. Колокольчатая чашечка, 8–10 мм длины, опушена длинными тонкими волосками. Верхняя губа несколько длиннее нижней. Венчик фиолетовый, 1,5–2,5 см длины, верхняя губа намного длиннее нижней. Орешки трёхгранно-эллипсоидные, 2,5 мм длиной. Цветет в мае–июле. *S. canescens* произрастает в аридных котловинах, на известняках, щебнистых и каменистых местах, на скалах и сухих склонах, от среднего до субальпийского горного пояса, до 2000 м над уровнем моря [24–26]. Охраняется в Северо-Осетинском [27], Кабардино-Балкарском и Тебердинском государственных заповедниках. Эндемик Большого Кавказа [28].

Исследования проводились в 2019 году в четырех географически изолированных популяциях вида, произрастающих на разных высотных уровнях, с разными эколого-географическими условиями:

1. Окр. с. Леваши, Левашинское плато (850 м)
2. Окр. с. Цудахар Левашинское плато (1100 м)
3. Окр. с. Гуниб (Турбаза «Орлиное гнездо»), Гунибское плато (1250 м)
4. Окр. с. Гуниб (дорога к туннелю), Гунибское плато (1750 м)

Виды рода *Salvia* приурочены в основном к травянистым или разреженным кустарниковым сообществам, незадернованным склонам, выходам коренных пород, что характеризует его как гелиофильный.

Местообитания *S. canescens* в пунктах сбора материала представляли собой сообщества нагорно-ксерофитной растительности на известняковых склонах южной экспозиции. В сообществах представлены виды родов *Thymus*, *Astragalus*, *Medicago*, *Artemisia*, *Gypsophila*, *Teucrium*, *Campanula*, *Linum*, *Helianthemum* и, как правило, *Satureja subdentata*.

В качестве «модуля» для изучения морфологических признаков *S. canescens* использован генеративный побег (элементарная структурная единица особи), проходящий полный цикл развития от инициации в почках до генеративного состояния [29; 30].

С 30 особей в каждой популяции были взяты генеративные побеги исследуемого вида, на которых были учтены размерные и числовые признаки. После чего побеги фракционировались на структурные части: стебель, листья, соцветия и просушивались до воздушно-сухой массы. Массу побега определяли по фракциям [31].

Для статистического анализа внутри- и межпопуляционной изменчивости морфологических признаков проведены описательная статистика, корреляционный, дисперсионный, регрессионный и дискриминантный анализы с использованием программы Statistica 5.5. [32]. Уровни варьирования оценены по Г.М. Зайцеву [33]: CV<10 % – низкий, CV=10–20 % – средний, CV>20 % – высокий.

ПОЛУЧЕННЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

По результатам наших исследований амплитуда изменчивости морфологических признаков *S. canescens*

по популяциям невысокая (табл. 1). Средние значения размерных и количественных признаков, с набором высоты над уровнем моря увеличиваются незначительно. Увеличение показателя генеративной сферы: длины ножки соцветия (от 6,3±0,36 до 8,2±0,43), числа мутовок (от 3,5±0,16 до 4,7±0,20) и числа цветков в соцветии (от 19,9±0,84 до 24,6±1,16) можно рассматривать, как прояв-

ление адаптационного механизма в более суровых условиях произрастания на больших высотах. Так, как увеличение параметров вышеназванных признаков приводит к повышению семенной продуктивности, то это, в свою очередь, может способствовать воспроизводству и поддержанию популяций.

