

## Пластичность морфоструктуры побегов *Hedysarum austrosibiricum* В. Fedtsch (Fabaceae) в различных эколого-географических условиях

Е. В. ЖМУДЬ<sup>1</sup>, О. В. ДОРОГИНА<sup>1</sup>, А. А. АЧИМОВА<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Центральный сибирский ботанический сад СО РАН  
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101  
E-mail: elenazhmu@ngs.ru

<sup>2</sup> Алтайский филиал Центрального Сибирского ботанического сада СО РАН  
“Горно-Алтайский ботанический сад”  
649218, Республика Алтай, Шебалинский район, с. Камлак, урочище Чистый Луг

Статья поступила 13.06.2017

Принята к печати 23.10.2017

### АННОТАЦИЯ

Исследованы морфоструктурные особенности надземной части побеговой сферы у эндемичного для Сибири вида *Hedysarum austrosibiricum* В. Fedtsch в горных условиях Республик Алтай и Хакасия на высотном диапазоне 1200–2350 м над ур. м. У представителей вида выявлен комплекс адаптивных морфологических признаков к высокогорным условиям. Отмечена достоверная тенденция сокращения размеров листочков сложного листа и уменьшения числа соцветий на побеге, а также выявлена тенденция к достоверному увеличению продуктивности, что проявляется в увеличении диаметра каудекса и числа побегов у особей. К адаптивным особенностям можно отнести низкую степень взаимосвязи (корреляции) значений большинства изученных морфологических признаков, отражающих рост и развитие растений данного вида.

**Ключевые слова:** эндемичный вид *Hedysarum austrosibiricum*, изменчивость, морфологические признаки, высокогорные условия, бобовые растения.

Известно, что изменения морфологических признаков у растений входят в состав приспособительной нормы и всегда имеют физиологическое или экологическое значение [Шмальгаузен, 1968]. Экологически индуцированные изменения в меристеме влияют на развитие отдельных органов растений и могут привести к пластическим изменениям их архитектуры [Wu, Stettler, 1998; Huber et al., 1999]. Морфологическая пластичность органов

растений может отражать функциональные изменения [Dube, Morisset, 1996; Cordell et al., 1998; Zunzunegui et al., 2009]. Особи определенного вида растений, взятые из разных популяций, могут существенно отличаться по габитусу и морфоструктуре побегов. Дифференциация облика растений одного и того же вида, произрастающих в различных эколого-географических условиях, находящихся в пределах эколого-ценотического оптимума

или минимума, обусловлена пластичностью его морфологических параметров. Согласно исследованиям Ю. А. Злобина [1989], изменчивость и пластичность включают в себя защитную компоненту, которая состоит в адаптивных изменениях в структуре и росте особей, компенсирующих неблагоприятные воздействия среды. Пластичность – это обратимые адаптивные изменения средних значений параметров (структур и функций), характеризующих статус особей при смене условий обитания. Важнейший этап ее изучения – анализ варьирования средних значений морфологических параметров в ценопопуляциях у особей в меняющихся условиях среды. “Адаптивная пластичность позволяет растениям существовать в широком спектре экологических условий, влияет на модели эволюционного распространения популяций и, в конечном счете, видов. Ее проявление важно, так как позволяет отдельным генотипам успешно расти и размножаться в нескольких различных условиях среды” [Sultan, Spenser, 2002].

К числу наиболее пластичных органов относится лист растений, поскольку форма и размеры варьируют в широких пределах [Жученко, 2004]. В работах ряда авторов в качестве одного из ксероморфных признаков указываются, например, мелкие размеры листьев [Гамалей, 1988].

Изменения, которым подвергаются растения в горных условиях, затрагивают их основные функции. Главным фактором, ограничивающим рост растений в высокогорных местах обитания, является температурный режим окружающей среды, который оказывает важнейшее лимитирующее воздействие на их развитие, вызывает различные функциональные нарушения органов растений, физиологическую сухость и т. д. Для высокогорий характерен краткий вегетационный период и низкие ночные температуры [Трунова, 2007; Larcher et al., 2010; Гамалей, 2013].

*Hedysarum austrosibiricum* В. Fedtsch (Копеечник южносибирский) – эндемичный для Сибири вид, произрастающий в основном в высокогорном поясе юга Сибири. Растет на крупнотравных альпийских и мелкотравных субальпийских лугах, в травяных тундрах, ерниках, на каменистых россыпях и по берегам ручьев [Пленник, 1971; Курбатский,

1994]. Это длинностержнекорневой каудексовый многоглавый базисимподиальный травянистый поликарпик с монокарпическими побегами удлинённого типа. По данным А. В. Положий [1964], *H. austrosibiricum*, приуроченный к высокогорьям, является, вероятно, результатом дифференциации бореально-лесного вида *H. alpinum*, происшедшей в ледниковые эпохи плейстоцена, который более всего близок к предковым формам [Положий, 1964].

На протяжении большей части онтогенеза особи *H. austrosibiricum* существуют в виде единого компактного образования, что позволяет отнести их к группе моноцентрических биоморф [Сыева и др., 2008]. Размножение вида осуществляется только семенным путем. Выявлено, что в различных микроэкологических условиях Горного Алтая растения этого вида отзывчивы на хорошее увлажнение субстрата [Карнаухова, Сыева, 2002; Сыева и др., 2008]. *H. austrosibiricum* – перспективное лекарственное растение, так как в нем отмечается довольно высокое содержание флавоноидов (до 9,8 %) и других биологически активных веществ [Растительные ресурсы..., 2010; Высочина и др., 2011]. В природных популяциях изучен микроэлементный состав растений [Сыева и др., 2008]. Подвергается стравливанию, являясь кормовым растением [Ларин и др., 1951].

