

## БИОЛОГИЧЕСКИЕ НАУКИ

УДК 581.4:582.635.1(470-67)

### ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ЛИСТА У СЕЯНЦЕВ ДРЕВЕСНЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ ВДОЛЬ ВЫСОТНОГО ГРАДИЕНТА

Б. М. Магомедова<sup>1</sup>, Д. М. Анатов<sup>1</sup>, М. М. Мингажева<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Горный ботанический сад ДНЦ РАН

<sup>2</sup>Дагестанский государственный университет, филиал в г. Кизляре

Рассмотрены основные закономерности изменчивости морфологических признаков листьев сеянцев видов *Acer platanoides*, *A. pseudoplatanus*, *Celtis glabrata*, *C. caucasica* в условиях г. Махачкалы и Горного Дагестана (Цудахарская и Гунибская базы Горного ботанического сада ДНЦ РАН). Выявлено, что максимальные размеры листа у сеянцев изученных видов формируются в условиях Цудахарской экспериментальной базы, соответственно, оптимум роста для большинства видов приходится на среднегорный пояс (1100 м над ур. м.). Размах варьирования большинства морфологических признаков листа усиливается в благоприятных условиях выращивания (1100 м над ур. м.) и уменьшается в неблагоприятных (1700 м над ур. м.).

The basic laws of variability of morphological traits of leaves of seedlings of species *Acer platanoides*, *A. pseudoplatanus*, *Celtis glabrata*, *C. caucasica* in conditions of Makhachkala and Mountain Daghestan (Tsudahar and Gunib Mountain Botanical Gardens of the Daghestan Scientific Center, RAS) are considered. Revealed that the maximum size of leaves forms in conditions of Tsudahar experimental base, so, the optimum growth for the most species belongs to the middle mountain zone (1100 m above the sea level). The extent of variation of most morphological traits of leaves is amplified in favorable growing conditions (1100 m above the sea level) and decreases in unfavorable ones (1700 m above the sea level).

Ключевые слова: лист; высотный градиент; изменчивость; морфологические признаки; сеянцы; *Acer*; *Celtis*.

Keywords: leaf; altitudinal gradient; variability; morphological features; seedlings; *Acer*; *Celtis*.

#### Введение

Для древесных видов растений-интродуцентов важным условием адаптации является поддержание определенной «физиологической нормы» ассимиляционных структур. При этом эффективность выполнения функций фотосинтеза, газообмена и транспирации достигается путем реализации программы развития в конкретных условиях окружающей среды на основе структурно-функционального единства листа. В то же время вопрос о том, насколько широки границы изменений, не выходящих за пределы нормы реакций, заслуживает изучения для каждого отдельно взятого вида [1]. Одним из таких направлений является исследование изменчивости морфологических параметров признаков листа как проявление пластичности видов вдоль средовых градиентов [2–6].

Целью нашей работы являлось сравнительное изучение изменчивости морфологических признаков листа у сеянцев древесных видов растений при интродукции в различных условиях среды.

#### Материалы и методы исследований

В качестве объектов для исследований были выбраны сеянцы видов *Acer platanoides*, *A. pseudoplatanus*, *Celtis glabrata*, *C. caucasica* в условиях г. Махачкалы и Горного Дагестана (Цудахарская и Гунибская базы Горного ботанического сада ДНЦ РАН).

Опытный участок в г. Махачкале относится к Низменному Дагестану и расположен на высоте 100 м над уровнем моря. Сложена эта территория песчано-глинистыми толщами морских каспийских осадочных пород. Снежный покров маломощный, число дней со снежным покровом – 16–25. В холодные зимы морозы достигают –20...30°C и дуют силь-

---

---

ные ветры. Абсолютный минимум  $-25^{\circ}\text{C}$ . Среднее количество осадков – 328 мм, средняя годовая температура  $+12,25^{\circ}\text{C}$ . Относительная влажность воздуха – 75%.