Таблица 1. Средние данные по морфологическим признакам *Salvia canescens*

Table 1. Average data on morphological traits of *Salvia canescens*

Признаки / Популяции Traits / Populations	Леваши, 850 м Levashi, 850 m		Цудахар, 1100 м Tsudahar, 1100 m		Гуниб, 1250 м Gunib, 1250 m		Гуниб, 1750 м Gunib, 1750 m		Объединенная выборка Combined sampling	
	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	CV, %	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	CV, %	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	CV, %	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	CV, %	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	CV, %
(1) Длина побега, см Length of shoots, sm	13,2±0,46	19,1	12,1±0,60	27,1	12,3±0,37	16,6	16,1±0,42	14,3	13,4±0,27	22,3
(2) Толщина стебля, мм Thickness of stem, mm	1,4±0,04	15,0	1,3±0,04	16,5	1,3±0,03	14,1	1,5±0,04	12,8	1,4±0,02	16,4
(3) Длина ножки соцветия, см Length of stem of inflorescences, sm	6,3±0,36	31,6	6,3±0,35	31,0	6,8±0,34	27,7	8,2±0,43	28,8	6,9±0,20	31,7
(4) Число междоузлий, шт. Number of internodes, un.	2,1±0,07	17,7	2,1±0,07	17,7	2,0±0,10	27,3	2,1±0,06	14,5	2,1±0,04	19,6
(5) Число мутовок в соцветии, шт. Number of whorls in the inflorescence, un.	3,5±0,16	25,5	4,2±0,18	23,7	4,4±0,18	22,7	4,7±0,20	22,8	4,2±0,10	25,6
(6) Число цветков в соцветии, шт. Number of flowers in the inflorescence, un.	19,9±0,84	23,0	22,7±1,07	25,8	23,3±1,00	23,5	24,6±1,16	25,9	22,6±0,53	25,6
(7) Число листьев розеточных, шт. Number of rosette leaves, un.	10,9±0,44	22,3	9,7±0,38	21,7	10,2±0,46	24,7	11,8±0,64	29,6	10,7±0,25	26,0
(8) Масса стеблей, г Mass of stems, g	0,05± 0,002	23,6	0,04± 0,003	35,3	0,04± 0,002	33,8	0,06± 0,002	20,4	0,05± 0,001	32,7
(9) Масса листьев, г Mass of leaves, g	0,18± 0,009	26,7	0,21± 0,016	41,7	0,22± 0,015	36,9	0,25± 0,015	31,7	0,22± 0,007	36,7
(10) Масса соцветий, г Mass of inflorescences, g	0,12± 0,007	28,5	0,12± 0,006	27,5	0,17± 0,009	28,6	0,17± 0,008	27,0	0,15± 0,004	32,1
(11) Масса побега, г Mass of shoot, g	0,36± 0,014	20,8	0,38± 0,021	30,3	0,44± 0,021	26,2	0,48± 0,021	23,5	0,41± 0,011	27,9

Толщина стебля и число междоузлий – признаки сравнительно стабильные, их параметры по популяциям слабо варьируют (1,3–1,5 и 2,0–2,1, соответственно), по всей видимости, их можно считать генетически обусловленными. Дело в том, что *S. canescens* относится к полурозеточной симподиальной модели по описанному Т.И. Серебряковой [34] «моделям побегообразования травянистых многолетников». Монокарпический побег вида характеризуется детерминированным ростом, завершающимся терминальным соцветием, при котором признаки побега наследственны и генетически обусловлены. Максимальные средние величины почти всех признаков отмечены в четвертой популяции (1750 м). Средние данные по размерным признакам побега и количеству розеточных листьев в первой популяции (850 м над ур. моря) выше, чем во второй (1100 м). Маршрутные ленты по сбору материала в этих двух популяциях проходили по склонам, где сухие участки перемежались с оврагами, в которых дольше сохраняется влажность от выпадающих осадков. Тем самым создаются более благоприятные условия для роста растений. Морфологические особенности побегов растений данного вида, очевидно, тесно связаны с эколого-географическими условиями произрастания.

Изменчивость признаков как внутри- так и межпопуляционная имеет средний и высокий уровни. Вариабельность длины ножки соцветия, весовых и большинства количественных (числа мутовок и цветков в соцветии, числа розеточных листьев) признаков находится на высоком уровне во всех исследованных популяциях. Коэффициент вариации отдельных признаков внутри популяций имеет сравнительно низкие и высокие значения, в той или иной из них. К примеру, длина побега и толщина стебля менее вариативны в 4-й (CV=14,3 и 12,8 %, соответственно), более – во 2-й популяции (CV=27,9 и 16,5 %). Минимальные значения CV наблюдаются в 4-й популяции также по числу междоузлий (14,5 %) и стеблевой массе (20,4 %), а максимальные во 2-й популяции – по массе стеблей (35,3 %), листьев (41,7 %) и побега (30,3 %). В целом, коэффициенты вариации показывают выравнивание популяций по всем признакам.

Корреляционный анализ показал положительную, значимую на уровне $p \leq 0,05$ связь большинства признаков *S. canescens* между собой, как по популяциям, так и в объединенной выборке. Структура распределения сухой массы побега по фракциям сравнительно однородная. По доле вклада в общую массу побега, фракции в популяциях располагаются в следующем порядке: листья,

соцветия, стебли, что наглядно подтверждают корреляционные связи внутри популяций (0,82–0,95 %; 0,61–0,76 %; 0,43–0,67 %, соответственно). Все признаки в значимой положительной корреляции с весовыми признаками той или иной фракции и побега в целом. Длина побега положительно коррелирует с длиной ножки соцветия, числом мутовок и числом цветков в трех популяциях (на 850, 1250, 1750 м), в двух (на 850 и 1100 м) – и с толщиной стебля, а на высоте 1100 м и с длиной ножки соцветия. В исследованных популяциях длина ножки соцветия в значимой положительной корреляции с числом мутовок и числом цветков, число мутовок – с числом цветков. Как по популяциям, так и в

