

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Центральный сибирский ботанический сад
Сибирского отделения Российской академии наук

На правах рукописи

Жмудь Елена Викторовна

АКТИВНОСТЬ ИНГИБИТОРОВ ТРИПСИНА У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ
РОДОВ *HEDYSARUM* L. И *ASTRAGALUS* L. (FABACEAE LINDL.)
В ЮЖНОЙ СИБИРИ

03.02.01 – «Ботаника»

Диссертация на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Новосибирск

2016

ОГЛАВЛЕНИЕ

| | |
|---|-----|
| ВВЕДЕНИЕ..... | 5 |
| ГЛАВА 1. СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ АКТИВНОСТИ ИНГИБИТОРОВ ПРОТЕИНАЗ И МОРФОБИОЛОГИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЕЙ В ПРОЦЕССЕ АДАПТАЦИИ РАСТЕНИЙ | 13 |
| 1.1. Ингибиторы протеиназ в растениях: распространение, локализация, функции, применение..... | 13 |
| 1.2. Морфоструктурные особенности растений в различных эколого- географических условиях как отражение адаптивного процесса..... | 38 |
| ГЛАВА 2. ОБЪЕКТЫ, МЕТОДЫ И РАЙОНЫ ПРОВЕДЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ..... | 65 |
| 2.1. Характеристика изучаемых видов рода <i>Hedysarum</i> : систематическое положение, ареал, экология, практическое применение | 66 |
| 2.2. Характеристика изучаемых видов рода <i>Astragalus</i> : систематическое положение, ареал, экология, практическое применение..... | 74 |
| 2.3. Материалы и методы исследований..... | 77 |
| 2.4. Климатические условия районов проведения исследований..... | 90 |
| ГЛАВА 3. АКТИВНОСТЬ ИНГИБИТОРОВ ТРИПСИНА (АИТ) В РАСТЕНИЯХ СЕМЕЙСТВА FАBАСЕАЕ | 98 |
| 3.1. Межвидовая и внутривидовая изменчивость АИТ | 98 |
| 3.2. Динамика АИТ у некоторых представителей семейства Fabaceae | 111 |
| 3.2.1. Годичная изменчивость и сезонная динамика АИТ..... | 111 |
| 3.2.2. Изменчивость АИТ в разновозрастных растениях Fabaceae в культуре и у растений разных онтогенетических состояний в природе..... | 130 |

| | |
|---|-----|
| 3.2.3. Моделирование стрессового воздействия и динамика АИТ у представителей рода <i>Hedysarum</i> при искусственной дефолиации..... | 135 |
| 3.3. Инактивация ингибиторов трипсина у некоторых видов семейства Fabaceae | 155 |
| ГЛАВА 4. ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ И АИТ У РАСТЕНИЙ РОДА <i>HEDYSARUM</i> | 161 |
| 4.1. Характеристика морфологических признаков и АИТ у растений <i>Hedysarum gmelinii</i> Ledeb. в разных эколого-географических условиях Южной Сибири..... | 161 |
| 4.2. Характеристика морфологических признаков и АИТ у растений <i>Hedysarum austrosibiricum</i> В. Fedtsch. в разных эколого-географических условиях гор Южной Сибири | 194 |
| ГЛАВА 5. ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ И АИТ У РАСТЕНИЙ РОДА <i>ASTRAGALUS</i> | 212 |
| 5.1. Характеристика морфологических признаков и АИТ у растений <i>Astragalus austrosibiricus</i> Schischkin в разных эколого-географических условиях Южной Сибири | 212 |
| 5.2. Характеристика морфологических признаков и АИТ у растений <i>Astragalus mongholicus sensulato</i> Bunge в разных эколого-географических условиях Южной Сибири | 251 |
| ВЫВОДЫ..... | 273 |
| СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ И ПЕРЕЧЕНЬ ИСПОЛЬЗУЕМЫХ ТЕРМИНОВ..... | 276 |
| СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ..... | 278 |
| СПИСОК ИЛЛЮСТРАТИВНОГО МАТЕРИАЛА..... | 336 |
| ПРИЛОЖЕНИЯ..... | 343 |
| ПРИЛОЖЕНИЕ 1. Характеристика местообитаний и происхождение образцов растений семейства Fabaceae..... | 344 |

