

УДК 582.739:581.24 (470.67)

ОЦЕНКА СТРУКТУРЫ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПРИЗНАКОВ ЛИСТА *TRIFOLIUM MEDIUM* L. ПРИ ИНТРОДУКЦИИ В УСЛОВИЯХ ВНУТРЕННЕГОРНОГО ДАГЕСТАНА

У. Х. Хумаева, А. Д. Хабибов

Горный ботанический сад ДНЦ РАН

На втором году жизни дана оценка структуры изменчивости листовых признаков генеративного побега *Trifolium medium* L., растения которых были получены в результате интродукционных испытаний в нетипичных условиях Цудахарской экспериментальной базы Горного ботанического сада ДНЦ РАН (1100 м высоты над ур. м.), из семян, собранных в трех разновысотных (1350, 1750 и 2100 м высоты над ур. м.) популяциях из Предгорного, Внутреннегорного и Высокогорного Дагестана. В пределах генеративного побега и высотного градиента отмечены определенные тенденции в структуре изменчивости размерных признаков первых трех листьев генеративного побега. По результатам дисперсионных анализов по двум факторам (листорасположение, образцы) выделены сравнительно устойчивые, такие как индекс формы листовой пластиночки, и относительно пластичные признаки, такие как длина черешка листа.

In the second year of life assessed has been the variability of leaf structure features of the generative shoot of *Trifolium medium* L., plants of which were obtained as a result of introductive tests in atypical conditions of the Tsudakhar experimental station of the Mountain Botanical Garden at DSC RAS (1100 m above sea level) from the seeds collected from three different height (1350, 1750 and 2100 meters above sea level) populations of foothill, inner-mountain and highland Daghestan. Within the generative shoot and altitudinal gradient marked have been certain trends in the structure of variability of measurable traits of the first three leaves of the generative shoot. According to the results of the analysis of variance for two factors (Phyllotaxy, samples) allocated have been relatively stable, such as the index of leaf platelets and relatively plastic traits, such as the length of petiole.

Ключевые слова: *Trifolium medium*; популяция; генеративный побег; признак; листья.

Keywords: *Trifolium medium*; population; generative shoot; trait; leaf.

Лист – специализированный орган растений, выполняющий одновременно функции фотосинтеза, транспирации и газообмена [1]. Реализацию этих функций обеспечивают строение листовой пластинки, особенности листорасположения, размеры листа и их число [2–4]. При этом количественные изменения признаков листа являются отражением механизма приспособления к конкретной среде обитания и в условиях эксперимента могут выявить степень дифференциации популяций, связанной с историей их формирования. В то же время, как показано Ю.А. Злобиным [2], в период активного вегетативного роста жизненное состояние многолетних и однолетних травянистых растений оценивается по размеру листовой поверхности и по качеству листового аппарата, а в репродуктивный период на первое место выходит общая фитомасса особи и репродуктивное усилие. Между размерами листьев и темпом формирования листового аппарата отмечена отрицательная корреляция [5].

Необходимо отметить, что для многих травянистых растений число листьев на побеге оказалось наследственно закрепленным консервативным количественным признаком [3]. При этом выявлено, что генеративные органы, как правило, закладываются лишь после образования строго определенного числа листьев или междоузлий на побеге. Например, сорта яровых и озимых форм зерновых культур отличаются по числу листьев на главном стебле, позднеспелые и скороспелые сорта клевера красного переходят к цветению после развития генеративного побега соответственно с 7–9 и 5–7 узлами, что является проявлением эндогенного ритма развития растений [3]. Индекс формы листьев также считается сравнительно постоянным признаком [6]. Силами, контролирующими форму листьев, являются соотношения скорости и продолжительности роста частей по разным направлениям. Иначе говоря, существуют генетические механизмы, определяющие фор-

му в целом, а не соответствующие размеры [7]. Кроме того, изменчивость признаков, определяющих размеры листа, является мерой устойчивости формы листьев [8].