объединенной выборке наблюдается отрицательная корреляционная связь числа междоузлий и числа листьев со многими признаками, в значимой же отрицательной связи – число междоузлий с длиной ножки соцветия и массой соцветия. Отрицательная связь числа междоузлий с длиной ножки соцветия и массой соцветия обусловлена, видимо, растяжением междоузлий в онтогенезе при сравнительно стабильном их числе. Недостоверные же связи с другими признаками – низкой вариабельностью числа междоузлий и листьев. Между остальными признаками связь недостоверная положительная или отрицательная и она в популяциях различается (табл. 2).

Таблица 2. Коэффициенты корреляции признаков генеративного побега *Salvia canescens* (объединенная выборка)
Table 2. Correlation coefficients of the traits of generative escape of *Salvia canescens* (pooled sample)

Признаки Traits	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)	(9)	(10)	(11)
(2)	0,53*										
(3)	0,76*	0,45*									
(4)	0,10	0,04	-0,21*								
(5)	0,42*	0,35*	0,65*	-0,03							
(6)	0,41*	0,38*	0,62*	-0,04	0,87*						
(7)	0,01	0,17	0,02	-0,12	-0,01	-0,06					
(8)	0,73*	0,63*	0,34*	0,24*	0,21*	0,23*	0,09				
(9)	0,12	0,37*	0,14	0,02	0,29*	0,24*	0,34*	0,37*			
(10)	0,41*	0,43*	0,68*	-0,14*	0,72*	0,70*	0,06	0,29*	0,39*		
(11)	0,35*	0,52*	0,43*	-0,02	0,53*	0,49*	0,27*	0,51*	0,91*	0,73*	
(12)	0,41*	0,38*	0,36*	0,03	0,38*	0,27*	0,17	0,32*	0,31*	0,36*	0,41*

Примечание: Обозначения признаков здесь и далее, как в табл. 1; (12) – высота над уровнем моря; значимость приведена по корреляционной матрице на уровне $p < 0,05$
Note: Designation of traits hereinafter, as in Table 1; (12) – altitude above sea level; significance is given by the correlation matrix at the level of $p < 0,05$

Изменчивость изучаемых параметров вида по степени влияния высотного градиента анализировалась также с применением двух моделей дисперсионного анализа – однофакторной и с учетом линейной регрессии. Результаты, отражающие вклад межгрупповых компо-

нент дисперсии в общую вариабельность признаков: h^2 – для однофакторной модели и r^2 – для модели с учетом линейной регрессии и r_{xy} – коэффициент корреляции с фактором высотного градиента [35] приведены в таблице 3.

Таблица 3. Результаты дисперсионного и регрессионного анализов признаков *Salvia canescens*
Table 3. Results of variance and regression analyses of *Salvia canescens* traits

Признаки Traits	Компоненты дисперсии / Dispersion components		
	h^2	r^2	r_{xy}
(1)	27,9***	16,4***	0,41***
(2)	23,8***	14,3***	0,38***
(3)	13,8***	12,7***	0,36***
(4)	0,3	0,1	0,03
(5)	17,0***	14,6***	0,38***
(6)	8,7*	7,3**	0,27**
(7)	8,4*	3,1*	0,18
(8)	32,6***	10,5***	0,32***
(9)	10,2**	9,6***	0,31***
(10)	24,7***	13,1***	0,36***
(11)	18,3***	16,7***	0,41*

Примечание: h^2 – дисперсия, r^2 – регрессия, r_{xy} – корреляция; уровни достоверности: * – $p \leq 0,05$; ** – $p \leq 0,01$; *** – $p \leq 0,001$
Note: h^2 – dispersion, r^2 – regression, r_{xy} – correlation; confidence levels: * – $p \leq 0,05$; ** – $p \leq 0,01$; *** – $p \leq 0,001$

Коэффициент корреляции (r_{xy}) отобразил, значимую на уровнях $p \leq 0,001$ и $p \leq 0,01$ положительную связь изученных признаков с высотой над уровнем моря, за исключением числа междоузлий и числа листьев, где она не существенна.

Незначительная разница между значениями h^2 и r^2 у изученных признаков *S. canescens* подтверждает

влияние на них эколого-географических факторов, меняющихся с высотой над уровнем моря.

По оценке компонентов дисперсии выявлены достоверные различия между популяциями по всем признакам генеративного побега *S. canescens*, за исключением «числа междоузлий» (рис. 1).