| | |
|---|------|
| ПРИЛОЖЕНИЕ 2. Характеристика морфологических признаков растений <i>Hedysarum gmelinii</i> | 350 |
| ПРИЛОЖЕНИЕ 3. Изменчивость морфологических признаков <i>Hedysarum gmelinii</i> в различных эколого-географических условиях..... | 358 |
| ПРИЛОЖЕНИЕ 4. Характеристика местообитаний <i>Hedysarum austrosibiricum</i> | 365 |
| ПРИЛОЖЕНИЕ 5. Характеристика морфологических признаков <i>H. austrosibiricum</i> | 3667 |
| ПРИЛОЖЕНИЕ 6. Изменчивость морфологических признаков <i>H. austrosibiricum</i> в различных эколого-географических условиях..... | 370 |
| ПРИЛОЖЕНИЕ 7. Характеристика местообитаний <i>Astragalus austrosibiricus</i> | 374 |
| ПРИЛОЖЕНИЕ 8. Характеристика морфологических признаков <i>A. austrosibiricus</i> | 376 |
| ПРИЛОЖЕНИЕ 9. Изменчивость морфологических признаков <i>A. austrosibiricus</i> в различных эколого-географических условиях..... | 385 |
| ПРИЛОЖЕНИЕ 10. Характеристика местообитаний <i>Astragalus mongholicus</i> | 395 |
| ПРИЛОЖЕНИЕ 11. Характеристика морфологических признаков <i>A. mongholicus</i> | 396 |
| ПРИЛОЖЕНИЕ 12. Изменчивость морфологических признаков у <i>A. mongholicus</i> в различных эколого-географических условиях..... | 402 |

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность работы. Бобовые растения служат богатым источником кормового белка и биологически активных соединений (Ларин, 1951; Растительные ресурсы, 2010). Кроме этих веществ в надземной части всех покрытосеменных растений содержатся компоненты защитной природы, в том числе ингибиторы трипсина (ИТ), активность которых особенно велика в высокобелковых бобовых растениях. ИТ являются составной частью иммунитета растений и относятся к стрессовым PR-6 белкам (pathogenesis-related proteins) (Трифонова и др., 2007). ИТ в растениях играют защитную роль, в основе чего лежит их способность связывать трипсин и трипсиноподобные протеиназы в пищеварительной системе животных; активность ИТ также меняется при стрессовых воздействиях (Войников, 2004; Мосолов, Валуева, 2008; Фролова, 2008). ИТ не подвергаются перевариванию и способны вступать в непосредственный контакт с иммунной и пищеварительной системами организма животных и человека (Красильников, Гаврилюк, 2000). Поступление в организм повышенного количества этих антиалиментарных веществ приводит к гипертрофии поджелудочной железы, нарушению функций печени и задержке роста у животных (Раджабов и др., 1980). Активность ингибиторов трипсина (АИТ) исследована в различных культурных растениях, но в листьях у бобовых растений в природных ценопопуляциях (ЦП) ранее не изучалась. В настоящее время актуальна задача отбора форм растений с детерминированными значениями АИТ для практических целей. Для этого необходимо исследовать изменчивость ИТ у растений в культуре и в природе в различных эколого-географических условиях. В природных условиях исследование АИТ целесообразно проводить параллельно с изучением изменчивости морфологических структур изучаемых растений с целью

установления наличия корреляционных отношений. Проведение исследований перспективных кормовых растений Южной Сибири должно включать в себя изучений их различных характеристик, в первую очередь, в природных популяциях. Это комплекс морфологических признаков, их пластичность и изменчивость в различных эколого-географических условиях, и биохимические характеристики, имеющие адаптивное значение, в силу чего, обладающие определенной биологической активностью. Эти исследования, включающие не только оценку особенностей морфоструктуры признаков и их корреляции, но и определенные функциональные адаптивные характеристики, являются основой для практического применения полезных растений.