В методическом плане при изучении популяционной изменчивости наиболее рациональным и целесообразным считается использование генеративного побега в качестве «модуля» (структурной элементарной единицы особи), поскольку он проходит полный цикл развития от инициации в почках до генеративного состояния [9–11].

Настоящая статья посвящена оценке структуры изменчивости размерных признаков первых трех листьев генеративного побега *Trifolium medium* L. (*Fabaceae*) в условиях интродукции во Внутреннегорном Дагестане.

Материал и методика

В условиях северного склона Внутреннегорного Дагестана на метровых делянках террасированных участков Цудахарской (ЦЭБ) (1100 м) и Гунибской (ГЭБ) (1950 м над ур. м.) экспериментальных баз Горного ботанического сада ДНЦ РАН 21–22 апреля 2011 г. были проведены посевы скарифицированных наждачной бумагой семян *T. medium*. Семенной материал собран в 2010 г. в природных популяциях Горного Дагестана. Краткая характеристика мест сбора представлена в табл. 1.

Таблица 1. Районы и характеристика мест сбора семенного материала с природных популяций *T. medium* в Горном Дагестане (северный склон)

Популяции	Районы			Высоты над ур. м. (м)	Режим использования
	естественно-исторический	географический	административный		
I	Предгорный	Гимринский хребет	Окр. с. Кадар Буйнакского района	1350	Сенокосы
II	Внутреннегорный	Гунибское плато	Окр. детского пульмонологического санатория (В. Гуниб) Гунибского района	1750	Заповедный
III	Высокогорный	Снеговой хребет	Окр. с. В. Гаквари Цумадинского района	2100	Летние пастбища

Примечание. Далее в таблицах и на рисунках будут использованы только порядковые номера популяции (I–III).

В результате вегетативного размножения у 10 растений каждого образца были получены по две рамы, которые в 2012 г. отдельно помещались в разные условия (1100 и 1950 м над ур. м.) обеих экспериментальных баз. В 2013 г. после предварительного проведения учета выживаемости и фенологических наблюдений в фазе цветения первого верхушечного головковидного соцветия у каждой особи ($n = 10$) всех трех выборок интродукционных популяций *T. medium* на уровне почвы срезали генеративные побеги. После сушки у каждого побега в лабораторных условиях учитывали в общей сложности 24 признака, которые подразделили на пять групп: размерные, или ростовые, числовые, весовые, листовые и индексные. Для каждого учтенного признака были получены характеристики суммарных статистик с последующим использованием методов корреляционного, дисперсионного и регрессионного анализов [12–13]. Компоненты дисперсии определяли по Н.А. Плохинскому [14]. При проведении расчетов использовался ПСП Statgraf version 3.0. Shareware, система анализа данных Statistica 5.5.

Результаты и обсуждение

T. medium является вегетативно подвижным зимостойким, перекрестноопыляемым, засухоустойчивым, высокоурожайным и ценным кормовым травянистым многолетником ярового типа. Это очень реактивный, конкурентноспособный вид, быстрый рост корневищ и обильное ветвление которого способствуют хорошему закреплению эродированных почв [15]. Он нетребователен к почвам, хорошо переносит как недостаточное, так и избыточ-

ное увлажнение, чрезвычайно полиморфен ($2n = 70, 78, 80, 84, 126$) и в пределах дагестанской части ареала встречается от 1000 до 2300 м высоты над ур. м., на умеренно влажных и суходольных лугах, в светлых лесах и по лесным опушкам, окраинам полей, долинам рек и ручьев [16–17]. У этого вида на одной и той же особи одновременно могут находиться генеративные побеги на разных фазах развития. Некоторые результаты сравнительной оценки роли экологических факторов в проявлении межпопуляционной дифференциации по признакам листьев у двух видов клевера (*T. pratense* L. и *T. ambiguum* Vieb.), в том числе и природных популяций *T. medium*, сообщались нами ранее [18–19]. Так, на примере сравнительного изучения признаков листьев генеративных побегов этих видов клевера, относящихся к разным жизненным формам, показаны их принципиальные различия и сходства в реакции на биотический (режим использования) и абиотические (высота над ур. м. и экспозиция склона) факторы в горных условиях Дагестана.

