



Чеченской республики известно одно единственное местонахождение в Джалкинском лесу. Здесь около десятка экземпляров данного вида, произрастающих под пологом дубово-грабового леса, примыкающего к правому берегу р. Сунжи. Видимо это самая северная точка ареала *Hedera pastuchowii*. Популяция поддерживает свое существование исключительно вегетативным способом размножения.

*Phyllitis scolopendrium* (L.) Newm. Распространен в полосе предгорных буковых и буково-грабовых лесов (Черные горы). Предпочитает участки с густым листовым опадом по склонам северной экспозиции. В популяциях *Phyllitis scolopendrium* достаточно много молодых особей. В целом состояние популяций стабильное и не вызывает опасений.

*Ornithogalum arcuatum* Stev. Вид включен в новое издание Красной книги России. Выявлен в дубовых и дубово-грабовых лесах по северным склонам Терского хребта. Здесь проходит юго-восточная граница ареала данного вида. Предпочитает участки с хорошо развитым почвенным покровом. Цветет и плодоносит ежегодно. В популяции хорошо представлены молодые ювенильные растения.

*Iris colchica* Kem.Nath. Произрастает на опушках и полянах в полосе широколиственных предгорных лесов. Везде представлен единичными экземплярами или небольшими группами (5-10 экземпляров). В условиях Чеченской республики цветет и плодоносит регулярно, однако, семенное возобновление неудовлетворительное.

*Viola mirabilis* L. Достаточно обычный в равнинных и горных широколиственных лесах вид фиалок. Предпочитает разреженные участки лесов. Популяции данного вида стабильны. Обладает хорошим семенным вегетативным размножением.

УДК 574.3+582.739(470.67)

## НЕКОТОРЫЕ ПОПУЛЯЦИОННО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ АДАПТИВНЫХ СТРАТЕГИЙ ВИДОВ TRIFOLIUM L. ИЗ ГОРНОГО ДАГЕСТАНА

© 2008. Хабибов А. Д., Хабибов А. А.  
Горный ботанический сад Дагестанского научного центра РАН

Проведен сравнительный анализ влияния трех экологических факторов на изменчивость признаков сухой массы генеративного побега в целом и его компонентов (листьев, стебля и соцветия) на фазе начала цветения четырех видов клевера: *Trifolium ambiguum*, *T. medium*, *T. pratense* и *T. raddeanum* из Горного Дагестана. Выявлена структура влияния этих факторов на формирование весовых признаков генеративного побега. Отмечено сильное влияние высотного градиента на признаки сухой массы *T. ambiguum* и малолетника *T. pratense*. Как на популяционном, так и на видовом уровне наблюдается увеличение доли сухой массы соцветия в массе побега в целом и главного показателя адаптивной стратегии – репродуктивного усилия (Re) с возрастанием высотного градиента.

Comparative analysis of three ecological factors influence on changeability of generative sprout dry mass features in general and its components (leaves, stalks and floscule) has been accomplished at the beginning phase of flowering of four species of clover: *Trifolium ambiguum*, *T. medium*, *T. pratense* and *T. raddeanum* of mountainous Daghestan. Structure influence of these factors on generative sprout weight features has been found. Maximum of the floscule dry mass is observed in Daghestan high mountain endemic *T. raddeanum*. Increase of the dry mass of the floscule in the sprout mass in general and of the main factor of the adaptive strategy Re with the height gradient growth are observed both at population and species levels.



Сложной и ведущей проблемой биологии является изучение адаптивных (репродуктивных) стратегии жизни на фоне огромного биологического разнообразия растений и животных, “благодаря которым популяции и виды поддерживают свою численность” [15, с. 24] и приспособлений для воспроизведения потомства [14]. Эти приспособления определяются как “способ выживания популяций в сообществах и экосистемах” [17] и направлены на оптимальное использование организмами “бюджета времени, вещества и энергии” [19] за счет лимитирующего ресурса [21]. Стратегии растений являются такой сферой научных исследований, где пересекаются интересы физиологов растений, генетиков, биоморфологов и фитоценологов [18]. Адаптивные стратегии, называемые также жизненными, репродуктивными, популяционными [19, 21], и “часто неточно понимаемые как синонимы, отражают разные стороны описываемого явления и даже два пути формирования популяционной биологии” [15]. В связи с этим различают репродуктивные и эколого-ценотические или стратегии жизненных циклов и собственно популяционные стратегии. Если анализ первых (репродуктивных) стратегий постулирован по уравнениям динамики популяций и описан как r- и K-стратегии, то для популяционных стратегий наряду с признаками генеративной сферы существенное значение имеют признаки вегетативной сферы жизненной формы как категории экологической морфологии. И успехи обеих стратегий, как отмечает М.М. Магомедмирзаев [15], связаны с детальным межвидовым сравнительным изучением многолетних и одно- и двулетних видов в родовых комплексах и экспериментальным эколого-генетическим анализом интродуцируемых и селекционируемых видов среди дикорастущих и окультуренных представителей тех или иных родовых комплексов. Одним из главных и важнейших показателей адаптивных стратегий рассматривается репродуктивное усилие (Re) [19, 24, 25], показывающее долю от общих ресурсов, которую организм направляет на процесс репродукции или вклада вещество-энергетических ресурсов организма в воспроизводстве потомства.

