

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

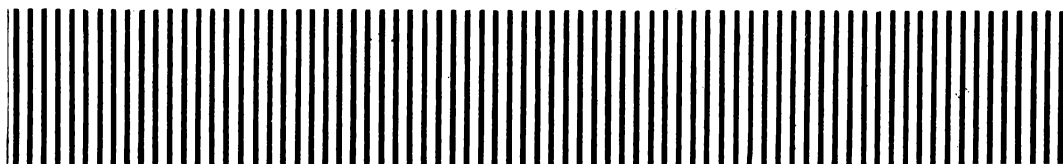
ЭКОЛОГИЯ

4

ИЮЛЬ — АВГУСТ

1982

Издательство «Наука»



УДК 581.15; 582.736

**ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННАЯ И МЕЖПОПУЛЯЦИОННАЯ
ИЗМЕНЧИВОСТЬ УРАЛЬСКИХ
ЭНДЕМИЧНЫХ АСТРАГАЛОВ**

П. Л. Горчаковский, В. Н. Зуева

Изучена амплитуда внутривидовой и межвидовой изменчивости основных признаков вегетативных и генеративных органов четырех эндемичных уральских видов астрагалов в зависимости от условий среды.

Во флоре горных степей и скалистых обнажений Урала содержится ряд эндемичных видов (Горчаковский, 1969), в том числе несколько представителей рода *Astragalus* L. Уральские эндемичные астрагалы изучены недостаточно, их ранее опубликованные диагнозы (Гончаров, 1946; Борисова, 1950; Белковская, 1978) очень кратки и не отражают амплитуду варьирования отдельных признаков. Эти виды встречаются

редко, существуют в виде небольших изолированных популяций, поэтому они могут служить удобным объектом для изучения внутрипопуляционной и межпопуляционной изменчивости.

Цель настоящего исследования — уточнить морфологическую характеристику эндемичных уральских астрагалов, проследить изменчивость основных признаков вегетативных и генеративных органов с учетом их географического варьирования, выявить таксономическую значимость отдельных морфологических признаков.

Объектами исследования избраны четыре вида: *Astragalus karelinianus* M. Pop., *A. helmii* Fisch. s. l., *A. clerceanus* Iljin et Krasch., *A. kungurensis* Boriss. Данные об их экологических особенностях и распространении приведены в работе П. Л. Горчаковского (1969). Все изученные виды — полукустарнички, произрастающие на скалистом и каменистом субстрате. Астрагалы карелинский и Гельма (*A. karelinianus* и *A. helmii*) связаны преимущественно с каменистыми степями, но в северной части их ареала встречаются на обнажениях известняка. Астрагал клеровский (*A. clerceanus*) связан преимущественно с обнажениями гранита. Астрагал кунгурский (*A. kungurensis*) — узколокальный эндемик, известный только из одного местонахождения на обнажениях гипса по р. Сылве.

Основной материал был собран в естественных местообитаниях в пределах Уральской горной страны в трех ботанико-географических зонах: бореально-лесной (таежной), лесостепной и степной. Для изучения изменчивости в местонахождениях эндемичных астрагалов были заложены 11 пробных площадей размером по 100 м². На каждой пробной площади отбирали со средневозрастных особей изучаемого вида годичные побеги, на которых производили измерения по 12 признакам листа, 14 признакам цветка, 11 признакам плодов и семян. Образцы годичных побегов для исследования брали в период цветения и плодоношения. Результаты измерений обработаны с применением методов вариационной статистики.

Для выявления и показа различий между популяциями использовался графический метод (Jentys-Szaferowa, 1959; Mizianty, 1978). На графиках сравнительной единицей измерения служит прямая вертикальная линия, обозначенная цифрой 1. Это средняя арифметическая величина признака, полученная в результате замеров у всей совокупности выборок. Цифры на горизонтальной линии означают десятые части этой единицы измерений: слева — 0,7, 0,8, 0,9, справа — 1,1, 1,2, 1,3 и т. д. Точки, характеризующие значение признаков данной популяции, соединяются прямыми линиями. Отношение полученных кривых линий показывает отношение характеристик данной популяции к средним значениям соответствующих признаков, высчитанных для всей совокупности популяций. На циклограммах показаны различия популяций по восьми наиболее важным и изменчивым признакам. Для построения циклограмм значения отдельных признаков наносятся на радиальные линии, разделенные на отрезки, соответствующие значениям признака в нарастающем порядке от центра к периферии. Конкретные значения признаков наносятся точками, которые соединяются прямыми линиями.