Разработка научно обоснованных рекомендаций по рациональному использованию различных видов растений включает в себя исследование их состояния в природных популяциях, в естественных условиях произрастания. Проблема повышения экологической устойчивости хозяйственно-ценных генотипов растений особенно остро стоит в России, где абсолютное большинство важнейших сельскохозяйственных культур достигает биологически возможных границ их произрастания. Это предопределяет приоритет селекционных программ, ориентированных на повышение потенциальной урожайности перспективных видов растений, в число которых входят многолетние бобовые травы, обладающие эволюционно обусловленной и генетически детерминированной устойчивостью к типичным для России неблагоприятным почвенно-климатическим и погодным условиям (Жученко, 2004).

Увеличение доли бобовых трав в кормопроизводстве способствует ликвидации дефицита кормового белка и улучшению фитосанитарного состояния полей. Это одно из неперенных условий поддержания продуктивности пашни. Пастбищные корма остаются самыми дешевыми в

мире, а внимание к повышению продуктивности сенокосов во многих странах явилось первым этапом выхода из кризиса их сельского хозяйства. Кроме того, большинство кормовых культур выполняет важнейшую средоулучшающую роль. Особое внимание должно уделяться поиску новых перспективных генетических вариантов хозяйственно-ценных признаков дикорастущих представителей бобовых растений, так как в России существует острая необходимость продвижения ценных видов сельскохозяйственных растений в более северные зоны. Нельзя не принимать во внимание то, что при сборе диких видов необходимо учитывать, что большинство соответствующих популяций представлены образцами, у которых амплитуда варьирования адаптивно значимых признаков настолько велика, что использованию в гибридизации должна обязательно предшествовать их индивидуальная оценка, а нередко и последующий индивидуальный отбор ценных генотипов. Кроме того, появляются сведения о нетрадиционных свойствах у ранее уже изученных видов бобовых растений, раскрывающие новые возможности и перспективы их использования. (Там же, стр. 757).

Поэтому актуальны исследования изменчивости морфологических и биохимических характеристик у нетрадиционных перспективных видов бобовых растений с применением современного комплекса методик сбора и обработки данных, которые позволят привлечь их для практического использования в кормовых и лекарственных целях. К перспективным, но недостаточно изученным относятся бобовые растения, в частности виды родов Копеечник (*Hedysarum* L.) и Астрагал (*Astragalus* L.).

Цель работы – выявление активности ингибиторов трипсина (АИТ) в листьях у растений из родов *Astragalus* L. и *Hedysarum* L. в разных эколого-географических условиях Южной Сибири, установление годичной и

онтогенетической изменчивости, сезонной динамики и изменения АИТ при стрессовых воздействиях.

Задачи исследования:

1. Подобрать методику, адаптировать ее для определения активности водорастворимых ингибиторов трипсина (АИТ) в листьях растений видов семейства Fabaceae и провести скрининг в природных популяциях и в культуре.
2. У видов *Hedysarum* и *Astragalus* изучить АИТ в растениях разных онтогенетических состояний, оценить годовую изменчивость и сезонную динамику признака.
3. Разработать схему эксперимента и провести исследования для выявления реакции АИТ в ответ на стрессовые воздействия (искусственную дефолиацию) у растений рода *Hedysarum* в природных условиях и в культуре.
4. Определить наличие связи АИТ и морфологических признаков в ценопопуляциях (ЦП) *Astragalus* и *Hedysarum*, произрастающих в различных эколого-географических условиях Южной Сибири.
5. Исследовать морфологическую изменчивость растений и оценить величину АИТ в ЦП видов *Astragalus* и *Hedysarum*, приуроченных к разной абсолютной высоте в горах Южной Сибири.
6. Изучить изменчивость АИТ у представителей родов *Astragalus* и *Hedysarum*, приуроченных к различным типам лесостепи Южной Сибири и выявить формы с детерминированными значениями АИТ.

Защищаемые положения:

1. Наибольшей активностью ингибиторов трипсина (АИТ) в листьях характеризуются изученные виды рода *Hedysarum*, наименьшей – виды рода *Astragalus* L. Годичная изменчивость и сезонная динамика АИТ отражают

участие этой группы веществ в адаптивном процессе растений в различных эколого-географических условиях.

2. При искусственной дефолиации у модельных растений рода *Hedysarum* в ответ на стрессовое воздействие активность ИТ повышается и затем восстанавливается до исходных значений в фазах бутонизации и плодоношения.