Цудухарская экспериментальная база (ЦЭБ) Горного ботанического сада также расположена во Внутреннегорном Дагестане на высоте 900–1100 м над уровнем моря. Среднее количество осадков – 440 мм, средняя годовая температура –  $6,9^{\circ}\text{C}$ . Относительная влажность воздуха – 72%. Почвы горные лугово-степные и горно-долинные.

Гунибская экспериментальная база (ГЭБ) находится в Среднегорном Дагестане на высоте 1650–2000 м над уровнем моря. По геологическому строению относится к Известняковому Дагестану, образованному преимущественно меловыми и юрскими известняками. Среднее количество осадков – 619 мм, средняя годовая температура  $+6,6^{\circ}$ , абсолютный минимум  $-26,0^{\circ}$ , абсолютный максимум  $+36,0^{\circ}$ . Относительная влажность воздуха – 65%. Почвы субальпийские горно-луговые и черноземовидные.

У семян изученных видов к концу вегетационного периода измерены морфологические признаки: длина листовой пластинки, длина черешка, максимальная ширина пластинки. Фенологические наблюдения были проведены в соответствии с методикой Б.И. Иваненко [7]. Измерения проводились с точностью до 1 мм.

Полученные данные подвергнуты дисперсионному, регрессионному, корреляционному анализу [8, 9] с применением системы обработки данных *Statistica v. 5.5* и пакета офисных программ Microsoft Excel. Оценка изменчивости (CV) признаков проведена по шкале С.А. Мамаева [10].

### Результаты и обсуждение

Сравнительный анализ однолетних семян видов древесной флоры в условиях интродукции показал, что наибольшие размеры листа у них формируются в условиях Цудухара (1100 м над ур. м.), наименьшие – в условиях Гуниба (1700 м над ур. м.) (см. рисунок). Исключение составляли семена *Celtis glabrata*, параметры листьев которых в Цудухаре ниже, чем в Махачкале. Такую реакцию можно объяснить чувствительностью листьев этого вида к засушливым условиям, в которых у растений, по мнению многих исследователей [11–14], формируются более мелкие листья. Такая связь подтверждается положительной корреляцией площади листа с количеством осадков [15].