Уровни изменчивости оценивали по величине коэффициента вариации в соответствии со следующей шкалой: <7% — очень низкий, 8—15% — низкий, 16—25% — средний, 26—35% — повышенный, 36—50% — высокий, >50% — очень высокий (Мамаев, 1978).

Образцы для биометрических исследований взяты в следующих пунктах: по астрагалу карелинскому — на Вишневых горах (сопка Еремиха, гора Каравай) и горе Егозе в Челябинской области, у с. Верхнее Биккузино в Башкирской АССР; по астрагалу Гельма — на Говорливом Камне по р. Вишере, Дырватом Камне по р. Чусовой в Пермской области, на горе Куш-Тау близ г. Стерлитамака в Башкирской АССР и на горе Поперечной в Губерлинских горах Оренбургской области; по астрагалу клеровскому — в окрестностях г. Свердловска близ станции Северка на горе Медвежье, на скалах Чертово Городище и Палкинских каменных палатках; по астрагалу кунгурскому — в единственном известном местонахождении этого вида на горе Подкаменной по р. Сылве в окрестностях г. Кунгура Пермской области. Кроме того, по некоторым видам для сравнения были исследованы растения, выращенные в Ботаническом саду УНЦ АН СССР в г. Свердловске.

Внутрипопуляционная изменчивость четырех изученных видов (табл. 1, 2, 3) по признакам листа характеризуются в основном средним и повышенным уровнем, по признакам цветка — слабым, реже средним, по признакам плода — слабым, средним, повышенным, реже высоким. Изменчивость цветка ниже изменчивости листа и плода, что объясняется, по-видимому, сопряженностью основных параметров цветка с размерами тела насекомых-опылителей. Размах изменчивости относительных признаков в большинстве случаев выше размаха изменчивости абсолютных. Наиболее стабильны следующие морфологические признаки: по листу — общая длина листа, длина пластинки, число пар листочков,

длина и ширина пластинки; по цветку — общая длина флага, крыла и лодочки, по плодам — длина и ширина плода, ширина семени.

Таблица 1

Внутрипопуляционная изменчивость морфологических признаков* листа астрагалов (пределы коэффициентов вариации C_v в разных популяциях), %

Признак	А. карелинский	А. Гельма	А. клеровский	А. кунгурский
<i>l</i> листа	12 — 29	16 — 21	11 — 28	16
<i>l</i> пластинки	14 — 26	22 — 26	14 — 28	22
<i>l</i> черешка	26 — 33	13 — 23	8 — 50	18
<i>l</i> пластинки.....	29 — 35	20 — 32	47 — 66	30
<i>l</i> черешка	10 — 30	14 — 28	6 — 36	15
<i>b</i> черешка	13 — 18	17 — 24	11 — 19	16
<i>n</i> пар листочков	14 — 27	23 — 34	14 — 21	12
<i>l</i> листочка	8 — 32	19 — 26	11 — 28	10
<i>b</i> листочка	12 — 34	17 — 30	16 — 54	10
<i>l</i> листочка.....	7 — 30	22 — 35	12 — 43	—
<i>b</i> листочка	—	11 — 37	—	—
<i>l</i> прилистника.....	—	15 — 41	—	—
<i>l</i> волоска	—	—	—	—
<i>n</i> волосков	—	—	—	—

* В табл. 1—3: *l* — длина, *b* — ширина *c* — толщина, *n* — число.

Межпопуляционную изменчивость морфологических признаков изученных видов характеризуют рис. 1—6. Как видно, у всех видов по признакам листа и плодов различия между популяциями более существенны, чем по признакам цветка. Сопоставление полученных данных по

Таблица 2

Внутрипопуляционная изменчивость морфологических признаков цветка астрагалов (пределы C_v в разных популяциях), %