Преобладание экзогенной регуляции ритмики роста над эндогенной является фундаментальным приспособительным свойством растений, для которых характерен высокий уровень экологической приспособленности к вегетационному периоду, вследствие чего прохождение основных этапов мейоза приходится на благоприятный интервал периода вегетации [Шевелуха, 1980]. Это свойство особенно типично для растений, произрастающих в высокогорных условиях. По данным Г. В. Кузнецовой [1981], у особей *H. austrosibiricum* отмечено полное и качественно однородное состояние внутрипочечных генеративных органов, при котором в почках возобновления закрытого типа генеративный побег осенью развит до цветков со сформированными пыльцой и завязью, что способствует раннему прохождению всех фаз сезонного развития в кратчайшие сроки. Рост и развитие почек возобновления начинается в

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

период весеннего отрастания. Вследствие этого для особей вида характерно развитие одной весенне-летней генерации листьев, в результате чего отмечается сокращенное по срокам, дружное цветение и созревание семян [Кузнецова, 1981]. Г. В. Кузнецова и Р. Я. Пленник [1975] отмечают данный вид как экологически консервативный и наиболее специализированный к высокогорным местообитаниям. Тем не менее вопрос об изменениях морфоструктуры генеративных побегов у растений этого вида по мере увеличения абсолютной высоты их произрастания остается неясным.

Цель данной работы – выявление пластичных морфологических признаков, изменение которых позволяет растениям эндемичного для Сибири вида *Hedysarum austrosibiricum* адаптироваться к высокогорным условиям на территориях республик Алтай и Хакасия. В связи с этим, планируется оценить уровень изменчивости морфологических признаков растений этого вида при их произрастании на разной абсолютной высоте и выявить адаптивные признаки в различных эколого-географических условиях.

Исследование изменчивости морфологических признаков *Hedysarum austrosibiricum* проводили в 2009–2014 гг. в горных условиях в Республике Хакасии (РХ) и Республике Алтай (РА). Классификация поясов растительности приведена по работе В. П. Седельникова [1988] и Г. Н. Огуреевой [1980]. Эти регионы расположены в пределах системы гор Южной Сибири, которая является целостной областью по природным условиям, где сохраняются основные закономерности изменения климатических условий, возникающие при увеличении абсолютной высоты произрастания растений [Поликарпов и др., 1986]. Растения 10 ценопопуляций (ЦП) вида изучали в диапазоне абсолютных высот 1100 м. В качестве границы фактора там, где возможно, принята разница высот  $100 \pm 50$  м. В РА на высоте 1900 м над ур. м. исследовали около 30 % ЦП растений этого вида (табл. 1). Изучили 15 метрических и аллометрических морфологических признаков у особи и генеративного побега в живом состоянии. В качестве диаметра каудекса измеряли диаметр

Т а б л и ц а 1

### Характеристика местообитаний *Hedysarum austrosibiricum*

Номер п/п	Номер популяции, год сбора, район исследований	Высота над уровнем моря, экспозиция склона	Название местообитаний
1	3_09, 2009 г.; РА, Кош-Агачский р-н, окрестности с. Бельтир	2150 м, склон северо-западной экспозиции	Опушка паркового лиственничника
2	1_11, 2011 г.; РА, Шебалинский р-н, перевал Семинский	1900 м, склон юго-восточной экспозиции	Дриадовая тундра на опушке паркового кедрового леса
3	12_11, 2011 г.; РХ, Ширинский р-н, окрестности пос. Приисковский	1200 м, склон южной экспозиции	Опушка березняка с подростом кедра и пихты
4	13_11, 2011 г.; РХ, Ширинский р-н, окрестности пос. Приисковский	1300 м, склон юго-западной экспозиции	Курумник вдоль второго берега оз. Ивановского
5	2_12, 2012 г.; РА, Шебалинский р-н, перевал Семинский	1900 м; склон юго-западной экспозиции	Дриадовая тундра на опушке паркового кедрового леса
6	6_12, 2012 г.; РА, Кош-Агачский р-н, окрестности с. Кокоря	2350 м; склон северо-западной экспозиции	Зеленомошный лиственничник
7	5_13, 2013 г.; РА, Улаганский р-н, окрестности оз. Чойбеккель (1)	1900 м; склон юго-западной экспозиции	Альпийский луг на опушке кедрового леса
8	6_13, 2013 г.; РА, Улаганский р-н, окрестности оз. Чойбеккель (2)	2100 м, склон юго-восточной экспозиции	Альпийский луг в кедряче зеленомошном
9	7_13, 2013 г.; РА, Улаганский р-н, окрестности оз. Чойбеккель (3)	2200 м, склон юго-восточной экспозиции	Альпийский луг
10	3_14, 2014 г.; РА, Онгудайский р-н, окрестности с. Белый Бом	2300 м; заболоченное высокогорное плато	Альпийский луг с <i>Betula nana</i>

## РЕЗУЛЬТАТЫ

надземной части растений. Биометрические показатели особей обрабатывали классическими методами вариационной статистики и корреляционного анализа [Зайцев, 1984] с использованием пакета программ EXCEL. Статистическую значимость отличий средних значений признаков у растений в выборках из различных эколого-географических условий оценивали по непараметрическому  $U$ -критерию Вилкоксона – Манна – Уитни при  $p = 0,05$  (<http://medstatistic.ru/theory/mann.html>). Для графического представления результатов регрессионного анализа использовали программу STATISTICA 8.0. Пластичными считали признаки с наличием достоверной регрессии средних для ЦП значений признака по градиенту фактора абсолютной высоты. Достоверной считали регрессию при величине коэффициента  $R^2 \geq 0,1$ . На графиках представлена изменчивость средних значений признаков для каждой изученной ЦП с 95%-м доверительным интервалом и отражены линейные тренды. В обозначениях на шкале абсцисс приведена информация о порядковом номере ЦП, годе проведения исследований и высоте над уровнем моря, где изучены растения.