Данная работа является продолжением исследований, результаты которых по оценке изменчивости размерных, числовых и листовых признаков генеративных побегов тех же видов и выборок клевера нами были сообщены ранее. Она посвящена сравнительному анализу структуры изменчивости признаков сухой массы генеративных побегов в целом и его компонентов (сухая масса стебля, листьев и соцветия) с учетом разных экологических факторов (высота над ур. м., экспозиция склона и режим использования) и адаптивной стратегии четырех видов клевера: клевера сходного – *T. ambiguum* Bieb., клевера красного, или лугового – *T. pratense* L., клевера среднего – *T. medium* L. и клевера Радде – *T. raddeanum* Trautv. Если первые три вида относятся к одним из чаще и совместно встречающихся и ценным в кормовом отношении видам, то клевер Радде представляет высокогорный дагестанский палеоэндем [7, 13].

Как известно, поиск механизмов распределения ресурсов между основными компонентами генеративного побега у многолетних растений, в отличие от монокарпиков, значительно усложняется. Последнее обстоятельство особенно важно в селекционной работе до завершения репродукции используемых кормовых трав, среди которых клевера занимают аналогичное положение, как пшеница среди злаковых культур [2].

**Материал и методы.** Характеристика места и сроков сбора 17 выборок четырех видов клевера (вместе с их индексами и номерами выборок) по двум экологическим факторам, а также режима использования территории. На интенсивно выпасаемых участках Гунибского плато был собран материал только клевера сходного, поскольку растения клевера среднего и клевера красного здесь отсутствовали. Для взятия материала в 1997 г. прокладывали ряд случайных маршрутов. Учитывая вегетативное размножение большинства рассматриваемых здесь видов, индивидуальные образцы брали на расстоянии не ближе 10 м друг от друга. В фазу цветения первого верхушечного соцветия (головковидной кисти) в каждой природной популяции (выборке) на уровне почвы срезали генеративные побеги – по одному максимально развитому с особи (n=30), который после учета 19 (листовых, ростовых или размерных и количественных) признаков подразделяли на фракции (стебель, листья с черешками и соцветия с стрелками цветоноса – кистеножками). Эти структуры предварительно высушивали в тени на открытом воздухе, доводили до постоянной массы в термостате и взвешивали. При сравнительном анализе признаков сухой массы генеративного побега в целом и его компонентов, а также Re были получены средние статистические характеристики с последующим использованием методов корреляционного, дисперсионного и регрессионного анализов [9, 12]. При проведении расчетов использовался ПСП Statgraf version 3.0 Shareware, система анализа данных Statistica 5.5.



**Результаты и их обсуждение. Клевер сходный (S).** Этот вид, будучи вегетативно подвижным многолетником, является весьма перспективным для интродукции и селекции представителем горных клеверов [5, 23]. Для растений этого вида в условиях высокогорья характерно длительное цветение за счет появления новых побегов. На основе анализа интродукционного материала из различных географических пунктов и гипсометрических уровней Горного Дагестана для данного вида нами показано существование эколого-генетической дифференциации популяции высокогорных и среднегорных местообитаний [15]. Для “пастбищной” (простратной) формы этого вида характерно увеличение продолжительности жизни растений за счет вновь и вновь последовательно образующихся генеративных побегов в пределах особи, для “сенокосных” (прямостоячих) форм – за счет формирования новых соцветий в пределах уже существующих тех же генеративных побегов и увеличение интервала времени между последовательно зацветающими соцветиями.

При сравнительном анализе сухой массы генеративного побега в целом (X) и его компонентов – стебля ( $x_1$ ), листьев ( $x_2$ ), и соцветий ( $x_3$ ) максимальные средние значения имеют растения с заповедных территорий среднегорных высот Гунибского плато, хотя средние показатели Re возрастают от предгорий к высокогорьям. Все сравниваемые средние показатели сухой массы соцветия ( $x_3$ ) разных выборок этого вида по t-критерию различаются существенно. Однако показатели средних значений признаков сухой массы популяций Внутреннегорного и Предгорного Дагестана ( $S_1$  и  $S_2$ ), за исключением сухой массы соцветия, достоверно не различаются. Сходная картина наблюдается и при сравнении средних значений весовых признаков выборок с разных склонов ( $S_2$  и  $S_3$ ) заповедного участка Гунибского плато. Здесь для непосредственно связанных с репродукцией признаков (сухая масса соцветия и Re) отмечены достоверные различия по t-критерию при отсутствии существенных различий для признаков вегетативной сферы генеративного побега (сухая масса стебля, листьев и побега в целом). На фазе начала цветения масса соцветия генеративного побега, главным образом, зависит от размера кистеночки, числа соцветий и числа цветков и бутонов на соцветии. Растения обеих склонов имеют одинаковое (1,1) среднее число соцветий с бутонами на генеративный побег.

Для выборки с северного склона отмечены сравнительно большие, существенно различающиеся, средние значения (13,7 см) длины стрелки соцветия, чем у растений с южного склона (11,5 см).