Признак	А. карелинский	А. Гельма	А. клеровский	А. кунгурский
Флаг				
<i>l</i> пластинки	11 — 12	5 — 16	9 — 13	5
<i>l</i> ноготка	11 — 15	11 — 23	10 — 17	17
<i>l</i> общая	7 — 9	3 — 9	8 — 10	5
<i>l</i> пластинки.....	13 — 42	16 — 38	15 — 24	53
<i>l</i> ноготка				
Крыло				
<i>l</i> пластинки	5 — 11	7 — 23	5 — 11	8
<i>l</i> ноготка	4 — 10	5 — 16	15 — 35	7
<i>l</i> общая	4 — 9	4 — 13	5 — 17	4
<i>l</i> пластинки.....	7 — 14	11 — 30	8 — 15	11
<i>l</i> ноготка				
Лодочка				
<i>l</i> пластинки	3 — 9	5 — 13	9 — 12	8
<i>l</i> ноготка	7 — 14	5 — 11	5 — 17	11
<i>l</i> общая	5 — 7	2 — 6	2 — 7	8
<i>l</i> пластинки	7 — 16	5 — 28	13 — 20	11
<i>l</i> ноготка				
Чашечка				
<i>l</i> общая	6 — 12	5 — 13	7 — 11	6
<i>l</i> трубочки	2 — 12	5 — 12	8 — 10	8

отдельным видам астрагала показывает, что межпопуляционные различия признаков листа менее велики у астрагала карелинского, но более значительны у астрагалов Гельма и клеровского.

Относительные признаки имеют в некоторых случаях меньший размах изменчивости, чем абсолютные, а в других случаях — больший.

Количественные показатели (число семян, число семяпочек, число волосков на 1 мм²) подвержены большому варьированию, чем линейные (длина, ширина плода и т. п.).

Таблица 3

Внутрипопуляционная изменчивость морфологических признаков плода астрагалов (пределы C_v в разных популяциях), %

Признак	А. карелинский	А. Гельма	А. клеровский	А. кунгурский
<i>l</i> плода	9 — 16	10 — 17	13 — 16	12
<i>b</i> плода	8 — 14	14 — 22	5 — 12	17
<i>l</i> носика	22 — 27	15 — 22	16 — 32	17
<i>n</i> семян	13 — 49	43 — 56	29 — 44	32
<i>n</i> семяпочек	12 — 31	13 — 38	11 — 20	20
<i>c</i> плода	10 — 15	14 — 19	3 — 17	11
<i>l</i> волоска	—	13 — 25	—	—
<i>n</i> волосков	—	18 — 40	—	—
<i>l</i> семени	7 — 12	8 — 15	5 — 42	6
<i>b</i> семени	5 — 9	2 — 12	2 — 9	2
<i>c</i> семени	13 — 15	15 — 22	2 — 30	12

Наиболее стабильны у всех видов астрагала следующие признаки: отношение длины листочка к его ширине, общая длина флага, общая длина крыла, отношение длины пластинки крыла к длине его ноготка,

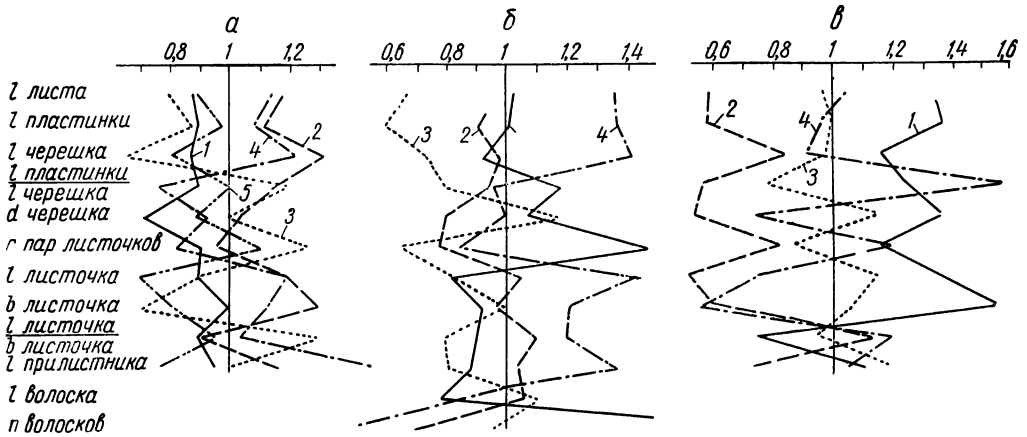


Рис. 1. Межпопуляционная изменчивость признаков листа эндемичных астрагалов (*l* — длина, *b* — ширина, *n* — число).