В РХ растения приурочены к горно-таежному поясу, где произрастали на опушке смешанного леса и курумнике на высотах 1200–1300 м над ур. м. (ЦП 12\_11 и 13\_11). В РА в пределах Юго-Восточного Алтая особи вида произрастали в степном и лесном поясах (ЦП 3\_09 и 6\_12), в Центральном Алтае – в пределах субальпийского пояса (см. табл. 1). Практически все изученные местообитания в РА характеризовались хорошо сформированным моховым покровом.

Общий вид зрелого генеративного растения несколько отличался в местообитаниях на разной абсолютной высоте, что показано на рис. 1, а, б. В различных эколого-географических условиях разница средней длины побегов у особей этого вида составляла не более чем трехкратную величину, диаметра каудекса – в 3,5 раза. В наибольшей степени из изученных метрических признаков изменялись средние для выборок значения длины соцветий на побегах, отличавшиеся в 7,6 раза. Разница среднего числа годичных вегетативных и генеративных побегов – 8 и 10 раз соответственно. Особи вида представ-



Рис. 1. Общий вид *Hedysarum austrosibiricum*: а – в Республике Хакасии (ЦП 12–11, высота 1200 м над ур. м.); б – в Республике Алтай (ЦП 6–13, 2100 м над ур. м.)

Средние для вида значения морфологических признаков *Hedysarum austrosibiricum* (n = 80–141, 2009–2014 гг.)

Признак	M	m	CV, %	min	max
Длина побегов, см	33,0	0,7	26,6	19,0	65,0
Диаметр каудекса, см	5,4	0,3	49,1	4,4	11,0
Длина листочков, см	1,77	0,05	28,00	0,80	4,90
Ширина листочков, см	0,73	0,02	29,30	0,40	1,80
Длина соцветий, см	6,6	0,3	46,9	2,3	17,5
Ширина соцветий, см	3,1	0,1	19,3	1,7	4,6
Число:					
метамеров побега	4,1	0,1	24,5	2,0	7,0
порядков ветвления	0,37	0,04	131,0	0,00	1,00
боковых побегов	0,5	0,1	155,7	0,0	4,0
листьев на побегах	5,3	0,1	17,9	3,0	8,0
побегов у особи	8,7	0,4	45,7	3,0	26,0
вегетативных	1,9	0,2	78,0	1,0	8,0
генеративных	6,8	0,4	47,2	2,0	20,0
соцветий на побеге	1,6	0,1	36,9	1,0	3,0
цветков в соцветиях	25,1	0,8	34,0	9,0	45,0
соотношение побегов	4,8	0,3	60,1	0,8	14,0

ляют собой компактные образования, с 1–3 соцветиями на небольшом числе практически неветвящихся или слабо ветвящихся побегов.

Метрические признаки у особей эндемичного *H. austrosibiricum* варьировали в широких пределах – от нормальных до аномальных значений. У особей этого вида признаки с нормальным варьированием (длина побегов, диаметр каудекса, размер листочков, ширина соцветий, число метамеров, листьев, соцветий и цветков в соцветиях) отличались в 2,7–5 раз. У значений признаков с большим варьированием (длина соцветий и соотношение числа генеративных и вегетативных побегов), кратность различий составила 7,6–17,5 раза (табл. 2).

Как правило, у каждого вида по отношению к различным экологическим факторам существуют свои пределы выносливости, или приспособительные градиенты. Для каждого вида “шкала изменчивости” оказывается специфичной и “чем шире амплитуда пластичности, тем совершеннее приспособляемость данного вида к различным комбинациям факторов внешней среды” [Жученко, 2004]. Это подтверждается проведенными исследованиями.

Ранее выявлены адаптивные морфологические признаки у *Astragalus mongholicus sensulato* Bunge, вида с широким высотным диапазоном, изученного в природных условиях на градиенте абсолютных высот от 500 до 2100 м в условиях горных лесостепных районов Южной Сибири [Жмудь, Дорогина, 2015]. *H. austrosibiricum* и *A. mongholicus* обладают сходством жизненной формы, так как *A. mongholicus* – также длиннопобеговый моноцентрический стержнекорневой поликарпик с системой надземных плагиотропных генеративных и вегетативных побегов. Однако габитус особей у этих двух изученных видов несколько отличается. По сравнению с *H. austrosibiricum*, растения *A. mongholicus* характеризуются большими параметрами длины побегов ( $61,9 \pm 1,4$  см), диаметра каудекса ( $15,8 \pm 0,6$  см), в 3 раза более высоким числом вегетативных побегов, в 4–5 раз большим количеством листьев и метамеров у побега ( $21,7 \pm 0,4$ ), а также более чем в 14 раз – боковых побегов. По числу генеративных побегов и соотношению числа генеративных и вегетативных побегов особи этих видов близки между собой. При сопоставлении варьирования выявлена более широкая амплитуда изменчивости изученных морфологических

признаков у особей *A. mongholicus*. Так, различия их крайних средних для выборки значений составили величину в 2–10 раз большую, чем отмечено для амплитуды изменчивости метрических признаков у особей *H. austrosibiricum*. Кратность крайних значений соотношения числа генеративных и вегетативных побегов у представителей этого вида на порядок выше, чем у эндемичного *H. austrosibiricum* [Жмудь, Дорогина, 2015]. Таким образом, выявлено, что исследованные особи *A. mongholicus* по мощности изученных морфометрических показателей превосходят особи *H. austrosibiricum*.