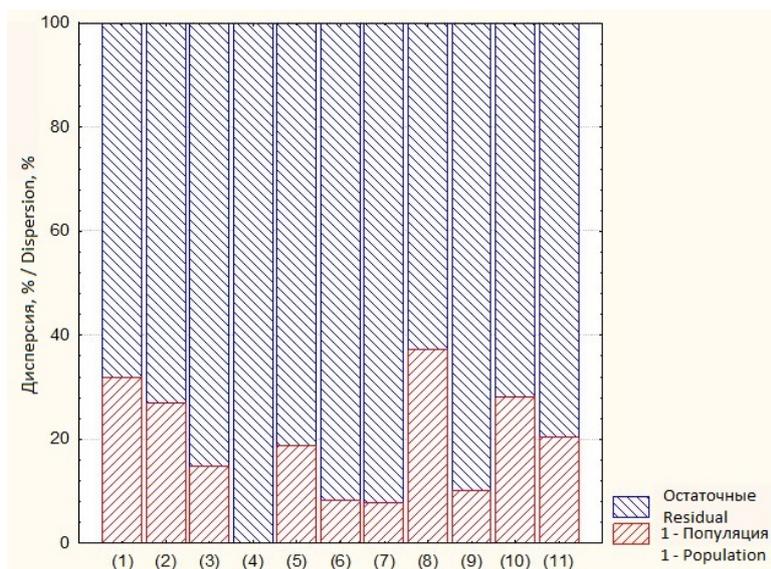


Рисунок 1. Компоненты дисперсии природных популяций *Salvia canescens*

Figure 1. Dispersion components of natural populations of *Salvia canescens*

По результатам дискриминантного анализа наибольшее разграничение популяций выявлено по массе стеблей и массе соцветий. Длина ножки соцветия, число листьев и масса побега вносят небольшой вклад. Длина побега,

число мутовок и цветков в соцветии оказались малоинформативными. Не информативны признаки: масса листьев, число междоузлий и толщина стебля (табл. 4).

Таблица 4. Итоги дискриминантного анализа показателей признаков *Salvia canescens* в объединенной выборке

Table 4. Results of discriminant analysis of trait indicators *Salvia canescens* in the pooled sample

Признаки / Traits	
в модели / in the model	
Масса соцветий / Mass of inflorescences	15,62***
Масса стеблей / Mass of stems	7,02***
Масса побега / Mass of shoot	5,43**
Длина ножки соцветия / Length of stem of inflorescences	4,15**
Длина побега / Length of shoots	3,85*
Число листьев розеточных / Number of rosette leaves	4,56**
Число цветков в соцветии / Number of flowers in the inflorescence	3,40*
Число мутовок в соцветии / Number of whorls in the inflorescence	2,74*
Толщина стебля / Thickness of the stem	1,57
не в модели / not in the model	
Число междоузлий / Number of internodes,	0,19
Масса листьев / Mass of leaves	0

Примечание: уровни достоверности: * – $p \leq 0,05$; ** – $p \leq 0,01$; *** – $p \leq 0,001$

Note: confidence levels: * – $p \leq 0,05$; ** – $p \leq 0,01$; *** – $p \leq 0,001$

ВЫВОДЫ

Амплитуда изменчивости морфологических признаков *S. canescens* по популяциям невысокая. Средние значения большинства изученных признаков увеличиваются с набором высоты над уровнем моря. Параметры толщины стебля и числа междоузлий слабо варьируют по популяциям, что говорит об их сравнительной стабильности (1,3–1,5 и 2,0–2,1, соответственно), как генетически обусловленных. Вариабельность признаков, как внутри-, так и между популяциями, находится на среднем и высоком уровнях.

По результатам корреляционного анализа большая часть признаков *S. canescens* находится в положительной связи между собой на уровне $p \leq 0,05$, как по популяциям, так и в объединенной выборке. Все признаки, кроме числа междоузлий и листьев, находятся в положительной значимой корреляции ($p \leq 0,001$; $p \leq 0,01$) с высотой над уровнем моря

По большинству признаков генеративного побега выявлены достоверные различия между популяциями с помощью однофакторного дисперсионного и регрессионного анализов.

Дискриминантный анализ показал наибольшее разграничение популяций по двум признакам (массе стеблей и массе соцветий) *S. canescens*, а остальные признаки либо вносят небольшой вклад, либо малоинформативны.