3. При увеличении абсолютной высоты произрастания у видов *Hedysarum* и *Astragalus* происходит миниатюризация надземной части растений; значения активности ИТ варьируют у всех видов независимо от абсолютной высоты их произрастания.

Научная новизна. Впервые проведены исследования АИТ в листьях у растений из природных популяций семейства Fabaceae. Впервые разработаны методические подходы, включающие сбор данных и математическую обработку полученных результатов при сравнительном анализе АИТ и комплекса морфоструктурных особенностей, на основе изучения индивидуальной изменчивости растений. Впервые на репрезентативном фактическом материале показана сезонная динамика, годовая и онтогенетическая изменчивость АИТ у дикорастущих видов из родов *Astragalus* и *Hedysarum*, дана ее оценка в разных эколого-географических условиях у растений четырех видов.

Впервые показано изменение активности водорастворимых ИТ в эксперименте по искусственной дефолиации на примере модельных растений видов рода *Hedysarum*. Показана роль данной группы веществ в ответных реакциях растений на стрессовые воздействия в разные фазы сезонного развития.

Впервые в сравнительном плане изучена внутривидовая изменчивость АИТ и морфологических признаков у лесостепных видов *Astragalus austrosibiricus* Schischkin, *A. mongholicus sensulato* Bunge, *Hedysarum gmelinii*

Ledeb. и эндемичного для Сибири вида *H. austrosibiricum* В. Fedtsch. и охарактеризованы их корреляционные отношения. Впервые на примере дикорастущих видов бобовых растений с широким экологическим диапазоном показана изменчивость морфоструктуры и АИТ на высотном градиенте в горах Южной Сибири и выявлена приуроченность видов и популяций растений с отличающимися значениями АИТ к различным типам лесостепи.

Теоретическая и практическая значимость. Исследование внутривидовой изменчивости АИТ и морфологических признаков у модельных видов *Hedysarum* и *Astragalus* в широком диапазоне экологических условий позволяет охарактеризовать морфобиологический потенциал видов на градиенте абсолютных высот и в различных типах лесостепи и выявить их адаптивные возможности в различных эколого-географических условиях.

Результаты эксперимента по искусственной дефолиации у модельных растений рода *Hedysarum* позволяют сделать обоснованное подтверждение участия водорастворимых ИТ в ответных реакциях на стрессовые воздействия растений в разных фазах сезонного развития и в различных эколого-географических условиях. Изучение изменчивости АИТ в онтогенезе, по годам и при инактивации, является основой для разработки рекомендаций по практическому использованию перспективных растений из родов *Astragalus* и *Hedysarum*.

Апробация работы и публикации. Основные положения работы доложены и обсуждены на Международной конференции, посвященной Году Гор, «Сохранение этно-культурного и биологического разнообразия горных территорий через стратегии устойчивого развития» (Горно-Алтайск, 2002); Научно-практической конференции «Товароведение в XXI веке» (Новосибирск, 2003); Всероссийской конференции «Биоразнообразие и

пространственная организация растительного мира Сибири, методы изучения и охраны» (Новосибирск, 2005); III Международной научной конференции, посвященной 120-летию Гербария им. П.Н. Крылова» (Томск, 2005); Всероссийской конференции, посвященной 60-летию ЦСБС СО РАН «Роль ботанических садов в сохранении биоразнообразия растительного мира азиатской России: настоящее и будущее» (Новосибирск, 2006); I(III) Всероссийской молодежной научно-практической конференции ботаников «Перспективы развития и проблемы современной ботаники» (Новосибирск, 2007); VIII – XII Международных научно-практических конференциях «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии» (Барнаул, 2008, 2009, 2011, 2012, 2013); Международной конференции «Генетические ресурсы культурных растений памяти Е.Н. Синской; Проблемы эволюции и систематики культурных растений» (Санкт-Петербург, 2009); IV Международной научной конференции «Проблемы изучения растительного покрова Сибири» (Томск, 2010); Международной научной конференции, посвященной 80-летию Института ботаники и фитоинтродукции (Алматы, 2012); Международной научно-практической конференции «Эколого-ботанические исследования в азиатской части России и сопредельных территориях» (Новосибирск, 2013); Международной научно-практической конференции, посвященной 125 – летию кафедры ботаники (Томск, 2013); Всероссийской конференции «Растительный мир Северной Азии: проблемы изучения и сохранения биоразнообразия» (Новосибирск, 2013); Всероссийской научной конференции с международным участием «Инновационные направления современной физиологии растений» (Москва, 2013) и других.