При сравнении на видовом уровне у *T. medium* и *T. pratense*, которые относятся к одной и той же секции (*Trichostoma* Vobr.) и географическому (западнопалеарктическому) типу [20], отмечены тенденции: 1) увеличения размеров листьев по направлению от первого к третьему листу в пределах генеративного побега и 2) увеличения размеров листовой пластинки первого листа по мере уменьшения высотного градиента. Также во Внутреннегорном Дагестане для данного вида ранее нами установлены: наличие у ниже расположенных листьев более удлиненной формы и по степени изменчивости сравнительно стабильные и пластичные признаки [21].

Таблица 2. Сравнительная характеристика изменчивости и колебания листовых признаков (мм) генеративного побега объединённой выборки *T. medium* ($n = 30 = 10 + 10 + 10$)

Признаки	$\bar{X} \pm S_{\bar{X}}$	Cv, %	Min	Max	Размах	Max/Min	A_s	E_x
a_1/b_1	$2,0 \pm 0,04$	10,4	1,5	2,4	0,9	1,57	0,03	-0,29
a_2/b_2	$1,9 \pm 0,04$	12,8	1,5	2,6	1,1	1,70	0,86	1,41
a_3/b_3	$1,9 \pm 0,04$	12,0	1,5	2,5	1	1,67	0,48	1,12
a_1	$21,5 \pm 0,50$	12,9	17	27	10	1,59	0,03	-0,78
a_2	$24,2 \pm 0,72$	16,2	15	31	16	2,07	-0,94	0,85
a_3	$25,3 \pm 0,74$	15,9	15	32	17	6,4	-0,40	0,24
b_1	$11,0 \pm 0,32$	15,7	8	15	7	1,88	0,84	0,45
b_2	$12,7 \pm 0,34$	14,4	9	16	7	1,78	-0,36	-0,86
b_3	$13,5 \pm 0,45$	18,2	10	20	10	2	0,94	1,51
c_1	$9,4 \pm 0,62$	36,2	5	20	15	4	1,09	1,68
c_2	$18,5 \pm 1,04$	30,8	10	34	24	3,4	1,02	0,90
c_3	$27,8 \pm 1,51$	29,7	10	52	42	5,2	0,43	1,72

Примечание. Признаки. Здесь и далее. Длина среднего листочка: a_1 – первого, a_2 – второго, a_3 – третьего листа. Ширина среднего листочка: b_1 – первого, b_2 – второго, b_3 – третьего листа. Длина черешка: c_1 – первого, c_2 – второго, c_3 – третьего листа.

При сравнительном анализе структуры изменчивости листовых признаков, их размаха, отношений крайних вариантов и показателей асимметрии и эксцессов объединённой выборки ($n = 30$) выяснилось, что они различаются по степени вариабельности и для них характерны определенные тенденции – возрастание абсолютных значений вдоль годичного побега от первого листа к третьему (табл. 2). Первым мы считаем лист, черешок которого отходит от узла прикрепления стрелки соцветия или кистеножки. Индекс формы среднего листочка при этом остается фактически неизменным. Для этого признака, который намного сильнее контролируется генотипом, чем сами размерные признаки, из линейных признаков листа отмечены наименьшие величины коэффициента вариации, которые по шкале, предложенной С.А. Мамаевым [22], оцениваются как признаки с низким уровнем изменчивости. Однако сами линейные признаки листьев имеют различную степень изменчивости. Размерным признакам среднего листочка, согласно вышеупомянутой шкале, присущ средний (до 20%) уровень изменчивости. Для сравнительно пластичного признака – черешка листа, выполняющего и функцию выноса листовой пластинки на свет, отмечен, как и следовало ожидать, высокий уровень вариабельности.