Виды и ценопопуляции: а — астрагал карелинский (1 — Каравай, 2 — Еремиха, 3 — Биккузино, 4 — Егоза, 5 — Ботанический сад); б — астрагал Гельма (1 — Стерлитамак, 2 — Говорливый Камень, 3 — Губерля, 4 — Дыроватый Камень); в — астрагал клеровский (1 — Чертово Городище, 2 — Палкино, 3 — Северка, 4 — Ботанический сад).

общая длина лодочки, отношение длины пластинки лодочки к длине ее ноготка.

У астрагала карелинского популяции «Еремиха» и «Егоза», находящиеся друг от друга на расстоянии 30 км, довольно сходны друг с другом, выделяются большей длиной листьев и листочков, а также большей шириной листочков. По этим же признакам наблюдается значительное сходство между популяциями «Каравай» и «Биккузино», разделенные расстоянием порядка 420 км. По данным признакам отмечены существенные различия между территориально очень близкими популяциями «Каравай» и «Еремиха» (расстояние между ними 8 км). Эти различия объясняются тем, что популяция «Каравай» подвержена очень значительным антропогенным нагрузкам, в то время как популяция «Еремиха» в последнее время антропогенных нагрузок почти не испытывала. Меньшие размеры листьев, цветков и плодов астрагала каре-

линского в культуре, по-видимому, объясняются тем, что почвенно-грунтовые условия его выращивания в Ботаническом саду были неблагоприятными.

Различия между отдельными популяциями астрагала Гельма по основным морфологическим признакам вегетативных и генеративных

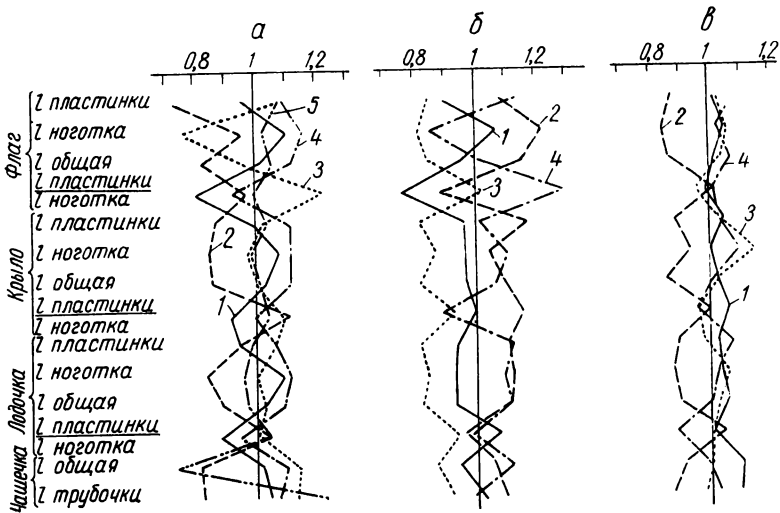


Рис. 2. Межпопуляционная изменчивость признаков цветка эндемичных астрагалов.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

органов особенно ясно выступают на циклограмме (рис. 5). Выделяются две группы популяций: с одной стороны, южноуральские («Губерля», «Куш-Тау»), с другой стороны — популяции со Среднего и Север-

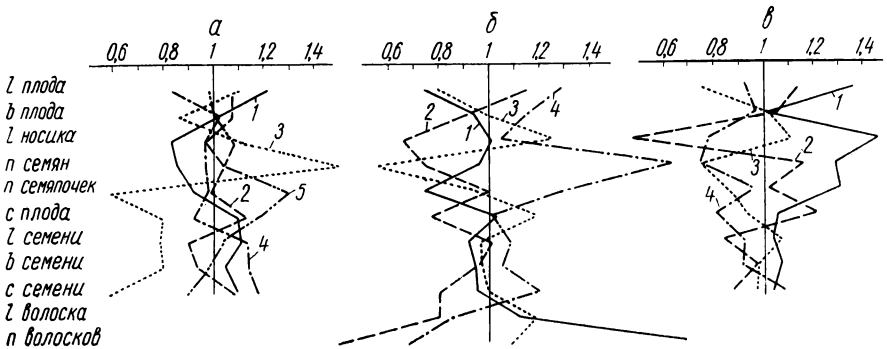


Рис. 3. Межпопуляционная изменчивость признаков плода эндемичных астрагалов (с — толщина, остальные обозначения как на рис. 1).