Среди сравниваемых здесь 5 выборок данного вида максимальное среднее значение сухой массы соцветия (0,26 г) имеют растения с южного склона ( $S_3$ ), где также наблюдается наибольшее среднее значение (65,4) числа цветков на соцветии, что существенно выше соответствующей величины (51,4) с северного склона ( $S_2$ ). При этом между сухой массой соцветия и числом цветков на соцветии отмечена существенная корреляционная связь (коэффициент корреляции  $r_{xy} = 0.41^*$ ). Следовательно, в условиях среднегорных высот заповедного участка южного склона, где десятки лет оформился и сохранился устойчивый густой травостой, закладывается большее число цветков на соцветии, чем на неустойчивой, часто скашиваемой территории северного склона. Растения с выпасаемого участка ( $S_5$ ) в отличие от соответствующих заповедных территорий ( $S_3$ ) имеют достоверно намного меньшие средние величины сухой массы как побега в целом, так и его компонентов, хотя последние, за исключением сухой массы стебля, имеют большие средние значения, чем таковые с высокогорья ( $S_4$ ).

Сравнительно большие существенно различающиеся средние величины Re от таковых северного склона ( $S_2$ ) наблюдаются для растений с южного склона ( $S_3$ ). В преобладающем большинстве случаев признаки сухой массы имеют положительные существенные корреляционные связи, тогда как масса побега в целом (X) и Re у всех выборок этого вида отмечены достоверные отрицательные корреляции (табл. 1).

Коэффициенты ассиметрии (As) и эксцесса (Ex), на показатели которых могут влиять систематически действующие на признак определенные и случайные причины, достаточно высоки, особенно у сухой массы побега и его стеблевой доли у популяции с Гимринского хребта, ввиду их большей изменчивости.

При сравнении структуры распределения относительной сухой массы по частям генеративного побега данного вида вдоль высотного экоклина наблюдается постепенное увеличение доли сухой массы соцветия ( $x_3$ ) по мере набора высоты над уровнем моря. В то же время, если в пределах одного и того же высотного уровня выборки разных склонов по данному показателю различаются с небольшим перевесом доли соцветий у растений с южного склона, то для генеративных побегов с антропогенно нарушенных территорий ( $S_5$ ) отмечена максимальная относительная величина сухой массы соцветия.



Велико и на самом высоком уровне достоверности значимо влияние высотного фактора (А) и фактора режима использования территории (С) на изменчивость признаков сухой массы генеративного побега и его компонентов (для проведения двух- или трехфакторного анализа с взаимодействием не представлялся возможным, поскольку для этого во всех вариантах не было достаточного материала). Причем, сила влияния второго фактора (С) намного выше таковой высотного и ее значения колеблются в пределах 56,8-77,0 % (табл. 2). Слабое существенное влияние склонового фактора (В), как и следовало бы ожидать, отмечено только на изменчивость признаков генеративной сферы (сухой массы соцветия и непосредственно зависящее от него – Re), у которых наблюдаются минимальные значения коэффициента вариации. Для признаков сухой массы вегетативной сферы генеративного побега (сухая масса стебля, листьев и побега в целом) отмечен большой размах в изменчивости (Cv, % колеблется в пределах 50,9-65,8%) и существенное влияние склонового фактора на изменчивость этих признаков не доказано.



Таблица 1

**Сравнительная характеристика корреляционных связей признаков сухой массы генеративного побега в целом и его компонентов видов *Trifolium***

Выборки и виды	Число побегов, n	r <sub>xy</sub> между признаками			
		X <sub>1</sub> и X <sub>2</sub>	X <sub>1</sub> и X <sub>3</sub>	X <sub>2</sub> и X <sub>3</sub>	X и Re
S <sub>1</sub>	30	.56***	-	.38*	-.59***
S <sub>2</sub>	30	.88***	-	.38*	-.52**
S <sub>3</sub>	30	.73***	.39*	-	-.53**
S <sub>4</sub>	30	.91***	.55**	.56***	-.71***
S <sub>5</sub>	30	.42*	.57***	.56***	-.37*
S	120	.77***	.52***	.70***	-.68***
M <sub>1</sub>	30	.84***	.66***	.67***	-
M <sub>2</sub>	30	.71***	-	-	-.50**
M <sub>3</sub>	30	-	-	-	-
M <sub>4</sub>	30	.87***	.39*	.44*	-.59***
M	120	.82***	.37***	.57***	-
P <sub>1</sub>	30	.91***	.48**	.42*	-.64***
P <sub>2</sub>	30	.92***	.65***	.63***	-.43*
P <sub>3</sub>	30	.96***	.61***	.53**	-.41*
P <sub>4</sub>	30	.78***	.86***	.81***	-.38*
P	120	.96***	.73***	.69***	-.70***
R <sub>1</sub>	30	-	-	-	.55**
R <sub>2</sub>	30	.58***	-	-	-.68***
R <sub>3</sub>	30	.45*	.37*	.66***	-
R <sub>4</sub>	30	.55**	.59***	-	-.54***
R	120	.64***	.33***	-	-.35***

Примечание к табл. 1 и 3. Коэффициент корреляции (r<sub>xy</sub>) приведен в виде первых двух знаков после запятой; прочерк означает отсутствие достоверной связи.