Всего у автора 49 печатных работ. По теме диссертации опубликовано 35 работ, в том числе 17 статей – в журналах, рекомендованных ВАК РФ.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 5 глав, выводов, списка цитируемой литературы, списка сокращений и перечня используемых терминов, списка иллюстраций и 12 приложений. Материал изложен на 406 страницах машинописного текста, в том числе без приложений – на 342 страницах. Список литературы включает 482 источника, из них 248 – на иностранных языках. Работа содержит 60 рисунков (включая цветные фотографии) и 26 таблиц, представляющих результаты статистической обработки материала.

Благодарности. Автор выражает искреннюю благодарность своему научному консультанту, профессору, доктору биологических наук Ольге Викторовне Дорогиной за всестороннюю помощь в постановке цели и выполнении задач исследований, за поддержку в теоретических и экспериментальных вопросах и за содействие в сборе экспедиционного материала на протяжении всего периода работы над диссертацией.

Также автор крайне признательна своим соавторам и коллегам, которые помогли решению целого ряда задач во время выполнения работы: сотрудникам лаборатории редких и исчезающих видов растений и других подразделений ЦСБС СО РАН Т.В. Елисафенко., Н.С. Звягиной, Н.А. Карнауховой, И.Н. Кубан, Л.Г.Носовой, Л.В. Бугловой, Г.Р. Денисовой, Н.И. Макуниной, О.В. Сидневой, сотрудникам СИФИБР СО РАН А.В. Верхозиной, С.Г. Казановскому, Д.А. Кривенко, и коллегам из других учреждений: В.Н. Годину, Н.С. Зиннер, Ю.Г. Кустовой.

Особую благодарность хочу выразить Р.Я. Пленник за поддержку в течение всего времени работы над диссертацией.

Глава 1. СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ АКТИВНОСТИ ИНГИБИТОРОВ ПРОТЕИНАЗ И МОРФОБИОЛОГИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЕЙ В ПРОЦЕССЕ АДАПТАЦИИ РАСТЕНИЙ

1.1. Ингибиторы протеиназ в растениях: распространение, локализация, функции, применение

Виды семейства Fabaceae являются одним из основных источников белка в организме млекопитающих, в том числе человека (Ларин и др., 1951). Однако пищевую ценность растительного белка в значительной степени снижают природные биологически активные вещества, известные как ингибиторы протеиназ. Ингибиторы протеиназ (ИП) (ферментов, расщепляющих белок) представляют собой группу белков, локализованных в различных частях практически всех покрытосеменных растений (Ryan, 1973). Особенно много их в семенах высокобелковых бобовых растений, в которых они были идентифицированы относительно недавно, в 30-х годах XX века (Нортроп и др., 1950).

Наибольший интерес из них представляют ингибиторы трипсина (ИТ) из-за их широкого распространения и высокого содержания в различных частях именно бобовых растений (Мосолов, Валуева, 1993; Rackis, 1972; Kakade et al., 1973). Взаимодействуя с протеазами, и, в частности, с трипсином и химотрипсином, они способны образовывать неактивные комплексы с протеолитическими ферментами, расщепляющими белки в организме животных и человека; при этом ферменты теряют каталитическую активность, что значительно снижает усвоение белка, а это, в свою очередь, приводит к обострению его дефицита. Это антиалиментарные вещества, которые составляют особую группу белков растений, объединяемых общей способностью образовывать с протеолитическими ферментами стереохимические белок – белковые комплексы, что приводит к конкурентному ингибированию их каталитической активности. Вследствие

этого, длительное употребление бобовых растений может вызывать гипертрофию поджелудочной железы, что приводит к замедлению роста и развития животных (Мосолов, Валуева, 1993).