Вариабельность признаков, свидетельствующая о влиянии на них меняющихся эколого-географических факторов и увеличение параметров генеративной сферы, способствующее воспроизводству и поддержанию устойчивости популяций можно рассматривать, как следствие адаптации вида к более суровым условиям произрастания на больших высотах.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Львов П.Л. Леса Дагестана (низовые и предгорные). Махачкала: Дагкнигоиздат, 1964. 215 с.
2. Алексеев Б.Д. Особенности растительного покрова Дагестана. Махачкала: Издательство ДГУ, 1983. 85 с.
3. Акаев Б.А., Атаев З.В., Гаджиев Б.С., Гаджиева З.Х., Ганиев М.И., Гасангусейнов М.Г., Залибеков З.М., 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. Физическая география Дагестана. Москва: Издательский дом «Школа», 1996. 380 с.
4. Кузнецов Н.И. Нагорный Дагестан и значение его в развитии флоры Кавказа // Известия РГО. 1910. Т. 46. Вып. 6–7. С. 213–280.
5. Еленевский А.Г. О некоторых замечательных особенностях флоры внутреннего Дагестана // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. 1966. Т. 71. Вып. 5. С. 107–117.
6. Муртазалиев Р.А. Анализ эндемиков флоры Восточного Кавказа и особенности их распространения // Вестник Дагестанского научного центра. 2012. N 47. С. 81–85.
7. Галимова П.М. Кавказские эндемики во флоре нагорных ксерофитов Центрального Дагестана // Известия ДГПУ. Серия «Естественные и точные науки». 2017. Т. 11. N 2. С. 17–22.
8. Гроссгейм А.А. Анализ флоры Кавказа. Баку: Изд-во АзФАН СССР, 1936. 257 с.
9. Харадзе А.Л. Эндемичный гемиксерофильный элемент высокогорий Большого Кавказа // Проблемы ботаники: материалы по изучению флоры и растительности высокогорий. 1960. Т. 5. С. 115–126.
10. Харадзе А.Л. О некоторых флорогенетических группах эндемиков Большого Кавказа // Проблемы ботаники: Растительный мир высокогорий и его освоение. 1974. Т. 12. С. 70–76.
11. Алтухов М.Д. Эндемы высокогорной флоры Северо-Западного Кавказа // Доклады Сочинского отдела географического общества. 1971. Вып. 2. С. 349–363.
12. Галушко А.И. Растительный покров Чечено-Ингушетии. Грозный: Чечено-Ингушское книжное изд-во, 1975. 118 с.
13. Комжа А.Л. Краткий анализ эндемизма флоры бассейна реки Ардон (Центральный Кавказ) // Материалы 4-го рабочего совещания по сравнительной флористике «Изучение биологического разнообразия методами сравнительной флористики», Санкт-Петербург, 1998. С. 294–299.
14. Шагапсов С.Х. Эколого-биологические особенности редких и исчезающих растений Кабардино-Балкарии. Нальчик: Изд-во КБГУ, 1994. 120 с.
15. Бийболатова З.А., Аджиева А.И. Онтогенетическая структура ценопопуляций эндемичного вида наголоватки предкавказской // Аридные экосистемы. 2017. Т. 23. N 2(71). С. 57–61.
16. Магомедова Н.А., Аджиева А.И. Сравнительный анализ изменчивости морфометрических признаков и виталитета двух ценопопуляций эндемичного вида наголоватки предкавказской // Аридные экосистемы. 2017. Т. 23. N 2(71). С. 57–61.
17. Гусейнова З.А., Муртазалиев Р.А. Распространение и изменчивость морфологических признаков *Centaurea daghestanica* (Lipsky) Czer // Электронный политематический научный журнал КубГАУ. 2017. N 131. URL: <http://ej.kubagro.ru/2017/07/pdf/122.pdf> (дата обращения: 11.12.2022)
18. Курамагомедов М.К., Мусаев А.М., Гусейнова З.А. Характер изменчивости морфологических признаков *Carum carvi* L. в природных популяциях Дагестана // Вестник Воронежского ГУ. Серия: География. Геоэкология. 2018. N 1. С. 78–83.
19. Гусейнова З.А., Курамагомедов М.К. Особенности изменчивости морфологических признаков *Satureja hortensis* L. в природных популяциях Дагестана // Вестник Самарского ГУ. Естественная-научная серия. 2018. Т. 24. N 1. С. 34–41.
20. Гаджиева С.И., Мусаев А.М., Магомедов А.М. Межпопуляционная дифференциация *Satureja subdentata* (Lamiaceae) вдоль высотного градиента в Горном Дагестане // Труды XIV съезда РБО и конференции «Ботаника в современном мире», Махачкала, 18–23 июня, 2018. Т. 2. С. 170–171.
21. Гусейнова З.А., Муртазалиев Р.А. Изменчивость морфологических признаков *Salvia beckeri* (Lamiaceae) в природных популяциях Дагестана // Ботанический вестник Северного Кавказа. 2019. N 4. С. 36–46.
22. Гасанова А.М., Яровенко Е.В., Османова А.Г. Популяционные исследования *Nonea decurrens* в районе ущелья Истису-кака (Дагестан) // Материалы Международной конференции «Флора и заповедное дело на Кавказе: история и современное состояние изученности», Пятигорск, 22–25 мая 2019. С. 39–41.
23. Clebsch Betsy, Carol D. Barner. The New Book of Salvias. Нью-Йорк: Timber Press. 2003. С. 61–62.
24. Флора СССР. Москва–Ленинград: Изд-во АН СССР, 1954. Т. 21. 703 с.
25. Муртазалиев Р.А. Конспект флоры Дагестана. Махачкала: Издательский дом «Эпоха», 2009. Т. 3. 303 с.
26. Литвинская С.А., Муртазалиев Р.А. Флора Северного Кавказа. Атлас-определитель. Москва: Издательство «Фитон XXI», 2013. 688 с.
27. Амирханов А.М., Кучиев И.Т., Вейнберг П.И., Комаров Ю.Е. Северо-Осетинский заповедник. Москва, 1988. 191 с.
28. Литвинская С.А., Муртазалиев Р.А. Кавказский элемент во флоре Российского Кавказа: география, созология, экология. Краснодар: ООО «Просвещение–Юг», 2009. 439 с.
29. Harper J.L. Population biology of plants. New York, NY Academic Press, 1977. 892 с.
30. Halle F., Oldeman R.A.A., Tomlinson P.B. Tropical trees and forests: An architectural analysis. Heidelberg: Springer Berlin, 1978. 444 с.
31. Методические указания по изучению коллекций многолетних кормовых трав. Ленинград: Всесоюзный институт растениеводства им. Н.И. Вавилова, 1975. 19 с.
32. Лакин Г.Ф. Биометрия. Москва: Высшая школа, 1980. 293 с.
33. Зайцев Г.М. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. Москва: Наука, 1984. 424 с.
34. Серебрякова Т.И. Жизненные формы и модели побегообразования наземно-ползучих многолетних трав // Труды МОИП. 1981. Т. 56. С. 161–179.
35. Афифи А., Эйзен С. Статистический анализ. Подход с использованием ЭВМ. Москва: Мир, 1982. 488 с.