В исследование комплекса морфологических характеристик необходимо вовлечение корреляционных связей признаков. Нельзя не согласиться с точкой зрения о том, что “при наличии жестких связей отказ одного из элементов системы приводит к нарушениям работы всей системы. Жесткая связь между элементами может придать нестабильность системе в целом” [Жученко, 1990].

У растений *H. austrosibiricum* изменчивость изученных морфологических признаков взаимосвязана в основном в небольшой степени. Для большинства пар признаков характерно отсутствие значительных и сильных корреляционных связей. В умеренной степени ( $0,3 \leq r \leq 0,5$ ) коррелирует 18 пар признаков. Так, длина побегов положительно связана с размером листочков, числом метамеров, листьев на побегах, количеством сформированных соцветий и цветков. Диаметр каудекса положительно зависит от числа сформированных у особи побегов – в равной степени генеративных и вегетативных, и с длиной соцветий. На более длинных побегах формируются более длинные соцветия, и это происходит у растений с более высоким средним числом генеративных побегов. На побегах с более высоким числом метамеров формируется, соответственно, больше листьев и соцветий. У особей с более высоким числом генеративных побегов несколько выше облиственность и число цветков в соцветиях.

В значительной и сильной степени связаны между собой 3,8 % пар признаков (четыре из 105). Так, длина побегов положительно взаимосвязана с длиной соцветий ( $r = 0,56$ ), размеры листовых пластинок (длина листочков – ширина листочков сложного листа)

изменяются также согласованно ( $r = 0,53$ ). В пределах особи более высокая доля генеративных побегов обусловлена достоверно меньшим числом вегетативных ( $r = -0,56$ ). В большей степени связаны показатели числа порядков ветвления с формированием боковых побегов ( $r = 0,78$ ). Таким образом, для большинства морфометрических признаков изменчивость практически не взаимосвязана, рост и развитие отдельных метамерных структур побега рассогласованы, что придает системе побега определенную мобильность и, вероятно, оказывается полезным свойством при выживании особей этого эндемичного вида в условиях высокогорий.

Сравнение показало, что у *A. mongholicus* также существует определенная рассогласованность развития различных частей побега. Так, для особей этого вида значительная и сильная степень связи ( $r \geq 0,5$ ) отмечена только для двух пар признаков из 105 вариантов их сочетания: длина побегов у особей данного вида обусловлена числом метамеров, а соотношение числа генеративных и вегетативных побегов – развитием преимущественно генеративной сферы, так как они развиваются в меньшем числе. Таким образом, у представителей *A. mongholicus*, характеризующегося более широкой экологической амплитудой, по сравнению с *H. austrosibiricum*, наблюдается еще менее жесткая взаимосвязь в развитии структур побега, чем у копеечника южносибирского [Жмудь, Дорогина, 2015].

При увеличении абсолютной высоты произрастания в горах у особей *H. austrosibiricum* выявлено наличие достоверной тенденции изменения шести морфологических признаков. Проведение регрессионного анализа показало, что достоверная регрессия значений ( $R^2 \geq 0,1$ ) по грациям данного фактора отмечена для числа соцветий ( $R^2 = 0,13$ ), размера листочков (длины  $R^2 = 0,20$  и ширины  $R^2 = 0,11$ ), диаметра каудекса ( $R^2 = 0,21$ ) и числа побегов ( $R^2 = 0,16$ ), в том числе генеративных ( $R^2 = 0,14$ ) (рис. 2, а–г).

Так, при увеличении абсолютной высоты у растений *H. austrosibiricum* наблюдается миниатюризация, выявленная у трех изученных морфологических признаков. Отмечена достоверная тенденция сокращения размеров листочков сложного листа (см. рис. 2, а). Так,