Таблица 2

**Результаты однофакторного дисперсионного анализа признаков сухой массы генеративного побега в целом и его компонентов видов *Trifolium***

Признаки	Источник изменчивости	S		M		P		R	
		F	h <sup>2</sup>	F	h <sup>2</sup>	F	h <sup>2</sup>	F	h <sup>2</sup>
X <sub>1</sub>	A(2)	21.71***	3.3	10.15***	9.0	68.60***	1.2	-	-
	B(1)	-	-	65.33***	53.0	-	-	129.65***	9.1
	C(1)	191.42***	76.6	-	-	-	-	-	-
X <sub>2</sub>	A(2)	61.00***	58.4	-	-	51.58***	4.3	14.04***	4.4
	B(1)	-	-	50.33***	6.4	-	-	11.32**	6.3
	C(1)	120.53***	67.8	-	-	-	-	-	-
X <sub>3</sub>	A(2)	42.43***	49.3	44.07***	0.4	36.72***	6.6	6.49***	3.0
	B(1)	11.63**	16.7	35.02***	7.7	-	-	52.40***	7.5
	C(1)	91.50***	60.5	-	-	-	-	-	-
X	A(2)	44.66***	50.6	-	-	67.56***	0.8	-	-
	B(1)	-	-	77.41***	7.2	-	-	61.84***	1.6
	C(1)	194.17***	77.0	-	-	-	-	-	-
Re	A(2)	29.65***	40.5	52.86***	4.8	106.63***	1.2	20.17***	1.7
	B(1)	10.66**	15.8	-	-	-	-	10.51**	5.3



	C(1)	76.31***	56.8	-	-	-	-	-	--
--	------	----------	------	---	---	---	---	---	----

Примечание. Факторы: А – высота над ур. м.; В – экспозиция склона; С - режим использования (в скобках указано число степеней свободы); F – критерий Фишера;  $h^2$  – сила влияния фактора, %.



Таблица 3

**Результаты регрессионного анализа признаков сухой массы генеративного побега в целом и его компонентов видов *Trifolium* по высотному градиенту**

Признаки		S	M	P	R
X <sub>1</sub>	F	30.05***	19.83***	132.55***	-
	r <sub>xy</sub>	-.50	-.43	-.78	-
	r <sup>2</sup>	25.5	18.4	60.1	-
X <sub>2</sub>	F	50.85***	-	104.33***	5.93*
	r <sub>xy</sub>	-.61	-	-.74	.25
	r <sup>2</sup>	36.6	-	54.3	6.3
X <sub>3</sub>	F	36.77***	34.92***	74.17***	9.60**
	r <sub>xy</sub>	-.54	.53	-.68	-.31
	r <sup>2</sup>	29.5	28.4	45.7	9.8
X	F	46.72***	-	133.89***	-
	r <sub>xy</sub>	-.59	-	-.78	-
	r <sup>2</sup>	34.7	-	60.3	-
Re	F	44.66***	63.85***	176.35***	14.13***
	r <sub>xy</sub>	.58	.65	.82	-.37
	r <sup>2</sup>	33.7	42.1	66.7	13.8

Примечание. r<sub>xy</sub> – коэффициент корреляции между высотным градиентом и признаком; r<sup>2</sup> – коэффициент детерминации, %; число степеней свободы равно двум.

В результате проведенного однофакторного дисперсионного анализа с учетом линейной регрессии выяснилось, что на все признаки сухой массы генеративного побега, особенно на признаки вегетативной сферы, существенно влияет высотный экоклин (табл. 6). При этом, если между высотным градиентом и весовыми признаками отмечены отрицательные корреляционные связи, то для Re с этим же градиентом выявлены положительные значения корреляции (r<sub>xy</sub>). Иначе говоря, с увеличением высоты над ур. м. наблюдается увеличение Re и уменьшение весовых признаков генеративного побега в целом и его компонентов.

**Клевер средний (M).** Этот многолетник является недостаточно изученным и относительно мало культивируемым видом, хотя о перспективе и необходимости введения его в культуру указывали еще в 50-е гг. [8]. На основе изучения морфологических особенностей 12 островных природных популяций Валаамского архипелага в Ладожском озере выявлен широкий полиморфизм признаков этого вида [3]. Также получены результаты по определению потенциала внутривидовой изменчивости природных популяций данного вида Горного Дагестана по накоплению сухой массы генеративного побега и содержанию в ней сырого белка. По популяционному поведению данный вид относится к конкурентно мощным, реактивным видам, что подтверждают наши многолетние наблюдения, согласно которым на северных склонах огражденных территорий среднегорных высот Гунибского плато из сравниваемых здесь видов отмечены только растения этого вида.