ного Урала («Дыроватый Камень» и «Говорливый Камень»). Северные популяции резко отличаются от южноуральских по целому комплексу признаков: большей длиной листочков, более слабым опушением листьев и плодов, большей длиной флага, крыла, лодочки и чашечки, более крупными плодами.

В середине прошлого века К. Мейер по сборам экспедиции Э. К. Гофмана с реки Вишеры описал особый вид астрагал пермский (*Astragalus permianensis* С. А. Mey ex Rupr.). Диагноз этого вида был опубликован в работе Ф. И. Рупрехта (1856). С. И. Коржинский (Korshinsky, 1898) растения с реки Вишеры отнес к разновидности астрагала

Гельма (var. *permensis* (С. А. Мей) Korsh.). При обработке рода *Astragalus* для «Флоры СССР» Н. Ф. Гончаров не признал существование ни самостоятельного вида астрагала пермского, ни пермского подвида астрагала Гельма. Однако наши исследования выявляют резкие различия между популяциями с рек Вишеры и Чусовой, с одной стороны, и популяциями с Южного Урала, с другой.

Кариологические исследования, проведенные Н. Б. Вернигор, показали, что особи *Astragalus helmii* s. l. с Южного Урала характеризуются

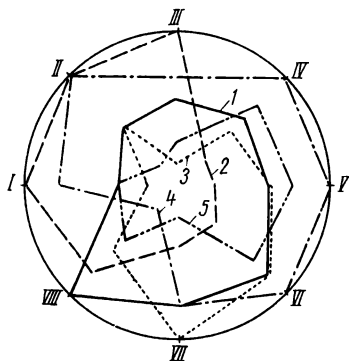


Рис. 4. Основные морфологические различия ценопопуляций астрагала карелинского.

I — l листа, II — l листочка, III — b листочка, IV — l флага, V — l крыла, VI — l лодочки, VII — l чашечки, VIII — l плода; 1—5 — ценопопуляции: 1 — Каравай, 2 — Еремиха, 3 — Биккузино, 4 — Егоза, 5 — Ботанический сад.

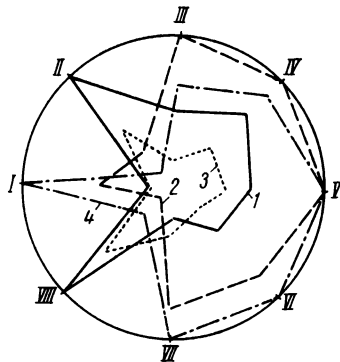


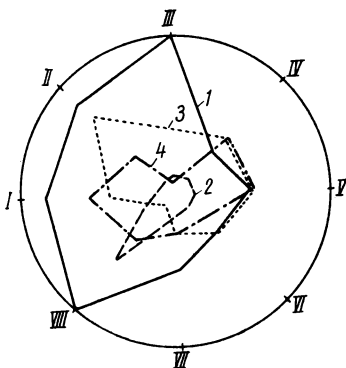
Рис. 5. Основные морфологические различия ценопопуляций астрагала Гельма.

I — l листочка, II — l листа, III — l флага, IV — l крыла, V — l лодочки, VI — l чашечки, VII — l плода, VIII — опушение плода (число волосков); 1—4 — ценопопуляции: 1 — Куш-Тау, 2 — Говорливый Камень, 3 — Губерля, 4 — Дыроватый Камень.

хромосомным числом $2n = 16$, а особи с рек Вишеры и Чусовой представлены тетраплоидными растениями ($2n = 64$). Все это, наряду с морфологическими различиями, свидетельствует о правомерности отнесе-

Рис. 6. Основные морфологические различия ценопопуляций астрагала клеровского.

I — l листа, II — l листочка, III — b листочка, IV — l флага, V — l крыла, VI — l лодочки, VII — l чашечки, VIII — l плода; 1—4 — ценопопуляции: 1 — Чертово Городище, 2 — Северка, 3 — Палкино, 4 — Ботанический сад.



ния популяций с рек Вишеры и Чусовой к особому виду *A. permensis* С. А. Мей.

У астрагала клеровского существенные различия наблюдаются между популяциями «Северка» и «Чертово Городище». У растений первой популяции листья короче, листочки мельче, черешок тоньше, в то время как во второй длина и ширина листьев и листочков выше, черешок толще, чашечка и плод длиннее. Палкинская популяция занимает между ними промежуточное положение по комплексу признаков листа. Особи из Ботанического сада по некоторым признакам приближаются к осо-

бям из популяции «Чертово Городище», по другим — к особям из популяции «Северка»; по некоторым признакам они занимают промежуточное положение.