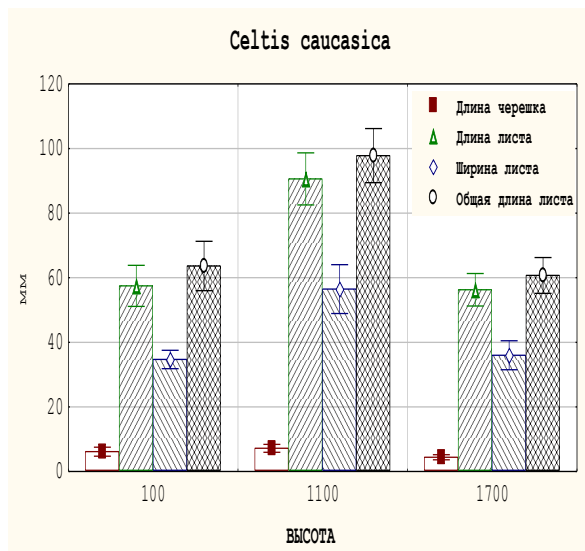
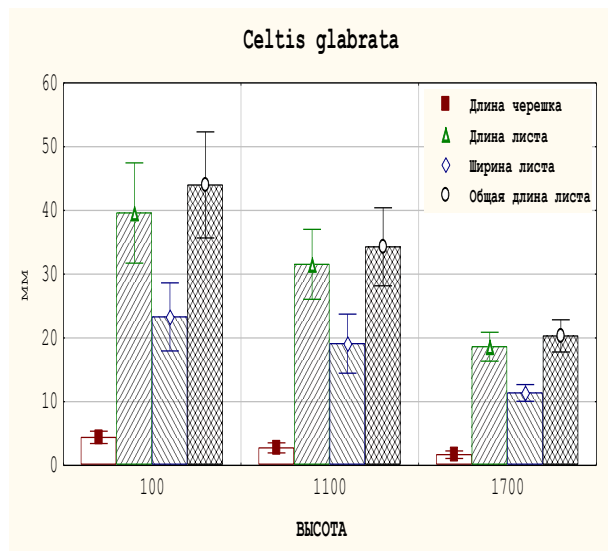
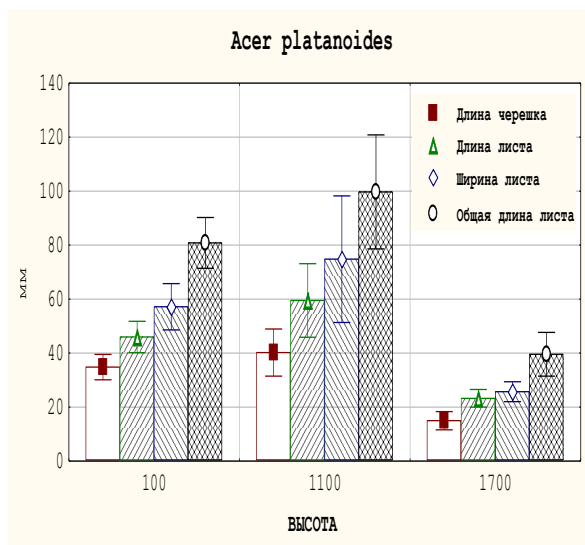
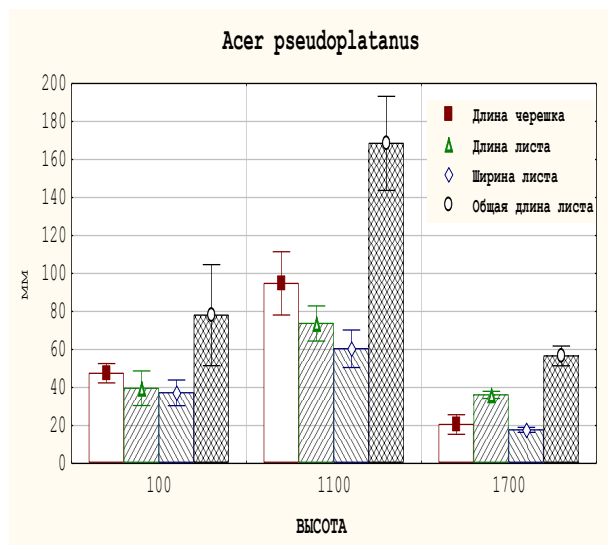
Как известно, с высотой над уровнем моря возрастает влажность и уменьшается температура воздуха. Учитывая, что в Дагестане на Приморской низменности в летний период складываются засушливые условия, соответственно оптимум роста для семян древесных видов с учетом высоты над уровнем моря будет приходиться на среднегорный пояс. Однако при возрастании высоты над уровнем моря усиливается лимитирующее действие низких температур, что также приводит к замедлению роста побегов и листьев, которое мы наблюдали в условиях Гунибского плато.

Известно, что амплитуда изменчивости размеров листа также связана с адаптацией растения к условиям среды. В нашем случае изменчивость признаков листа в различных условиях по шкале С.А. Мамаева [10] неоднородна. Такие признаки, как длина черешка, длина и ширина листовой пластинки, общая длина листа характеризуются средним ( $12\% < C < 20\%$ ) уровнем варьирования. Индексные признаки в целом характеризовались низким ( $< 12\%$ ) уровнем варьирования. В объединенной выборке амплитуда изменчивости в целом превысила внутригрупповую и оценена как высокая ( $20\% < C < 40\%$ ) и очень высокая ( $> 40\%$ ), за исключением индексных показателей листа. Амплитуда изменчивости сильно варьировала и на разных высотных уровнях и в целом была выше на тех высотных уровнях, где формировались более крупные размеры листьев, т.е. в более благоприятных условиях, а наименьшая – в неблагоприятных условиях (см. рисунок).