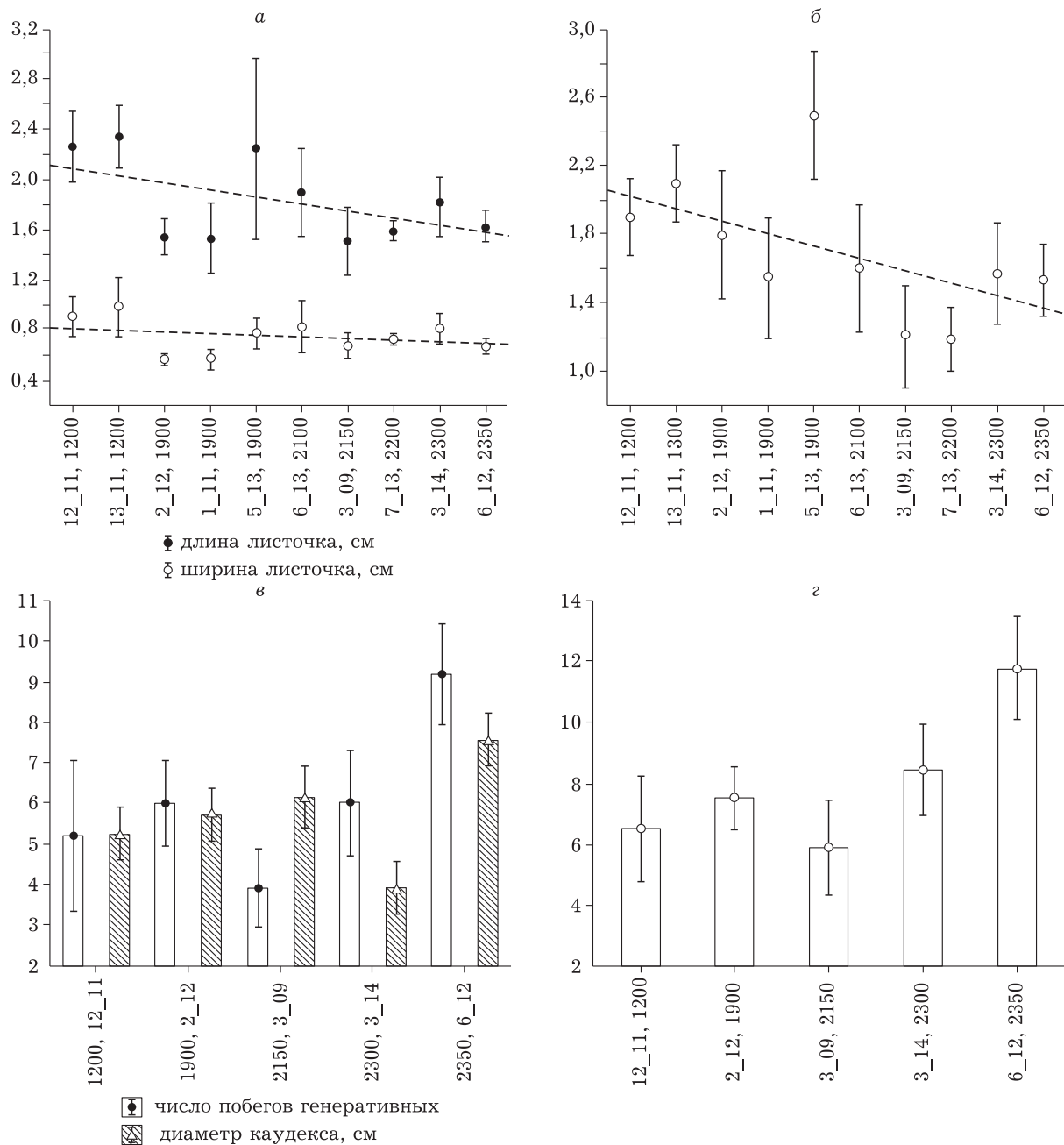


Рис. 2. Изменение средних значений пластичных морфологических признаков у растений *Hedysarum austrosibiricum*: а – размер листочков сложного листа (см); б – число соцветий; в – диаметр каудекса (см) и число генеративных побегов; г – число побегов в особях. По оси *x* – значения признака с 95%-м доверительным интервалом; по оси *y* – обозначения ЦП: местонахождение и номер ЦП, высота над уровнем моря, м

относительно более крупные размеры последних и большее число соцветий на побегах (2–3) характерны для особей в условиях горно-таежного пояса и на хорошо прогреваемой опушке кедрового леса склона юго-западной экспозиции (см. рис. 2, а, б). В условиях высокогорий также уменьшается чис-

ло соцветий на побегах, и у особей в этих условиях формируется не более двух соцветий (см. рис. 2, б). Эти изменения морфологических параметров, оцениваемые индексом пластичности со знаком “–”, в высокогорных условиях играют важную роль, способствуя сохранению необходимого минимума генера-

тивных органов для выживания особей и сохранения целостности популяций.

Обнаружено, что у полурозеточных видов семейства Fabaceae – астрагала южносибирского (*Astragalus austrosibiricus* Schischkin) и копеечника Гмелина (*Hedysarum gmelinii* Ledeb), в высокогорных условиях происходит только сокращение параметров морфоструктуры побега [Жмудь, 2012, 2014]. В отличие от этих видов, у *H. austrosibiricum* выявлено увеличение общего числа побегов, преимущественно за счет возрастания числа генеративных побегов, почти в 2 раза, и возрастание размера каудекса, диаметр которого у особей в высокогорьях увеличивается в 1,5 раза (см. рис. 2, в, г). Достоверное увеличение диаметра каудекса при увеличении абсолютной высоты произрастания обнаружено также у *A. mongholicus* [Жмудь, Дорогина, 2015].