REFERENCES

1. L'vov P.L. *Lesa Dagestana (nizovye i predgornye)* [Forests of Dagestan (grassroots and foothill)]. Makhachkala, Dagkniгоizdat Publ., 1964, 215 p. (In Russian)
2. Alekseev B.D. *Osobennosti rastitel'nogo pokrova Dagestana* [Features of the vegetation cover of Dagestan]. Makhachkala, DSU Publ., 1983, 85 p. (In Russian)
3. Akaev B.A., Ataev Z.V., Gadzhiev B.S., Gadzhieva Z.H., Ganiev M.I., Gasanguseynov M.G., Zalibekov Z.M., Ismailov Sh.I., Kasparov S.A., Lepekhina A.A., Musaev V.O., Rabadanov R.M., Solov'ev D.V., Surmachevsky V.I., Tagirov B.D., Eldarov J.M. *Fizicheskaya geografiya Dagestana* [Physical geography of Dagestan]. Moscow, Shkola Publ., 1996, 380 p. (In Russian)
4. Kuznetsov N.I. Upland Dagestan and its significance in the development of the flora of the Caucasus. *Izvestiya RGO* [Izvestiya of the Russian Geographical Society]. 1910, vol. 46, iss. 6–7, pp. 213–280. (In Russian)
5. Elenevsky A.G. On some remarkable features of the flora of inner Dagestan. *Byulleten' MOIP. Otdel biologicheskii* [Bulletin MOIP. Biological department]. 1966, vol. 71, iss. 5, pp. 107–117. (In Russian)