Показатели коэффициентов асимметрии и эксцесса рассматриваемых признаков соответствуют нормальному распределению. Кроме того, вышеотмеченные тенденции для объединенной выборки в пределах генеративного побега характерны и для каждой отдельно взятой совокупности особей, представляющей по происхождению разновысотные популяции (табл. 3).

Таблица 3. Сравнительная характеристика средних значений листовых признаков генеративного побега выборок *T. medium* и результаты их сравнения по t-критерию Стьюдента при интродукции в условиях Внутреннегорного Дагестана (n = 10) (df = n₁ + n₂ - 2 = 18)

Признаки	Выборки						t-критерий между		
	I		II		III		I и II	I и III	II и III
	$\bar{X} \pm S_{\bar{X}}$	Cv, %	$\bar{X} \pm S_{\bar{X}}$	Cv, %	$\bar{X} \pm S_{\bar{X}}$	Cv, %			
a ₁ /b ₁	2,0±0,08	12,4	2,0±0,05	8,5	1,9±0,06	9,7	–	–	–
a ₂ /b ₂	2,0±0,07	11,7	2,0±0,07	11,6	1,8±0,07	13,4	–	–	–
a ₃ /b ₃	1,9±0,08	13,3	2,0±0,08	12,8	1,8±0,06	10,4	–	–	–
a ₁	23,0±0,71	9,8	21,2±0,80	11,9	20,2±0,93	14,5	–	2,39*	–
a ₂	25,8±0,70	8,5	25,7±0,86	10,5	21,0±1,44	21,6	–	3,00***	2,80*
a ₃	27,4±1,10	12,7	26,9±0,74	8,7	21,6±1,09	15,9	–	3,75***	4,02***
b ₁	11,7±0,67	18,0	10,6±0,27	8,0	10,8±0,61	17,9	–	–	–
b ₂	13,2±0,53	12,8	13,2±0,55	13,3	11,8±0,59	15,9	–	–	–
b ₃	14,7±1,02	22,0	14,1±0,38	8,5	11,8±0,49	13,1	–	2,56*	3,71***
c ₁	10,2±0,85	26,5	7,1±0,59	26,1	10,9±1,32	38,3	3,00***	–	2,63*
c ₂	22,0±2,14	30,8	15,4±0,95	19,4	18,1±1,59	27,9	2,82*	–	–
c ₃	33,1±2,64	25,3	24,4±2,15	27,8	26,0±2,39	29,1	2,56*	–	–
a ₁ b ₁	269,1		224,7		218,2				
a ₂ b ₂	340,6		339,2		247,8				
a ₃ b ₃	402,8		379,3		254,9				
a ₁ +c ₁	33,2		28,3		31,1				
a ₂ +c ₂	47,8		41,1		39,1				
a ₃ +c ₃	60,5		51,3		46,2				
a ₁ /(a ₁ +c ₁)	69,3		74,9		65,0				
a ₂ /(a ₂ +c ₂)	54,0		62,5		53,7				
a ₃ /(a ₃ +c ₃)	45,3		52,4		46,8				
a ₁ /c ₁	2,255		2,986		1,853				
a ₂ /c ₂	1,173		1,669		1,160				
a ₃ /c ₃	0,828		1,102		0,831				

Примечание. t – критерий Стьюдента. Прочерк означает отсутствие достоверного различия. df – число степеней свободы. * – P < 0,05; ** – P < 0,01; *** – P < 0,001.

В пределах высотного градиента средние показатели размерных признаков листочка, включая и индекс формы листовой пластиночки, уменьшаются по направлению от предгорья к высокогорью. Такая же тенденция сохраняется и для средних величин длины черешка листа. Однако минимальные средние значения этого признака у всех первых трех учтенных листьев выявлены для второй выборки, семенной материал которой был собран с Гунибского плато.