Распространение ингибиторов протеиназ в растениях

Известна информация о 351 ИП и их генов, идентифицированных из 129 растений (De Leo et al., 2002). Наиболее изучены ингибиторы сериновых протеиназ (в том числе трипсина). Основная часть исследований посвящена изучению структуры молекул ИТ, локализованных, преимущественно, в семенах, клубнях и других запасующих органах культурных растений. По литературным данным, эта группа веществ изучалась, в основном, у представителей таких семейств, как бобовые, вьюнковые гречишные, зонтичные, кариковые, крестоцветные, мальвовые, маревые, молочайные, пасленовые, стеркулиевые, тутовые, тыквенные и у однодольных – аронниковых, злаковых и частуховых (Левицкий, 1979; Раджабов и др., 1980; Левицкий и др., 1985; Нигмонов, 1985; Ибрагимов и др., 1987; Конарев, 1987; Конарев, 1993; Мосолов, Валуева, 1993; Дунаевский и др., 1994а, 1994б; Ревина и др., 1995; Валуева, Мосолов, 1999; Белозерский, Дунаевский, 1999; Литвиненко и др., 1999; Красильников, Гаврилюк, 2000; Зайнутдинова, 2001; Литвиненко и др., 2002; Домаш и др., 2006; Жмудь и др., 2007; Белан и др., 2010; Фролова и др., 2011; Хабибуллин, 2003; Beekwilder et al., 2000; Borchers, 1947; Puzstai 1971; Morris, 1978; Liener, Kakade 1980; Cleveland, Black, 1982; Carter, Cox, 1984; Carter, et al., 1990; Walker-Simmons, Ryan, 1984; Yoshikawa et al., 1985; Pham et al., 1986; Tashiro et al., 1987; Wilson, Tan-Wilson, 1987; Polanowski et al., 1990; Lorensen, 1981; Morissey et al., 1993; Izquierdo-Pulido et al., 1994; Saarikoski 1996; Shamei et al., 1996; Sotelo, Lucas, 1998; Welham et al., 1998; Filippetti et al., 1999; Lee et al., 1999; Maggo et al., 1999; Beekwilder et al., 2000; Konarev, 2000; Volpicella et al., 2001; Lajolo, Genovese, 2002; Piergiovanni, Galasso, 2004; Park et al., 2005; Toyama et al.,

2005; Pesic et al., 2007; Tibe et al., 2007; Ee et al., 2008; Wati et al., 2009; Szmigielski et al., 2010; Klomkiao et al., 2011).

Особенно высоким содержанием белковых ингибиторов ферментов характеризуются запасающие органы бобовых, пасленовых, злаков; здесь ингибиторы играют роль запасных белков растений (Зайнутдинова, 2001). Выявлено, что содержание ИТ в запасающих органах растений колеблется в широких пределах. Наиболее высокими значениями отличаются семена растений семейства *Fabaceae*. Так, повышенный уровень ИТ наблюдается у семян фасоли, сои, вигны, арахиса, чечевицы (Нигмонов, 1985). У семян гороха, бобов, люцерны, клевера активность ИТ ниже (Сичкарь и др., 2001; Page et al., 2000).

Ингибиторы протеиназ в растениях представлены множественными формами белковых молекул. Аналитическим изоэлектрофокусированием в семенах изученных культур обнаружено от 8 до 13 молекулярных форм ингибиторов трипсина и химотрипсина (Ибрагимов, 1999).

Индукция активности ИТ

В защитно – приспособительные реакции растений на действие неблагоприятных факторов внешней среды вовлечены многие физиологические и биохимические процессы (Тарчевский, 2001; Чиркова, 2002; Войников и др., 2004; Титов и др., 2006; Трунова, 2007).

В клетке или организме постоянно происходят катаболические процессы, что определяется недостаточной стабильностью биополимеров. Эти макромолекулы в норме претерпевают конформационные изменения и периодически денатурируют. В нормальных для жизнедеятельности условиях частота ошибок, происходящих при синтезе белка, может быть достаточно высокой. Так, до 15% синтезируемых в клетке белков содержат неправильные последовательности аминокислот (Блехман, Шеламова, 1992; Dean, 1978; Dulittle 1985). Когда количество дефектных или

денатурированных макромолекул становится критическим, они подвергаются распаду, протеолизу. Причиной повреждения может быть естественная денатурация и характер биохимических реакций, чрезвычайно чувствительных к колебаниям параметров в окружающей среде (Hochachka, Somero, 1984; Ferreira, Shaw, 1989; Heing et al., 2004).