При сравнении популяции этого вида по средним значениям признаков сухой массы генеративного побега в целом и его частей наблюдается уменьшение сухой массы стебля по направлению от предгорий к высокогорьям, при минимальных средних значениях других учетных весовых признаков у популяции с заповедных территорий Гунибского плато. Однако относительно высокие показатели коэффициентов асимметрии и эксцесса признаков сухой массы как генеративного побега в целом, так и его компонентов наблюдается у популяции из предгорья (M<sub>1</sub>). Выборка этого вида с южного склона (M<sub>3</sub>) имеет почти в два раза меньшие средние величины сухой массы всех признаков, за исключением Re генеративного побега. И все варианты сравнения средних значений сухой массы стебля и соцветия, как вдоль высотного экоклина, так и с разных экспозиций склонов существенно различаются по t-критерию. Достоверны также различия сухой массы генеративного побега растений разных склонов (M<sub>2</sub> и M<sub>3</sub>). Здесь значение критерия Стьюдента по Re носит случайный характер. Различия средних значений



сухой массы листьев и самого генеративного побега в целом, сравниваемые по высотному уровню, оказались также случайными.



В то же время, все признаки сухой массы частей генеративного побега из крайних популяций ( $M_1$  и  $M_4$ ) этого вида по высотному фактору (предгорья и высокогорья) имеют существенные корреляционные связи, тогда как у выборок из Гунибского плато отмечены небольшие значения коэффициента корреляции, которые в большинстве случаев носят случайный характер (табл. 1). Доля сухой массы соцветий этого вида возрастает, главным образом, за счет стеблевой части, по направлению от предгорий к высокогорьям при относительно одинаковых значениях сухой массы листьев. Выборки с разных склонов ( $M_2$  и  $M_3$ ) в пределах одной и той же высоты Гунибского плато и популяции в целом сохраняют относительно сходные доли сухой массы частей генеративного побега. Результаты дисперсионного анализа по двум абиотическим (орографическим) факторам позволяют сделать вывод о существенном влиянии первого (высотного) фактора на сухую массу стебля, соцветия и  $Re$ , при отсутствии таковой на весовые признаки листьев и самого побега в целом (табл. 2). Велико и существенно влияние второго (склонового) фактора на все признаки сухой массы генеративного побега, кроме  $Re$ . Причем, сила влияния последнего фактора намного значимей и ее показатели колеблются в пределах 37,7-57,2 %.

Как известно, дисперсионный анализ с учетом линейной регрессии позволяют оценить не только прямое влияние клинального фактора, но и учесть степень межгрупповой дифференциации с исключением влияния регрессии [1]. Сравнения значений коэффициентов детерминации ( $r^2$ ,%) и силы влияния высотного фактора ( $h^2$ ,%) показывают, что изменчивость сухой массы стебля, соцветия и  $Re$  связано именно с высотным экоклинном (табл. 3). Причем, для двух последних признаков коэффициент корреляции получен с положительным знаком при отсутствии существенной связи высотного градиента с сухой массой листьев и побега в целом. Однако масса стебля с увеличением высотного градиента уменьшается, поскольку наблюдается существенная отрицательная корреляционная связь ( $r_{xy} = -0.43^{***}$ ).

Среди сравниваемых здесь видов клевер средний считается наиболее ценным в кормовом отношении, поскольку в структуре генеративного побега преобладает наиболее ценная листовая масса и в нашем примере она в среднем равна 0,38 г.

**Клевер луговой (P).** Среди горных клеверов этот вид является наиболее распространенным и изученным растением, который в нашей стране возделывается более 200 лет. По биологическим особенностям и хозяйственному использованию различают два резко различных его типа: скороспелый и позднеспелый, или двухукосный и одноукосный, или еще иначе, южный и северный. Эти оба типа клевера являются популяциями, которые различаются не только по времени наступления фаз развития, но и по многим другим признакам – длине и массе стебля, числу стеблей в кусте, числу междоузлий и т. п. Однако выделение ранних и поздних типов является весьма условным и подбор для каждого района интродукции зависит, помимо прочего, от их соответствия адаптивной стратегии вида. У него переход фазы цветения в фазу отцветания сопровождается изменением главным образом листовой и генеративной части побега (доля листовой части уменьшается, генеративной – возрастает). На сортовом материале этого вида показано, что число вегетативных побегов меняется в основном под влиянием среднего (почвенного) фактора, а число генеративных побегов – как среднего, так и сортового факторов [16].

Для всех признаков сухой массы генеративного побега и его частей растений клевера лугового характерно уменьшение средних значений с набором высоты над уровнем моря. Все сравнения средних величин весовых признаков этого вида по высотному экоклинну имеют существенные различия. Растения с южного склона ( $P_3$ ) обладают большими средними величинами, чем соответствующие с северного склона ( $P_2$ ). Из всех выборок этого вида максимальные значения коэффициента асимметрии и эксцесса отмечены для признаков растений с южного склона заповедных территорий Гунибского плато.

В то же время для сравниваемых выборок этого вида наблюдается существенная положительная корреляционная связь признаков сухой массы генеративного побега и его компонентов (табл. 1). Причем, для корреляции  $Re$  с сухой массой генеративного побега отмечена отрицательная связь.