Проведенное исследование дало возможность получить для уральских эндемичных астрагалов значительно более полное представление о реальных параметрах и изменчивости их морфологических признаков, чем это ранее приводилось в литературных источниках.

ВЫВОДЫ

1. У всех изученных астрагалов уровень изменчивости признаков листа значительно превосходит уровень изменчивости цветка и несколько превышает уровень изменчивости линейных параметров плодов. Количественные показатели характеризуются большей изменчивостью, чем линейные.

2. Размах изменчивости по признакам листьев значительно выше у видов, занимающих гетерогенные местообитания с разнообразным режимом освещения и увлажнения (например, у *Astragalus clerceanus*), чем у видов, связанных с относительно гомогенными местообитаниями (например, *A. karelinianus*). Популяции, занимающие более сухие, сильнее освещенные и лучше прогреваемые местообитания, характеризуются более мелкими листьями и листочками, в то время как ценопопуляции, связанные с тенистыми, более прохладными и сильнее увлажненными местообитаниями, выделяются большими размерами листьев и листочков.

3. Наибольшую таксономическую значимость имеют следующие более стабильные морфологические признаки: по астрагалу карелинскому — длина пластинки листа, общая длина флага, отношение длины пластинки крыла к длине его ноготка, длина пластинки лодочки; по астрагалу Гельма — ширина листочка, отношение длины пластинки листочка к длине черешка, общая длина флага и крыла, отношение длины пластинки лодочки к длине ее ноготка; по астрагалу Клера — количество пар листочков, общая длина флага, отношение длины крыла к длине его ноготка, отношение длины пластинки лодочки к длине ее ноготка, по астрагалу кунгурскому — ширина листочка, общая длина флага и крыла, длина пластинки лодочки.

4. Антропогенные воздействия оказывают весьма существенное влияние на морфологические признаки эндемичных астрагалов. В случае, если популяции в разной степени подвержены антропогенным влияниям, различия между ними, обусловленные этим фактором, могут превышать различия, определяемые географическим положением популяций и вытекающей отсюда неоднородностью экологических факторов.

5. Северные и южные популяции *Astragalus helmii* s. l. существенно отличаются друг от друга. Для северных популяций (с рек Вишеры и Чусовой в Пермской области) характеризуются меньшим опущением плодов и листьев, большей шириной листочка, большей длиной флага, крыла и лодочки, большей длиной плодов, чем южные популяции (из Башкирской АССР и Оренбургской области). Все это с учетом кариологических данных дает основание относить северные популяции к самостоятельному таксону в ранге вида (*A. permensis* С. А. Мей).

Институт экологии растений и животных
УНЦ АН СССР

Поступила в редакцию
21 апреля 1982 г.

ЛИТЕРАТУРА

Белковская Т. П. К экологии цветения, опыления и семенного размножения эндема уральской флоры — астрагала кунгурского *Astragalus kungurensis* Boris. — В кн.: Экология опыления. Изд. Пермского гос. ун-та, 1978, с. 76—88.

- Гончаров Н. Ф. Род *Astragalus* L. Флора СССР. Т. 12. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1946, 918 с.
- Горчаковский П. Л. Основные проблемы исторической фитогеографии Урала.— Тр. Ин-та экологии растений и животных Уральского филиала АН СССР, 1969, вып. 66, 285 с.
- Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М.: Наука, 1972, 283 с.
- Рупрехт Ф. И. Флора Северного Урала.—В кн.: Северный Урал и береговой хребет Пай-Хой. Т. 2. СПб, 1856.
- Jentys-Szaferowa J. A. graphical method of comparing the shapes of plantes.— Rov-Pol-Acad-Sci., 1959, 4, № 1/13, с. 9—36.
- Korshinsky S. Tentamen florae Rossiae orientalis. Mem. de L'Academie Imp. des sciences de St.-Petersbourg, VIII Serie. vol. 7, № 1, St.-Petersbourg, 1898, 566 p.
- Mizianthy M. Variability of *Rhinanthus serotinus* (Schönh.) Oborny in Poland.— Fragmenta floristica et geobotanica, 1978, 24, № 3, p. 387—425.
-