Для значений большинства морфологических признаков у *H. austrosibiricum* не выявлено достоверной регрессии по отношению к увеличению абсолютной высоты произрастания. Эти признаки непластичны по отношению к данному фактору, но характеризуются высокой изменчивостью, что позволяет особям этого вида приспосабливаться к микроэкологическим условиям в локальных местообитаниях. Так, хакасским ЦП в пределах горно-таежного пояса (1\_11, 2\_11) свойственно развитие более высокорослых особей ( $44,2 \pm 2,5$  см) ( $p = 0,05$ ) с хорошо облиственными побегами ( $5,8 \pm 0,2$  шт.) ( $p = 0,05$ ). Среди алтайских ЦП наиболее крупным габитусом характеризовались особи из ЦП 5\_13, произраставшей на защищенной от холодных воздушных масс опушке леса на склоне юго-западной экспозиции (см. табл. 1). Ее особи отличались развитием максимального числа метамеров ( $5,2 \pm 0,3$  шт.) ( $p = 0,05$ ), цветков в соцветиях ( $33,4 \pm 3,0$  шт.) ( $p = 0,05$ ) и наличием боковых побегов ( $1,1 \pm 0,4$  шт.). По облиственности побегов ее представители близки с особями хакасских ЦП. Таким образом, выявлено, что в условиях горно-таежного пояса РХ и в одном из локальных местообитаний РА (Улаганский р-н на склоне юго-западной экспозиции на высоте 1900 м) сложились условия, относительно благоприятные для роста и развития растений *H. austrosibiricum*. В Кош-Агач-

ском р-не, в местообитании с наибольшей абсолютной высотой (отроги хр. Сайлюгем, 2350 м, ЦП № 6\_12), изучены особи вида с максимальными значениями диаметра каудекса ( $p = 0,05$ ), длины соцветий ( $p = 0,05$ ) и числа побегов ( $p = 0,05$ ) (см. рис. 2, в-д).

Минимальными размерами отличались представители ЦП 3\_09 (РА), произраставшие на затененном склоне северо-западной экспозиции (см. табл. 1). Они характеризовались минимальными параметрами некоторых морфологических признаков: длины побегов ( $23,1 \pm 1,1$  см), числа метамеров ( $3,3 \pm 0,2$ ), листьев ( $4,2 \pm 0,2$ ), побегов у особи ( $5,9 \pm 0,7$ , рис. 2, г) и соотношения числа генеративных и вегетативных побегов ( $2,5 \pm 0,5$ ) ( $p = 0,05$ ).

## ОБСУЖДЕНИЕ

Вертикальный градиент климатических условий в горах Южной Сибири представляет собой уникальную природную модель для исследования изменчивости растений на относительно небольшой территории, так как в пределах данной горной системы сохраняются закономерности изменения климата [Поликарпов и др., 1986]. Снижение интенсивности фотосинтеза и разреженная атмосфера создают предпосылки для повышенного испарения с поверхности растений и субстрата, что, наряду с физиологической сухостью, определяет периодический недостаток влаги, даже в гумидных горных системах [Волков, 2008]. Площадь листовой поверхности у многих видов растений уменьшается с увеличением абсолютной высоты, так как подвержена сильной фенотипической пластичности [Scheepens et al., 2010]. Суровые условия высокогорий лимитируют прирост биомассы, что приводит к тенденции миниатюризации растений, являющейся пассивной реакцией растений на сложные условия и обеспечивающей их обитание в более комфортных условиях “высокогорного герпетобия” (приземного слоя воздуха) [Волков, 2008]. У многолетних растений с моноциклическими побегами при переселении в условия Заполярья Б. Н. Головкин [1973] также отмечал изменения в соотношении числа генеративных и вегетативных побегов в сторону увеличения побегов с неполным циклом развития.



Как правило, для растений, обитающих в высокогорьях, характерно торможение роста осевых органов и укорочение годичных побегов. Их куртины формируют укороченные побеги разного возраста, что считается специфическим ответом на общую низкую температуру обитания, постоянно блокирующую транспортные и ростовые процессы растений, и на резкие перепады температуры в течение суток [Гамалей, 2004, 2013].

По мнению S. E. Sultan [2003], кроме миниатюризации, к числу адаптивных приспособлений у некоторых видов растений в плохих условиях роста относится возможное увеличение пропорционального распределения ресурсов к органам размножения для поддержания определенного уровня репродуктивного выхода, несмотря на сокращение общей биомассы. Таким образом, различия между таксонами в формах пластичности развития могут оказаться важным аспектом адаптивного разнообразия, способствующего их экологической узости или широте [Sultan, 2003].

Проведенное сравнение показывает, что у изученных длинопобеговых видов, относящихся к разным таксонам, – эндемичного *H. austrosibiricum* и *A. mongholicus*, вида с широким высотным диапазоном, существуют общие приспособительные черты к высокогорным условиям. У особей этих видов при увеличении абсолютной высоты произрастания миниатюризация проявляется в сокращении длины листочков и уменьшении числа соцветий на генеративных побегах. К общим адаптивным чертам можно отнести низкую степень взаимосвязи (корреляции) значений большинства изученных морфологических признаков, отражающих рост и развитие побега. Кроме того, общей приспособительной чертой к комплексу горных условий у представителей этих видов является относительная независимость изменчивости числа листочков на побеге от фактора увеличения абсолютной высоты произрастания особей ( $R^2 = 0,08$  у *A. mongholicus* и  $R^2 = 0$  – у *H. austrosibiricum*). Кроме сокращения некоторых морфометрических параметров (длины листочков и числа соцветий), у данных изученных видов в высокогорьях выявлено достоверное повышение продуктивности, что проявилось в увеличении диаметра каудекса и числа побегов у особей.