При воздействии различных факторов среды биотической или абиотической природы, особенно при стрессах, ответной реакцией организма является усиление процессов биодegradации, в частности, молекул белков, т.е. протеолиза. Это объясняется их высокой ролью в жизнедеятельности растений и разнообразием механизмов протеолиза (Клеточные..., 2003; Schulze, 1986; Vierstra, 1989. P. 521). То есть изменение привычных условий жизнедеятельности сопровождается усилением протеолитических процессов (Блехман, Шеламова, 1992). Увеличение активности различных классов протеолитических ферментов отмечено при воздействии на растения биотических (Мосолов, Валуева, 1997; Домаш и др., 2006) и абиотических факторов, таких как тепловой стресс (Александрова и др., 1999), засоление (Parida, 2004), воздействие солей тяжелых металлов (Домаш и др., 2006; Jithesh et al., 2006). К повышению активности протеиназ ведет также водный дефицит, обезвоживание или недостаточное водоснабжение растений (Cruz de Cavalho et al., 2001; Wisniewski, Zagdanska, 2001; Heing et al., 2004), что приводит к усилению процессов распада белковых молекул. Протеиназы относят к функциональным белкам, способствующим повышению устойчивости растений к засухе. Процессы биодegradации молекул направлены не только на разрушение аномальных или уже отработавших свое нежизнеспособных соединений, но и на обеспечение клеток необходимыми для жизнедеятельности низкомолекулярными соединениями, необходимыми для репарации белков и мобилизации аминокислот для вновь синтезирующихся белков, входящих в состав макромолекул (Бурень, 1984,

1985; Guerrero et al., 1990). Таким образом, важную роль в обмене веществ живого организма и защите его от повреждения играют протеолитические ферменты, участвуя не только в деградации белковых молекул, но и в регуляции различных физиолого-биохимических процессов посредством реакций ограниченного протеолиза (Блехман, Шеламова, 1992).

В свою очередь, основными регуляторами активности белков – протеиназ являются белки – ингибиторы протеиназ (ИП), так как обладают способностью образовывать с ними стабильные комплексы и приводить к обратимому подавлению активности протеолитических ферментов. Деятельность ИП связана с их способностью образовывать прочные комплексы с протеазами и осуществлять блокирование, изменение или прекращения доступа к активным центрам фермента (Мосолов, Валуева, 2008).

Накопление белков, связанных с развитием патогенного процесса, PR-proteins (pathogenesis-related proteins), вносит основной вклад в формирование системной приобретенной неспецифической устойчивости (systemic acquired resistance – SAR) в растениях. ИТ в растениях относятся к белкам группы PR-6, синтез которых индуцируется в патологических или сходных с патологическими стрессовых ситуациях, например при холодовых воздействиях, инфицировании микроорганизмами или внедрении патогенов (Кочетов и др., 2007; Green, Ryan 1972; Van Loon et al., 1994; Metraux et al., 2002; Edreva, 2005). ИТ, предположительно, направлены на инактивацию микробных протеиназ и протеиназ насекомых. Считается, что эти белки активно гидролизуют компоненты патогенов и, кроме того, вносят вклад в общую интоксикацию окружающей питательной среды (Трифонов и др., 2007; Edreva, 2005). Исследования показали, что спектр формируемой системной приобретенной неспецифической устойчивости не зависит от природы первоначального инфицирующего агента (Madamanchi, Kus, 1991).

В настоящее время определены следующие функции этой группы веществ и, в частности, ИТ, в растениях, по которым ведутся основные исследования:

1. ИП – это запасные белки растений, так как отмечается их высокое содержание в запасающих органах растений (семена, клубни).
2. Эти вещества регулируют активность эндогенных и экзогенных протеиназ.
3. ИП составляют часть защитной системы растений, способствуя подавлению активности экзогенных протеиназ насекомых-вредителей и патогенной микрофлоры (Мосолов, Валуева, 1993; Валуева, Мосолов, 1997; 1999).