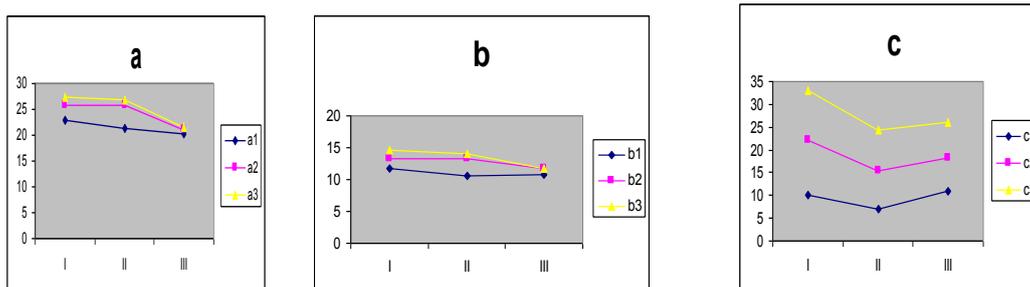


Рис. 1. Относительное расположение друг к другу признаков листа: а – длина; б – ширина среднего листочка; с – длина черешка листа

Соотношение друг к другу этих признаков по выборкам наглядно представлено на рис. 1. Кроме того, для линейных признаков листовой пластиночки и индекса ее формы, как выше было отмечено и для объединенной выборки, характерны более низкие показатели абсолютной ($S_{\bar{x}}$) и относительной ($C_v, \%$) изменчивости в сравнении с соответствующими величинами для длины черешка листа.

Таблица 4. Сравнительная характеристика изменчивости относительных листовых признаков генеративного побега интродукционной объединенной выборки *T. medium* (n = 30)

Признаки	Лист		
	1	2	3
ab	236,5	307,3	341,6
a+c	30,9	42,7	53,1
a/(a+c)	69,6	56,7	47,6
a/c	2,287	1,308	0,910

Средние показатели признаков листовой пластиночки и ее индекса формы у выборок, представляющих Предгорный и Внутреннегорный Дагестан, существенно не различаются по t-критерию Стьюдента, и их различия носят случайный характер. Однако различия средних величин длины черешка первых трех листьев этих выборок достоверны на различных уровнях значимости. При этом средние значения длины среднего листочка всех трех листьев, а также ширины листовой пластиночки третьего листа растений с высокогорья значимо различаются по данному показателю от таковых двух других сравниваемых выборок, за исключением одного варианта сравнения. Кроме того, средние величины грубо вычисленной площади листовой пластиночки (ab), длины самого листа (a + c) в пределах рассматриваемых выборок уменьшаются по направлению от предгорья к высокогорью (табл. 4), что, возможно, связано с уменьшением общей продуктивности растений в условиях более сурового климата, что закрепилось генетически при формировании экотипов.

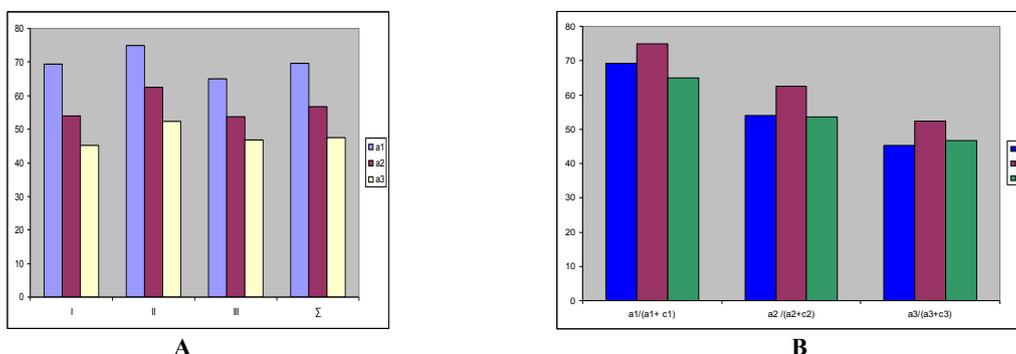


Рис. 2. Доля длины листовой пластиночки ($a/(a + c)$) в длине самого листа в пределах генеративного побега (А) и высотного градиента (В)