Анализ изучаемых параметров проводился с применением однофакторной модели дисперсионного анализа и линейной регрессии по степени влияния высотного градиента. Как видно из таблицы, фактор условий произрастания оказал значительное влияние на различие средних значений всех учтенных признаков, за исключением индекса формы листа у видов *Celtis*. При этом у *C. glabrata* относительный вклад условий места произрастания составляет максимальную долю с незначительным влиянием неучтенных факторов. Коэффициент корреляции  $r_{xy}$  между высотой над уровнем моря и изучаемыми признаками в целом носит отрицательный характер.

---

---



Изменчивость морфологических признаков листа сеянцев древесных видов растений вдоль высотного градиента

**Результаты однофакторного дисперсионного и регрессионного анализа по фактору условий произрастания**

Признаки	Фактор	Длина черешка	Длина листа	Ширина листа	Общая длина листа	Индекс формы листа	Индекс черешка
<i>Acer platanoides</i>	$h^2$ , %	82,3***	80,7***	73,6***	82,0***	23,2*	24,0**
	$r^2$ , %	32,1***	18,4*	17,4*	23,5**	13,4*	23,1**
	$r_{xy}$	-0,57***	-0,43*	-0,42*	-0,49**	-0,37*	-0,48**
<i>A. pseudoplatanus</i>	$h^2$ , %	90,9***	90,0***	88,6***	92,1***	54,6***	—
	$r^2$ , %	—	—	—	—	49,0***	—
	$r_{xy}$	—	—	—	—	-0,70***	—
<i>Celtis caucasica</i>	$h^2$ , %	53,1***	89,6***	84,2***	88,7***	—	57,3***
	$r^2$ , %	—	—	—	—	—	46,4***
	$r_{xy}$	—	—	—	—	—	-0,68***
<i>C. glabrata</i>	$h^2$ , %	72,7***	74,8***	63,8***	76,4***	—	24,5*
	$r^2$ , %	67,3***	63,9***	52,2***	66,8***	—	18,3*
	$r_{xy}$	-0,82***	-0,80***	-0,72***	-0,82***	—	-0,43*

Примечание:  $h^2$  – сила влияния фактора;  $r^2$  – коэффициент детерминации;  $r_{xy}$  – коэффициент корреляции между высотным уровнем и изучаемым признаком, – прочерк означает отсутствие достоверного значения на  $p < 0,05$ .

Таким образом, проведенный нами анализ показал уменьшение размеров листа у од-  
нолетних сеянцев на максимальной высоте произрастания (1700 м над ур. моря), что  
объясняется действием относительно низких температур, препятствующих реализации  
их морфогенетического потенциала.

### Заключение

Сравнительный анализ изменчивости морфологических признаков листа древесных  
видов растений вдоль высотного градиента показал, что максимальные размеры листа у  
сеянцев изученных видов формируются в условиях Цудахарской экспериментальной ба-  
зы, соответственно, оптимум роста для большинства видов приходится на среднегорный  
пояс (1100 м над ур. м.). С набором высоты над уровнем моря усиливается лимитирую-  
щее действие низких температур, что приводит к уменьшению размеров листьев.

Размах варьирования большинства морфологических признаков листа усиливается в  
благоприятных условиях выращивания (1100 м над ур. м.) и уменьшается в неблагопри-  
ятных (1700 м над ур. м.).

Результаты однофакторного дисперсионного и регрессионного анализов показали зна-  
чительное влияние условий выращивания ( $h^2$ ) на различие средних значений морфологи-  
ческих признаков листа. Коэффициент корреляции ( $r_{xy}$ ) между высотой над уровнем мо-  
ря и изучаемыми признаками в целом носит отрицательный характер.