6. Murtazaliev R.A. Analysis of endemic flora of the Eastern Caucasus and features of their distribution. Vestnik Dagestanskogo nauchnogo tsentra [Bulletin of the Dagestan Scientific Center]. 2012, no. 47, pp. 81–85. (In Russian)
7. Galimova P.M. Caucasian endemics in the flora of upland xerophytes of Central Dagestan. Izvestiya DGPU. Seriya «Estestvennye i tochnye nauki» [News of the DSPU. The series «Natural and Exact Sciences»]. 2017, vol. 11, no. 2, pp. 17–22. (In Russian)
8. Grossgeim A.A. Analiz flory Kavkaza [Analysis of the flora Caucasus]. Baku: Publishing House of the Azerbaijan Branch of the USSR Academy of Sciences, 1936, 257 p. (In Russian)
9. Kharadze A.L. Endemic hemixerophilic element of the highlands of the Greater Caucasus. Problemy botaniki: materialy po izucheniyu flory i rastitel'nosti vysokogorii [Problems of Botany: Materials for the study of flora and vegetation of the highlands]. 1960, vol. 5, pp. 115–126. (In Russian)
10. Kharadze A.L. About some florogenetic groups of endemics of the Greater Caucasus. Problemy botaniki: Rastitel'nyi mir vysokogorii i ego osvoenie [Problems of Botany: Plant world of high mountains and its development]. 1974, vol. 12, pp. 70–76. (In Russian)
11. Altukhov M.D. Endemes of the high-altitude flora of the North-West Caucasus. Doklady Sochinskogo otdela geograficheskogo obshchestva. [Reports of the Sochi Branch of the Geographical Society]. 1971, iss. 2, pp. 349–363. (In Russian)
12. Galushko A.I. Rastitel'nyi pokrov Checheno-Ingushetii [Vegetation cover of Chechen-Ingushetia]. Grozny, Chechen-Ingush Book Publ., 1975, 118 p. (In Russian)
13. Komzha A.L. Kratkii analiz endemizma flory basseina reki Ardon (Tsentral'nyi Kavkaz) [A brief analysis of the endemism of the flora of the Ardon River basin (Central Caucasus)]. Materialy 4-go rabochego soveshchaniya po sravnitel'noi floristike «Izuchenie biologicheskogo raznoobraziya metodami sravnitel'noi floristiki», Sankt-Peterburg, 1998 [Materials of the 4th workshop on comparative floristry «Study of biological diversity by methods of comparative floristry», St. Peterburg, 1998]. St. Peterburg, 1998, pp. 294–299. (In Russian)
14. Shkhagapsoev S.H. Ekologo-biologicheskie osobennosti redkikh i ischezayushchikh rastenii Kabardino-Balkarii [Ecological and biological features of rare and endangered plants of Kabardino-Balkaria]. Nalchik, KBSU Publ., 1994, 120 p. (In Russian)
15. Biybolatova Z.A., Adzhieva A.I. Ontogenetic structure of cenopopulations of the endemic Dagestan species *Scabiosa gumbetica* Boiss. Mezhdunarodnyi zhurnal prikladnykh i fundamental'nykh issledovaniy [International Journal of Applied and Basic Research]. 2014, no. 10, pp. 13–47. (In Russian)
16. Magomedova N.A., Adzhieva A.I. Comparative analysis of the variability of morphometric features and the vitality of two cenopopulations of the endemic species *Jurinea ciscaucasica*. Aridnye ekosistemy [Arid ecosystems]. 2017, vol. 23, no. 2(71), pp. 57–61. (In Russian)
17. Guseynova Z.A., Murtazaliev R.A. [Distribution and variability of morphological traits of *Centaurea daghestanica* (Lipsky) Czer] Elektronnyi politematicheskii nauchnyi zhurnal KubGAU, 2006, no. 131. (In Russian) Available at: <http://ej.kubagro.ru/2017/07/pdf/122.pdf> (accessed 11.12.2022)
18. Kuramagomedov M.K., Musaev A.M., Guseynova Z.A. The character of the variability of morphological traits of *Carum carvi* L. in the natural populations of Dagestan. Vestnik Voronezhskogo GU. Seriya: Geografiya. Geoekologiya [Bulletin of the Voronezh State University. Series: Geography. Geoecology.]. 2018, no. 1, pp. 78–83. (In Russian)
19. Guseynova Z.A. Kuramagomedov M.K. The features of the variability of *Satureja hortensis* L. morphological traits in the natural populations of Dagestan. Vestnik Samarskogo GU. Estestvenno-nauchnaya seriya [Bulletin of Samara State University. Natural Science Series.]. 2018, vol. 24, no. 1, pp. 34–41. (In Russian)