Аналогично ведут себя и средние показатели этих двух признаков объединенной выборки в пределах генеративного побега. Однако доля (%) длины листовой пластиночки в

пределах длины самого листа ($a/(a + c)$) и показатель отношения длины среднего листочка к длине черешка листа (a/c), чаще всего используемого в систематике растений, в пределах каждой и объединенной выборок сокращаются, наоборот, по направлению от первого к третьему листу (рис. 2, А). Иные результаты получены для этих двух признаков в пределах выборок, сборы семян которых проводились с учетом высотного уровня. Здесь общая тенденция сохраняется, хотя для генеративных побегов с Гунибского плато отмечены максимальные значения (рис. 2, В).

Структура корреляционных связей выявляет тенденцию большей положительной корреляции между длиной и шириной листовой пластиночки всех трех листьев генеративного побега, чем соответствующие коэффициенты этих же признаков с длиной черешка листа (табл. 5).

Таблица 5. Сравнительная характеристика корреляционных связей (r_{xy}) листовых признаков генеративного побега *T. medium* в условиях интродукции ($df = n - 2$)

Выборки	r_{xy} между признаками								
	1 лист			2 лист			3 лист		
	a_1 и b_1	a_1 и c_1	b_1 и c_1	a_2 и b_2	a_2 и c_2	b_2 и c_2	a_3 и b_3	a_3 и c_3	b_3 и c_3
I	75*	–	–	–	–	–	80*	–	–
II	72*	–	–	–	–	–	–	–	69*
III	79*	–	–	80*	-74*	-77*	76*	–	–
Σ	72***	–	–	72***	–	–	75***	–	42*

Примечание. df – число степеней свободы. Коэффициенты корреляции (r_{xy}) приведены в виде первых двух знаков после запятой. Прочерк означает отсутствие существенной связи. * – $P < 0,05$; ** – $P < 0.01$; *** – $P < 0,001$.

В результате проведенного однофакторного дисперсионного анализа выяснилось, что происхождение интродукционных популяций, полученных путем посева разновысотных по происхождению образцов семян, существенно, на разных уровнях достоверности, влияет на изменчивость некоторых признаков листа (табл. 6). Влияние происхождения выборок на изменчивость индекса формы листочка всех троих листьев несущественное и носит случайный характер. На вариабельность сравнительно устойчивого признака – ширины листовой пластиночки первых двух листьев происхождение образцов влияет также недостоверно. Среди размерных признаков листовой пластиночки учтенный фактор значимо влияет только на изменчивость размерных показателей непарного листочка третьего листа и длину среднего листочка первого и второго листа. Однако влияние происхождения популяций на вариабельность сравнительно пластичного признака – длины черешка листа всех трех листьев значимое, хотя и на 95%-ном уровне достоверности. При этом компонента дисперсии в пределах генеративного побега уменьшается, как и следовало бы ожидать, по направлению от первого к третьему листу.

Однако не вся изменчивость связана с высотным градиентом, равным ($\Delta h = 2100 - 1350 = 750$ м). По результатам регрессионного анализа получены данные, согласно которым высотный градиент существенно влияет только на вариабельность признаков третьего листа и длины среднего листочка первого листа. При этом между этими признаками и высотным градиентом отмечены существенные значения отрицательной корреляционной связи. Иначе говоря, с увеличением высотного уровня пункта сбора семенного материала, который несет с собой наследственные задатки последнего места произрастания, и в условиях интродукции как в самой природе, уменьшаются размерные признаки третьего листа генеративного побега. Показатели коэффициентов корреляции и детерминации уменьшаются по направлению от длины листовой пластиночки через ее ширину к длине черешка листа.