На основе сравнительного анализа структуры относительного распределения сухой массы по частям генеративного побега выявлена тенденция постепенного увеличения доли соцветий за счет уменьшения, главным образом, стеблевой доли по направлению от предгорий к высокогорьям. Выборки с разных склонов ( $P_2$  и  $P_3$ ) в пределах одной и той же высоты заповедного участка Гунибского плато по структуре распределения сухой массы по частям генеративного побега особо не различаются. Дисперсионный анализ по высотному (А) и склоновому факторам (В) позволяет судить о величине и значимо-



сти влияния первого фактора и отсутствия существенного воздействия второго – склонового фактора на изменчивость всех учетных признаков сухой массы побега в целом и его компонентов (табл. 2). Большие показатели коэффициента детерминации ( $r^2$ , %), связанные с высотным экоклинном, отмечены для всех весовых признаков генеративного побега (табл. 3). Однако, в отличие от других весовых признаков генеративного побега этого вида, для которых с высотным градиентом характерны отрицательные корреляции, между  $R_e$  и с высотным фактором наблюдается положительная корреляционная связь.

Данный малолетник, размножающийся только семенами, имеет максимальные значения признаков сухой массы стебля и генеративного побега в целом, чем соответствующие величины сравниваемых здесь видов клевера. При этом по сухой массе листьев уступает клеверу среднему, а по сухой массе соцветия и  $R_e$  – клеверу сходному.

**Клевер Радде (R).** Альпийский дагестанский эндем – клевер Радде, высотно-замещающий “пастбищную” форму клевера сходного в высокогорьях, в естественных условиях нами отмечен только свыше 2500-2600 м высоты над ур. м., в трех (Нукатль, Богосс и Снеговой) хребтах Горного Дагестана. Наши исследования этого эндема третичного периода [7, 13] из высокогорий, в экосистемах которого, по утверждению Р.В. Камелина [11], «...мы получаем уникальную природную лабораторию для познания закономерностей адаптаций растений к крайним условиям существования, ...» (стр. 3), по сравнительному анализу в данном аспекте являются пионерскими.

Для генеративного побега растений высокогорного эндема клевера Радде характерно уменьшение сухой массы побега в целом с набором высоты, хотя для каждого компонента отмечены свои особенности. Так, выборка ( $R_2$ ) с средней высоты (3000 м) естественного ареала в пределах Снегового хребта имеет максимальные средние значения сухой массы стебля, и минимальные – сухой массы соцветия. По листовой массе выборки имеют небольшие расхождения, которые, в отличие от других компонентов генеративного побега и  $R_e$ , существенно не различаются по t-критерию. Все сравниваемые выборки этого вида по средним значениям  $R_e$  имеют достоверные различия.

Популяции этого высокогорного дагестанского эндема, представленные разорванным ареалом двух географически изолированных хребтов в пределах одного и того же высотного уровня ( $R_2$  и  $R_3$ ), различаются показателями средних величин всех учетных признаков сухой массы генеративного побега в целом и его компонентов. У растений с Богосса эти показатели высоки, хотя у популяции из окрестностей метеостанции “Сулак Высокогорная” отмечены минимальные средние значения по  $R_e$  и максимальные – по сухой массе генеративного побега. Средние показатели последних двух признаков существенно различаются по t-критерию Стьюдента. Такое весьма резкое отличие богосской популяции от выборки из Снегового хребта может быть связано, как с различиями интенсивности выпаса, так и климатическими факторами, обусловленными большим ледниковым массивом на Богосском хребте. В подобных изолятах проявляется “эффект острова” (Maug, 1982), где в потомстве основателей популяции мутации быстрее переходят в гомозиготное состояние и подвергаются отбору.

На фазе начала цветения для двух выборок из Снегового хребта между сухой массой побега в целом и  $R_e$  отмечена существенная отрицательная корреляционная связь, при ее отсутствии у растений из Богосского хребта (табл. 1). В большинстве случаев для сухой массы листьев и стебля также выявлены положительные корреляции. Причем компоненты листьев и соцветия ( $x_2$  и  $x_3$ ), за исключением популяции из Богосса, не имеют достоверных корреляционных связей. Максимальные величины доли сухой массы соцветий генеративного побега характерны для крайних высотных уровней естественного ареала клевера Радде на Снеговом хребте. Здесь доля соцветия в среднем в 1,9 раза выше стеблевой и 4,2 раза – листовой компоненты. В этом отношении также отличается популяция из Богосса, где наблюдается минимальная доля (45,9 % при среднем для объединенной популяции 56,9 %) сухой массы соцветия.

Результаты однофакторного дисперсионного анализа по высотному экоклинну показывают слабое влияние данного фактора на сухую массу листьев, соцветия и  $R_e$  при случайном характере влияния на сухую массу стебля и побега в целом (табл. 2). Популяции с разных географически изолированных хребтов в пределах одной и той же высоты существенно различаются по всем учетным признакам сухой массы. Причем, максимальные значения силы влияния фактора изоляции (B) отмечены для признаков вегетативной сферы генеративного побега – стеблевой компоненты (69,1%) и массы побега в целом (51,6%). Минимальные значения доли влияния данного фактора выявлены для сухой массы



листьев и Re. При дисперсионном анализе с учетом линейной регрессии установлено также достаточно слабое влияние высотного градиента на сухую массу листьев, соцветия и Re, при слабом колебании коэффициента детерминации от 6,3 до 13,8% (табл. 3). Причем, для последних двух признаков получены отрицательные значения коэффициента корреляции.