Различие между этим видами в приспособительных чертах заключается в том, что у представителей *A. mongholicus* сокращение длины листовых пластинок в высокогорных условиях компенсируется развитием большего числа вегетативных побегов у особей (в среднем от  $3,5 \pm 0,3$  на высоте 500 м над ур. м. до  $20,1 \pm 2,8$  на высоте 2100 м над ур. м. соответственно;  $R^2 = 0,31$ ). У особей *H. austrosibiricum* эта компенсация достигается еще более эффективно, за счет развития в условиях горно-степного пояса почти вдвое большего числа генеративных побегов (в среднем от  $5,2 \pm 0,8$  на высоте 1200 м над ур. м. до  $9,2 \pm 0,6$  на высоте 2300 м над ур. м.). Таким образом, у *H. austrosibiricum* в условиях высокогорий, при полной дифференцированности генеративной сферы в почках возобновления с осени предыдущего года, энергетически более выгодным и более быстрым по реализации вариантом является развитие побега с одним – двумя соцветиями. При этом у особей происходит увеличение числа генеративных побегов, в отличие от *A. mongholicus*, вида с более широким высотным диапазоном, у которого в условиях высокогорий увеличивается число вегетативных побегов.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

*H. austrosibiricum* – эндемик с узким экологическим диапазоном, но амплитуда варьирования морфологических признаков у него широка и укладывается в рамки от нормальной (размеры листочков, побегов, каудекса, число побегов у особи, листьев, соцветий и цветков) до аномальной (число побегов вегетативных у особи и обогащения на годичных).

Развитие изученных элементов морфоструктуры побега практически не взаимосвязано, что способствует их более независимой изменчивости и является одной из важных приспособительных особенностей вида в высокогорных условиях.

У особей *H. austrosibiricum* отмечена определенная морфоструктурная трансформация особей при увеличении высоты произрастания, выражающаяся в миниатюризации, которая в горных условиях проявляется в изменениях пластичных морфологических признаков – сокращении размеров листочков

сложного листа на генеративном побеге и уменьшении числа соцветий на побеге при сохранении других ростовых характеристик.

Снижение фотосинтезирующей поверхности в этих условиях приводит к увеличению числа побегов у особей. Выявлено, что в условиях высокогорий потенциал растений эндемичного вида *H. austrosibiricum* реализуется посредством дифференциации большего числа генеративных побегов особи и формирования большего по диаметру каудекса.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Волков И. В. Биоморфологические адаптации высокогорных растений: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 2008. 32 с.
- Высочина Г. И., Кукушкина Т. А., Карнаухова Н. А., Селютина И. Ю. Флавоноиды дикорастущих и интродуцированных растений некоторых видов рода *Hedysarum* L. // Химия в интересах устойчивого развития. 2011. Т. 19, № 4. С. 365–371.
- Гамалей Ю. В. Транспортная система сосудистых растений. СПб., 2004. 422 с.
- Гамалей Ю. В. Происхождение и миграция криофлор // Ботан. журн. 2013. Т. 98, № 8. С. 937–956.
- Гамалей Ю. В. Структура растений Заалтайской Гоби // Пустыни Заалтайской Гоби / под ред. Ю. В. Гамалея, П. Д. Гунина, Р. В. Камелина, Н. Н. Слемаева. Л., 1988. С. 44–107.
- Головкин Б. Н. Переселение травянистых многолетников на Полярный Север. Эколого-морфологический анализ. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1973. 68 с.
- Жмудь Е. В. Изменчивость морфологических признаков *Astragalus austrosibiricus* (Fabaceae) в Горном Алтае // Растительный мир Азиатской России. 2012. № 2 (10). С. 49–55.
- Жмудь Е. В. Экологическая пластичность *Hedysarum gmelinii* (Fabaceae) в Горном Алтае и Хакасии // Вестн. Том. гос. пед. ун-та. 2014. Вып. 11 (152). С. 220–226.
- Жмудь Е. В., Дорогина О. В. Экологическая пластичность *Astragalus mongholicus* (Fabaceae) в горах Южной Сибири // Сиб. экол. журн. 2015. № 3. С. 431–438 [Zhmod E. V., Dorogina O. V. Ecological plasticity of *Astragalus mongholicus* plants (Fabaceae) in the mountains of Southern Siberia // Contemporary Problems of Ecology. 2015. Vol. 8, N 3. P. 351–357].
- Жученко А. А. Адаптивное растениеводство (эколого-генетические основы) Кишинев: Штиинца, 1990. 431 с.
- Жученко А. А. Экологическая генетика культурных растений и проблемы агросферы (теория и практика): в 2-х т. М.: ООО "Изд-во Агрорус", 2004. Т. 1. 690 с.
- Зайцев Г. Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М.: Наука, 1984. 424 с.
- Злобин Ю. А. Принципы и методы изучения ценоотических популяций растений. Казань: Изд-во Казан. гос. ун-та, 1989. 140 с.
- Карнаухова Н. А., Сыева С. Я. Онтогенез и возрастная структура ценопопуляций *Hedysarum austrosibiricum* В. Fedtsch. в Горном Алтае и Хакасии // Растит. рес. 2002. Т. 38, вып. 3. С. 10–19.
- Кузнецова Г. В. Биология почек возобновления *Astragalus* L., *Oxytropis* D.C., *Hedysarum* L. Юго-Восточного Алтая // Ресурсы и интродукция полезных растений Сибири / отв. ред. К. А. Соболевская. Новосибирск, Наука. Сиб. отд-ние. 1981. С. 70–87.
- Кузнецова Г. В., Пленник Р. Я. Ритм развития и продуктивность видов рода Копеечник – *Hedysarum* L. в Юго-Восточном Алтае // Ритмы развития и продуктивность полезных растений сибирской флоры (отд. оттиск) / отв. ред. К. А. Соболевская. Новосибирск. Наука. Сиб. отд-ние, 1975.
- Курбатский В. И. / Флора Сибири. Т. 9: Fabaceae (Leguminosae). Новосибирск: Сиб. изд. фирма "Наука", 1994. С. 153–166.
- Ларин И. В. Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР. М.; Л. 1951. 947 с.
- Огуреева Г. Н. Ботаническая география Алтая. М.: Наука, 1980. 187 с.
- Пленник Р. Я. Эколого-географическая приуроченность и коррелятивная сопряженность анатомо-морфологических структур различных органов бобовых Юго-Восточного Алтая (роды *Astragalus* L., *Oxytropis* DC., *Hedysarum* L.) // Растительные богатства Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1971. С. 47–58.
- Поликарпов Н. П., Чебакова Н. М., Назимова Д. И. Климат и горные леса Южной Сибири. Новосибирск: Наука, 1986. 224 с.
- Положий А. В. Реликтовые и эндемичные виды бобовых во флоре средней Сибири в аспекте ее послетретичной истории. Новосибирск: Изд-во СО АН СССР. Сер. биол.-мед. наук. 1964. Вып. 1, № 4. С. 3–11.
- Растительные ресурсы России: Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. Т. 3: Семейства Fabaceae – Ариасеae. СПб.; М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2010. 601 с.
- Седелников В. П. Высокогорная растительность Алтае-Саянской горной области. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние. 1988. 223 с.
- Сыева С. Я., Карнаухова Н. А., Дорогина О. В. Копеечники Горного Алтая. Горно-Алтайск, 2008. 184 с.
- Трунова Т. И. Растение и низкотемпературный стресс // Тимирязевские чтения. М.: Наука, 2007. Т. 64. 54 с.
- Шевелуха В. С. Периодичность роста сельскохозяйственных растений и пути ее регулирования. М.: Колос, 1980. 454 с.
- Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора). М.: Наука, 1968. 445 с.
- Cordell S., Goldstein G., Mueller-Dombois D., Webb D., Vitousek P. M. Physiological and morphological variation in *Metrosideros polymorpha*, a dominant Hawaiian tree species, along an altitudinal gradient: the role of phenotypic plasticity // Oecologia. 1998. Vol. 113. P. 188–196.
- Dube M., Morisset P. La plasticité phenotypique des caracteres anatomiques foliaires chez le *Festuca rubra* L. (Poaceae) // Can. Journ. Botan. 1996. Vol. 74. P. 1708–1718.
- Huber H., Lukacs S., Watson M. A. Spatial structure of stoloniferous herbs: an interplay between structural