Влияние онтогенетического фактора – листорасположения на изменчивость индекса формы листовой пластиночки не достоверное, а случайное (табл. 7). Однако довольно высока сила влияния рассматриваемого фактора на вариабельность других линейных признаков листа. Максимальное значение компоненты дисперсии отмечено для сравнительно пластичного признака – длины черешка листа и сила влияния учтенного фактора на ее изменчивость в 3,6 и 2,9 раза превышает соответствующие показатели длины и ширины среднего листочка.

Таблица 6. Результаты однофакторного дисперсионного регрессионного анализа листовых признаков *T. medium*

Признаки	Анализы							r ² от h ² в %
	дисперсионный			регрессионный				
	mS	F(2)	h ² , %	mS	F(1)	r _{xy}	r ² , %	
a ₁ /b ₁	–	–	–	–	–	–	–	–
a ₂ /b ₂	–	–	–	–	–	–	–	–
a ₃ /b ₃	–	–	–	–	–	–	–	–
a ₁	20,1333	3,0*	18,2	39,641	6,104*	–0,423	17,9	98,4
a ₂	75,23333	6,869**	33,7	–	–	–	–	–
a ₃	103,3000	10,577***	43,9	161,8305	14,689***	–0,587	34,4	78,4
b ₁	–	–	–	–	–	–	–	–
b ₂	–	–	–	–	–	–	–	–
b ₃	23,43333	4,920*	26,7	40,90099	8,511***	–0,483	23,3	87,3
c ₁	40,90000	4,358*	24,4	–	–	–	–	–
c ₂	110,1000	4,121*	23,4	–	–	–	–	–
c ₃	214,4333	3,718*	21,6	268,1658	4,371*	–0,367	13,5	62,5

Примечание. Здесь и в табл. 7. mS – дисперсия. F – критерий Фишера. В скобках (df) указано число степеней свободы. h² – сила влияния фактора, %. r² – коэффициент детерминации, %. r_{xy} – коэффициент корреляции между фактором и признаком. Прочерк означает отсутствие существенного влияния фактора или достоверной связи. * – P < 0,05; ** – P < 0,01; *** – P < 0,001.

Таблица 7. Результаты дисперсионного анализа листовых признаков по листорасположению *T. medium*

Признаки	SS	mS	F(2)	h ² , %
a/b	–	–	–	–
a	232,68	116,344	8,895***	17,0
b	97,800	48,900	11,808***	21,3
c	5097,089	2548,544	67,954***	61,0

Таким образом, в результате интродукционных исследований в условиях ЦЭБ (1100 м высоты над ур. м.) Горного ботанического сада ДНЦ РАН трех разновысотных образцов, представляющих Предгорный, Внутреннегорный и Высокогорный Дагестан, получены данные о прохождении всеми интродуцентами *T. medium* полного вегетационного цикла – они на втором году онтогенеза дали вполне жизнеспособный семенной материал и одновременно начали вегетативное размножение. Кроме того, в условиях интродукции образцы сохраняют те же особенности, которые приобрели в естественных условиях, поскольку семенной материал носит отпечаток истории формирования экотипа. В одних и тех же условиях выращивания высокогорные популяции (образцы) остались такими же низкорослыми, как и в самой естественной среде обитания, а предгорные – сравнительно высокорослые с мощно развитой вегетативной массой. В результате сравнительного анализа структуры изменчивости листовых и индексных признаков первых трех листьев модульного генеративного побега и по результатам дисперсионных анализов по двум факторам (листорасположение, образцы) выделены сравнительно устойчивый (индекс формы листовой пластиночки) и относительно пластичный или вариабельный (длина черешка листа) признаки.

ЛИТЕРАТУРА

1. Сытник К.М., Мусатенко Л.И., Богданова Т.Л. Физиология листа. Киев: Наукова думка, 1978. 392 с.
2. Злобин Ю.А. Об уровнях жизнеспособности растений // Журн. общ. биологии. 1981. Т. 42, № 4. С. 492–505.