**Заключение.** Максимальные средние показатели сухой массы генеративного побега в целом и стеблевой части, являющимися наиболее изменчивыми признаками, наблюдается у малолетника клевера лугового. По средним значениям главного показателя кормовой ценности – сухой массы листьев и ее доли выделяется клевер средний, у которого среди компонентов генеративного побега данный показатель достигает более 50%. Среди этих трёх совместно произрастающих видов *Trifolium* наибольшие абсолютные средние показатели сухой массы соцветия и Re отмечены у клевера сходного, у которого в данном компоненте структуры побега наблюдается значительная доля кистеножки. Клевер луговой, по образному выражению Маклюда [18], можно отнести к “пролетариату”, затрачивающему энергию на размножение, в отличие от сравниваемых вегетативно подвижных многолетников – “капиталистов”, которые затрачивают основную энергию на поддержание взрослых особей и удержание за собой жизненного пространства. Поэтому, для малолетника клевера лугового, в отличие от сравниваемых видов клевера, характерны максимальные значения признаков семенной продуктивности (число цветков на головку первого верхушечного соцветия, число соцветий и боковых ветвей на генеративный побег, число генеративных побегов на особь). Т.А. Работнов [20] этот вид вместе с клевером гибридным (*T. hybridum* L.) относит к ценофлуктуентам.

И, как следовало бы ожидать, наиболее конкурентоспособный вид клевер средний в пределах континуума занимает крайнее положение и имеет минимальное значение (0,14) Re, т. е. конкурентоспособность в ценозе повышается на видовом уровне при снижении Re. Варианты сравнения признаков сухой массы по корреляционным связям у всех видов в преобладающем большинстве случаев имеют существенные значения (табл. 1). Однако, в большинстве выборках, за исключением одного ( $R_1$ ), между сухой массой побега (X) и Re отмечены отрицательные значения коэффициентов корреляции, что не совпадает с данными других авторов. Возможно, здесь существенную роль играет фаза развития, которая, по нашему мнению, как и уровень организации жизни, в подобных исследованиях необходимо учесть.

По результатам сравнения структуры распределения сухой массы по частям генеративного побега на видовом уровне максимальные доли сухой массы соцветия ( $x_3$ ) наблюдаются у альпийского эндемика клевера Радде, за тем – клевера сходного, у которых кистеножка вносит значительный вклад в долю данного компонента. Минимальные величины этого показателя отмечены для растений клевера лугового, у которого наблюдается максимальные значения сухой массы стебля. По последнему показателю обитатель высокогорий – клевер Радде имеет наименьшие величины. Клевер средний и клевер сходный в этом отношении занимают промежуточное положение.

Клевер луговой среди сравниваемых видов является более ксерофильным в травостое и сила влияния высотного фактора на признаки сухой массы вегетативной сферы (особенно на сухую массу стебля и побега в целом) высока (табл. 2). Однако существенное влияние склонового фактора (B) ни на один учтенный признак сухой массы генеративного побега в целом и его компонентов этого вида не отмечено. Последний фактор больше всего влияет на весовые признаки клевера среднего, предпочитающего местообитания северного склона среднегорных высот Горного Дагестана. В результате экспозиция склона выступает здесь – в условиях среднегорных высот Внутреннегорного Дагестана, на наш взгляд разлагающим фактором адаптивной стратегии, крайние варианты среди сравниваемых видов в континууме которого занимают клевер луговой и клевер средний, относящиеся как к одной и той же секции (*Trichostoma* Vobr.), так к одному и тому же географическому (западно-палеарктическому) типу [4]. Клевер средний относится к видам, не имеющим запаса семян в почве, а клевер луговой – к видам, имеющим очень небольшой запас семян в почве [5]. И наши выводы полностью совпадают с литературными данными, согласно которым экспозиция и крутизна склонов, обуславливающие характер распределения тепла и влаги, развития эдафических условий, определяют распространение более мезофильной растительности на холодных и влажных северных склонах и соответственно более ксерофитных группировок на теплых и сухих южных склонах.

Признаки сухой массы генеративного побега, непосредственно связанные с семенной продуктивностью, в отличие от признаков вегетативной сферы, имеют сравнительно небольшой размах из-



менчивости, и коэффициент вариации ( $C_v, \%$ ) всех выборок, за исключением двух ( $M_3$  и  $R_1$ ) вариант, имеют минимальные значения, т. е. изменчивость признаков вегетативной сферы выше, как и следовало бы ожидать, чем генеративной.



Достоверное влияние высотного фактора на изменчивость сухой массы соцветия и  $Re$  отмечено для всех четырёх видов клевера, для которых установлена сопряжённость с высотным экоклином и коэффициент детерминации колеблется в широких пределах, от 9,8 до 66,7 % (табл. 2, 3). При этом отмечены отрицательные корреляционные связи высотного градиента с весовыми признаками, особенно у к. сходного и к. красного, т. е. с повышением высотного уровня местообитаний уменьшаются средние значения весовых признаков генеративного побега в целом и его компонентов.