Таким образом, проведенное нами исследование выявило как общие закономерности  
изменчивости признаков листа вдоль высотного градиента независимо от таксономиче-  
ской принадлежности видов (увеличение размеров листьев и размах варьирования при-  
знаков в условиях среднегорья и уменьшение размеров листьев с набором высоты), так и  
специфические особенности видов внутри отдельно взятых родов (разная реакция видов  
рода *Celtis* и *Acer* на влияние факторов высотного градиента).

### ЛИТЕРАТУРА

1. К структурно-функциональным особенностям листьев древесных растений в насаждениях  
лесостепи / Л.М. Кавеленова, С.А. Розно, Ю.В. Киреева, Ю.В. Смирнов // Самарская Лука. 2007. Т.  
16, № 3 (21). С. 568–574.
2. Махнев А.К. О внутривидовой и географической изменчивости и морфогенезе листьев  
*Betula verrucosa* Ehrh. и *Betula pubescens* Ehrh. на Среднем Урале // Закономерности формообра-  
зования и дифференциации вида у древесных растений. Свердловск, 1969. С. 39–68.
3. Мигалина С.В., Иванова Л.А. Изменение размеров листьев *Betula pendula* и *B. pubescens*  
вдоль широтного градиента на Урале // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в  
начале XXI века. Ч. 1. Петрозаводск, 2008. С. 208–210.
4. Givnish T.J. Ecological aspects of plant morphology: leaf form in relation to environment // Ac-  
ta Biotheoretica. 1978. Vol. 27. P. 83–142.
5. Neuffer B. Leaf morphology in *Capsella* (Cruciferae): dependency on environments and biological  
parameters // Beitrage zur biologie der Pflanzen. 1989. Bd. 64, N 1. S. 39–54.
6. Хабиров А.Д., Абдулаева Д.М. Оценка роли высотного фактора в изменчивости листовых при-  
знаков генеративного побега *Trifolium pratense* в условиях Внутреннегорного Дагестана // Ботани-  
ческие сады в современном мире: теоретические и прикладные исследования: материалы Всерос.  
науч. конф. с междунар. участием, посвящ. 80-летию со дня рождения акад. Л.Н. Андреева / отв.  
ред. А.С. Демидов. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2011. С. 704–708.
7. Иваненко Б.И. Фенология древесных и кустарниковых пород. М., 1962. 184 с.
8. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. М.: Агропромиздат, 1985. 351 с.
9. Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высш. шк., 1980. 296 с.
10. Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере сем.  
*Pinaceae* на Урале). М.: Наука, 1973. 284 с.
11. Givnish T.J. Leaf and canopy adaptations in tropical forests // Physiological ecology of plants  
of the wet tropics / eds. E. Medina, H.A. Mooney, C. Vasquez-Yanes. Mexico, 1984. P. 51–84.

12. *Гамалей Ю.В., Шийреждамба Ц.* Структурные типы пустынных растений // Пустыни Заалтайской Гоби: характеристика растений-доминантов / ред. *Ю.В. Гамалей*. Л.: Наука, 1988. 216 с.

13. *Kozlowski T.T., Kramer P.J., Pallardy S.G.* The Physiological Ecology of Woody Plants. San Diego: Academic, 1991. 651 p.

14. Ecotype Adaptation and Acclimation of Leaf Traits to Rainfall in 29 Species of 16-Year-Old Eucalyptus at Two Common Gardens / *C.R. Warren, M. Dreyer, C.R. Warren, M. Tausz, M.A. Adams* // *Funct. Ecol.* 2006. Vol. 20. P. 929–940.

15. *Мигалина С.В., Иванова Л.А., Махнев А.К.* Размеры листа березы как индикатор ее продуктивности вдали от климатического оптимума // *Физиология растений*. 2009. Т. 56, № 6. С. 948–953.

*Поступила в редакцию 06.03.2015 г.  
Принята к печати 29.06.2015 г.*