3. Юсуфов А.Г. Функциональная эволюция растений. М.: Знание, 1986. 64 с. (Новое в жизни, науке и технике. Сер. Биология. № 5).
4. Мокроносков А.Т. Онтогенетический аспект фотосинтеза. М.: Наука, 1981. 194 с.
5. Edwards K.J.R. Developmental genetics of leaf formation in *Lolium*. 1. Basic patterns of leaf development in *L. multiflorum* and *L. perenne*. 2. Analysis of selection lines // Genet. Res. 1967. Vol. 9. P. 233–245.
6. Синнот Э. Морфогенез растений. М.: Изд-во иностр. лит., 1963. 603 с.
7. Уоддингтон К. Морфогенез и генетика / пер. с англ. М.: Мир, 1964. 260 с.
8. Магомедмирзаев М.М., Спичак В.Н. Сравнительная характеристика организации количественных признаков листа у видов клена // Сб. науч. сообщ. Вып. 3. Махачкала, 1972. С. 101–110.
9. Hallé F., R. Oldeman A.A., Tomlinson P.B. Tropical trees and forests: An architectural analysis. В.: Springer, 1978. 441 p.
10. Harper J.L. Population biology of plants. L. Acad. press, 1977. 892 p.
11. Bryant W.G. The problem of plant introduction for alpine and subalpine revegetation Snowy Mountains, New South Wales // J. Soil conserv., N.S.W. 1971. Vol. 27, N 4. P. 209–226.
12. Зайцев Г.Н. Методика биометрических расчетов. М.: Наука, 1983. 256 с.
13. Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высш. шк., 1990. 352 с.
14. Плохинский Н.А. Биометрия. М.: Изд-во МГУ, 1970. 364 с.
15. Щербакова Е.Г. Сравнительная характеристика популяционного поведения двух длинно-корневищных видов клевера // Популяционная экология растений: Материалы конф. М., 1987. С. 115–118.
16. Муратчаева П.М., Хабибов А.Д., Онищенко О.А. Структура продуктивности дикорастущего *Trifolium medium* L. в Горном Дагестане // Растительные ресурсы. 1990. № 4. С. 466–470.
17. Живан В.П. Средний клевер (*Trifolium medium* L.) // Докл. ВАСХНИЛ. 1948. № 1. С. 22–29.
18. Хабибов А.Д., Хабибов А.А. Некоторые результаты оценки роли экологических факторов в проявлении межпопуляционной дифференциации по признакам листьев у видов клевера в горных экосистемах Дагестана // Вестн. Дагест. науч. центра. 2003. № 14. С. 54–65.
19. Хумаева У.Х., Хабибов А.Д. Оценка структуры изменчивости признаков *Trifolium medium* L. при интродукции в условиях Внутреннегорного Дагестана // Почвы аридных территорий и проблемы охраны их биологического разнообразия: тр. Ин-та геологии ДНЦ РАН. № 63. Махачкала, 2014. С. 196–200.
20. Гроссгейм А.А. Флора Северного Кавказа. Т. 5. М.; Л.: Наука, 1952. С. 177–221.
21. Хумаева У.Х., Хабибов А.Д. Сравнительный анализ изменчивости листовых признаков раз-ногодичных выборок *Trifolium medium* L. в условиях Внутреннегорного Дагестана // Современная ботаника в России: тр. XIII съезда ВБО и конф. «Научные основы охраны и рационального использования растительного покрова Волжского бассейна». Тольятти, 2013. С. 100–101.
22. Мамаев С.А. О проблемах и методах внутривидовой систематики древесных растений. Ам-плитуда изменчивости // Закономерности формообразования и дифференциации вида у древесных растений. Свердловск, 1969. С. 3–38.

Поступила в редакцию 31.12.2013 г.

Принята к печати 30.04.2015 г.