В то же время высока сила влияния, как высотного уровня на признаки вегетативной сферы (сухая масса стебля, листьев и побега в целом) клевера сходного и, особенно, клевера лугового, так и склонового фактора (контрастные условия) – на клевера среднего. Последний вид является относительным мезофитом и характеризуется как конкурентно мощный вид с чертами реактивности [10], что подтверждают и наши результаты.

Антропогенный фактор, в отличие от других учтенных здесь косвенно влияющих факторов, имеет максимальные значения (более 57%) силы влияния на изменчивость признаков сухой массы генеративного побега в целом и его компонентов у клевера сходного (табл. 2). Образование простратной формы, увеличение продолжительности жизни за счет вновь образующихся генеративных побегов [15], уменьшение числовых, размерных и весовых признаков, увеличение доли сухой массы соцветий в структуре генеративного побега и  $Re$  и, возможно, как у *Trifolium repens* L., ускорение вегетативного размножения [18], являются проявлениями адаптивных механизмов в виде морфофизиологических реакций клевера сходного на интенсивность выпаса.

И, наконец, для сравниваемых здесь на фазе начала цветения клеверов, независимо от адаптивной стратегии вида, подтверждается феномен увеличения доли сухой массы соцветия в массе генеративного побега в целом и  $Re$  с возрастанием высотного градиента, как на популяционном, так и на видовом уровне.

### Библиографический список

1. Афифи А., Эйзен С. Статистический анализ. Подход с использованием ЭВМ. – М., 1982. – 207 с.
2. Бобров Е. Г. Новые для культуры виды клевера. – М.-Л., 1950. – 68 с.
3. Биша О.А. Морфологические особенности островных популяций клевера среднего в Карелии // Адаптация растений при интродукции на Севере. – Петрозаводск, 1985. – С. 43-49.
4. Гроссгейм А.А. Флора Кавказа. Т. 5. – М.-Л., 1952. – С. 177-221.
5. Донскова А.А. Жизненный цикл клевера сходного *Trifolium ambiguum* Vieb. в условиях высокогорий Кавказа // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1968. Т. 73, вып. 4. – С. 47-62.
6. Джалилова А.О. Запас жизнеспособных семян в почве мелкозлаково-разнотравного луга при различных мерах воздействия // Бот. журн. 1964. Т. 49, № 11. – С. 1660-1665.
7. Еленевский А.Г. О некоторых замечательных особенностях флоры Внутреннего Дагестана // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1966. Т. 21. – С. 107-117.
8. Живан В.П. Средний клевер (*Trifolium medium* L.) // Докл. ВАСХНИЛ. 1948, №1. – С. 22-29.
9. Зайцев Г.Н. Методика биометрических расчетов. – М., 1973. – 256 с.
10. Заугольнова Л.Б., Сугоркина Н.С., Щербакова Е.Г. Жизненные формы и популяционное поведение многолетних травянистых растений // Экология популяций. – М., 1991. – С. 5-22.
11. Камелин Р.В. Предисловие // Растительный покров высокогорий. Сборник научных трудов. – Л., 1986. – С. 3-5.
12. Лакин Г.Ф. Биометрия. – М., 1990. – 352 с.
13. Львов П.Л. Об охране дагестанских эндемов // Бюлл. ГБС. 1979, вып. 114. – С. 20-24.
14. Магомедмирзаев А.М., Магомедмирзаев М.М. Некоторые аспекты изучения адаптивных стратегий в связи с интродукцией растений (аналитический обзор) // Интродукционные ресурсы горного растениеводства. – Махачкала, 1996. – С. 111-119.
15. Магомедмирзаев М.М. Введение в количественную морфогенетику. – М., 1990. – 232 с.
16. Магомедмирзаев М.М., Хабибов А.Д., Далгатов Д.Д., Муратчаева П.М.-С. Эколого-генетический подход к проблеме адаптивной стратегии распределения ресурсов в растениях (на примере *Trifolium pratense* L.) // Журн. общ. биол. 1989. Т. 50, №6. – С. 778-788.
17. Миркин В.М. О типах эколого-ценотических стратегий у растений // Журн. общ. биол. 1983. Т. 44, №5. – С. 603-613.
18. Миркин В.М., Усманов И.Ю., Наумова Л.Г. Типы стратегии растений: место в системах видовых классификаций и тенденции развития // Журн. общ. биол. Т. 60, № 6. 1999. – С. 581-595.
19. Пианка Э. Эволюционная экология. – М., 1981. – 400 с.
20. Работнов Т.А. О системах фитоценотивов в понимании В.Н. Сукачева и Л.Г. Раменского // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1993. Т. 98, вып. 6. – С. 80-88.
21. Романовский Ю.Э. Современное состояние концепции стратегии жизненного цикла // Биол. науки. 1989, №11. – С. 18-31.
22. Bryant W.G. The problem of plant introduction for alpine and subalpine vegetation Smaky Mountains, New South Wales. J. Soil. consern., 1971, V. 27. №4. – P. 209-226.
23. Mayr E. The growth of biological thought. – Cambridge (Mass.): Harvard Univ. Press., 1982.