20. Gadzhieva S.I., Musaev A.M., Magomedov A.M. Mezhpopyatsionnaya differentsiatsiya *Satureja subdentata* (Lamiaceae) vdol' vysotnogo gradienta v Gornom Dagestane [Interpopulation differentiation of *Satureja subdentata* (Lamiaceae) along the altitude gradient in Mountainous Dagestan]. Trudy KhIV s"ezda RBO i konferentsii «Botanika v sovremennom mire», Makhachkala, 18–23 iyunya 2018 [Proceedings of the XIV Congress of the RBO and Conference «Botany in the modern world», Makhachkala, 18–23 June 2018]. Makhachkala, 2018, vol. 2, pp. 170–171. (In Russian)
21. Guseynova Z.A., Murtazaliev R.A. The variability of the morphological traits of *Salvia beckeri* (Lamiaceae) in the natural populations of Dagestan. Botanicheskii vestnik Severnogo Kavkaza [Botanical Bulletin of the North Caucasus]. 2019, no. 4, pp. 36–46. (In Russian)
22. Gasanova A.M., Yarovenko E.V., Osmanova A.G. Popyatsionnye issledovaniya *Nonea decurrens* v raione ushel'ya Istisu-kaka (Dagestan) [Population studies of *Nonea decurrens* in the area of the Istisu-kaka gorge (Dagestan)]. Materialy Mezhdunarodnoi konferentsii «Flora i zapovednoe delo na Kavkaze: istoriya i sovremennoe sostoyanie izuchennosti», Pyatigorsk, 22–25 maya 2019 [Proceedings of the International conference «Flora and nature conservation in the Caucasus: history and current state of knowledge», Pyatigorsk, 22–25 May 2019]. Pyatigorsk, 2019, pp. 39–41. (In Russian)
23. Clebsch Betsy, Carol D. Barner. [The New Book of Salvias. N'yu-York: Timber Press]. 2003. P. 61–62.
24. Flora SSSR [Flora of the USSR]. Moscow–Leningrad, USSR Academy of Sciences Publ., 1954, vol. 21, 703 p. (In Russian)
25. Murtazaliev R.A. Konspekt flory Dagestana [Conspectus of the flora of Dagestan]. Makhachkala, Epokha Publ., 2009, vol. 3, 303 p. (In Russian)
26. Litvinskaya S.A., Murtazaliev R.A. Flora Severnogo Kavkaza. Atlas-opredelitel' [Flora of the North Caucasus]. Moscow, Fiton XXI Publ., 2013, 688 p. (In Russian)
27. Amirkhanov A.M., Kuchiev I.T., Weinberg P.I., Komarov YU.E. Severo-Osetinskii zapovednik [North Ossetian Reserve]. Moscow, 1988, 191 p. (In Russian)
28. Litvinskaya S.A., Murtazaliev R.A. Kavkazskii element vo flore Rossiiskogo Kavkaza: geografiya, sozologiya, ekologiya [Caucasian element in the flora of the Russian Caucasus: geography, zoology, ecology]. Krasnodar, Enlightenment–South Publ., 2009, 439 p. (In Russian)
29. Harper J.L. [Population biology of plants]. New York, NY Academic Press, 1977, 892 p.
30. Halle F., Oldeman R.A.A., Tomlinson P.B. [Tropical trees and forests: An architectural analysis]. Heidelberg, Springer Berlin Publ., 1978, 444 p.
31. Metodicheskie ukazaniya po izucheniyu kolleksii mnogoletnikh kormovykh trav [Methodological guidelines for the study of collections of perennial forage grasses]. Leningrad, All-Union Institute of Plant Industry named after N.I.Vavilov Publ., 1975, 19 p. (In Russian)
32. Lakin G.F. Biometriya [Biometrics]. Moscow, High School Publ., 1980, 293 p. (In Russian)
33. Zaitsev G.M. Matematicheskaya statistika v eksperimental'noi botanike [Mathematical statistics in experimental botany]. Moscow, Science Publ., 1984, 424 p. (In Russian)
34. Serebryakova T.I. Life forms and models of shoot formation of ground-creeping perennial grasses. Trudy MOIP [Proceedings of the Moscow Society of Naturalists]. 1981, vol. 56, pp. 161–179. (In Russian)
35. Afifi A., Eisen S. Statisticheskii analiz. Podkhod s ispol'zovaniem EVM [Statistical analysis. Computer-based approach]. Moscow, Mir Publ., 1982, 488 p. (In Russian)

КРИТЕРИИ АВТОРСТВА

Зиярат А. Гусейнова собрала материал для исследования, провела камеральную и статистическую обработку, осуществила поиск литературных источников. Зиярат А. Гусейнова написала рукопись и несет ответственность при обнаружении плагиата и самоплагиата или других неэтических проблем.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

Ziyarat A. Guseynova collected material for the study, conducted cameral and statistical processing and searched for literary sources. Ziyarat A. Guseynova wrote the manuscript and is responsible for plagiarism, self-plagiarism and other ethical transgressions.

NO CONFLICT OF INTEREST DECLARATION

The author declares no conflict of interest.

ORCID

Зиярат А. Гусейнова / Ziyarat A. Guseynova <https://orcid.org/0000-0003-0355-4132>