- blue-print, ontogeny and phenotypic plasticity // *Plant Ecol.* 1999. Vol. 141. P. 107–115.
- Larcher W., Kainmuller C., Wagner J. Survival types of high mountain plants under extreme temperatures // *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants.* 2010. Vol. 205, N 1. P. 3–18.
- Scheepens J. F., Frei E. S., Stocklin J. Genotypic and environmental variation in specific leaf area in a widespread Alpine plant after transplantation to different altitudes // *Oecologia.* 2010. Vol. 164, N 1. P. 141–150.
- Sultan S. E., Spenser H. G. Metapopulation structure favors plasticity over local adaptation // *Am. Nat.* 2002. Vol. 160. P. 271–283.
- Sultan S. E. Phenotypic plasticity in plants: a case study in ecological development // *Evolution & Development.* 2003. Vol. 5, N 1. P. 25–33.
- U-Критерий Вилкоксона – Манна – Уитни. URL: <http://medstatistic.ru/theory/mann.html>; дата обращения 03. 2017 г.
- Wu R., Stettler R. F. Quantitative genetics of growth and development in *Populus*. III. Phenotypic plasticity of crown structure and function // *Heredity.* 1998. Vol. 81. P. 299–310.
- Zunzunegui M. F., Ain-Lhout M., Barradas C. D., Alvarez-Cansino L., Esquivias M. P., Garcia N. F. Physiological, morphological and allocation plasticity of a semi-deciduous shrub // *Acta Oecologica.* 2009. Vol. 35, N 3. P. 370–379.

## **Morphological Plasticity of *Hedysarum austrosibiricum* B. Fedtsch (Fabaceae) Shoots in Different Ecological and Geographic Conditions**

E. V. ZHMUD<sup>1</sup>, O. V. DOROGINA<sup>1</sup>, A. A. ACHIMOVA<sup>2</sup>

<sup>1</sup> *Central Siberian Botanical Garden, SB RAS  
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101  
E-mail: elenazhmu@ngs.ru*

<sup>2</sup> *Gorno-Altaysky Botanical Garden, Branch of Central Siberian Botanical Garden, SB RAS  
649218, the Altai Republic, Shebalino Region, Kamlack village, Chisty lug*

Morphostructural features of the aerial part of the shoots of the endemic to Siberia species *Hedysarum austrosibiricum* B. Fedtsch in the mountain conditions of the Altai and Khakasiya Republics at the altitude range of 1200–2350 m above sea level were studied. A complex of adaptive morphological characters to high-mountain conditions in representatives of the species was revealed. A significant tendency to reduce the size of leaflets of compound leaves and reduce the number of inflorescences on the shoot was noted. A tendency to a significant increase in productivity which showed itself in increase of diameter of the caudex and the number of shoots in individuals was revealed. The low degree of correlation between the values of most of studied morphological features reflecting the growth and development of individuals may be assigned to the adaptive features of the species.

**Key words:** endemic species *Hedysarum austrosibiricum*, variability, morphological features, high-mountain conditions, leguminous plants.