ИП выполняют функцию запасных белков растений. Физиологические функции многих ингибиторов протеиназ исследованы, в основном, в запасающих органах растений. На долю этих белков в запасающих тканях приходится от 6 до 10% от общего их количества, что позволяет предполагать, что в ряде случаев они могут выступать в роли запасных белков. Об этом же свидетельствует их локализация в семенах, например, сои, вместе с запасными белками (Ибрагимов, 1999).

Локализация ИТ тесно связана с функцией веществ этой группы. У представителей разных видов растений распределение ИТ в различных тканях одного и того же растения может существенно различаться. У кормового гороха ИТ были обнаружены как в семенах, так и в листьях; у картофеля, кукурузы, батата и других растений ИТ присутствуют почти во всех частях растения. У кукурузы и ячменя эти вещества обнаружены в эндосперме семени и в молодых проростках, но отсутствуют в некоторых дифференцированных вегетативных тканях (Хлуднев, Мосолов, 1992). В прорастающих семенах сои ИТ концентрируются в семядолях, малая

активность обнаруживается в гипокотиле, и ингибиторы полностью отсутствуют в листьях и корнях (Roy, Rao, 1971).

ИП из семян по своим функциям подразделяются на ингибиторы эндо- и экзогенных протеиназ. Некоторые белки-ингибиторы, локализованные в семенах, регулируют работу собственных (эндогенных) протеолитических ферментов. Показано, что в семенах некоторых видов растений присутствуют несколько форм ингибиторов эндогенных протеиназ. Присутствие таких форм ингибиторов обнаружено в семенах у ряда растений из семейств злаковых, бобовых и гречишных (Валуева, Мосолов, 1999). Локализация некоторых из них, например, в цитоплазме, может отражать многообразие их функций в растениях (Fan, Wu, 2005). ИТ у *Vigna radiata* (Fabaceae), подавляя активность трипсина, не ингибирует активность основной эндопротеазы из семядолей семян этого вида (Konijn et al., 1973). Однако зачастую исследования эксперименты проводились при воздействии на коммерческие препараты протеиназ, а не на физиологические энзимы растений (Sanchez-Serrano et al., 1986). Снижение содержания ИП при прорастании семян коррелирует с повышенной активацией протеаз при мобилизации запасных белков (Richardson, 1977). Есть данные по увеличению АИТ в семенах *Pisum sativum* L. (Fabaceae) при проращивании семян (Welham et al., 1998). Обнаружено, что в тканях цветков *Solanum americanum* Mill. (Solanaceae) экспрессируются две формы ИТ возможно, выполняя роль регуляторов эндогенных протеиназ в процессе развития цветка (Sin, Chye 2004). ИТ выделены из листьев и цветков некоторых видов культурных растений (Miller, Huffaker, 1981; Doi, Shioi, 1987).

ИП в растениях выполняют защитные функции. Они связаны со способностью к подавлению активности чужеродных ферментов (экзогенных протеиназ) фитофагов и патогенов и способностью к синтезу, накоплению и активации в растениях под влиянием различных факторов биотической и

абиотической природы. Главное оружие у растений – их химическая защита от патогенов и вредителей, так как шипы и жгучие волоски имеются далеко не у всех видов растений. Химическая защита насчитывает тысячи разнообразных соединений различного происхождения. (Медведев, 2004).

Первым убедительным доказательством того, что ИП являются частью естественных защитных химических веществ растений, была демонстрация того, что повреждение листьев томатов и картофеля колорадским жуком вызывало быстрое накопление ингибитора протеиназы не только в поврежденных листьях, но и в дистальных, неповрежденных листьях (Green, Ryan, 1972). В дальнейшем, эксперименты по исследованию синтеза ИП в ответ на повреждение тканей были продолжены на растениях семейства пасленовых – томатах и картофеле (Ryan, 1992). Сильное повреждение отдельных листьев томата способствует выработке гормона, который быстро распространяется по всему растению, сигнализируя о необходимости накопления ингибиторов протеиназ (Brown, Ryan, 1984; Ryan, 1992). Этот специфический химический сигнал был назван "индуктором синтеза ингибиторов протеиназ" (PIIF) (Ryan, 1978). Аккумуляция ИП зафиксирована при механическом повреждении томата (Dombrowski, 2003). Таким образом, в ответ на различные повреждения, в том числе и на внедрение фитопатогенов, в растениях происходит синтез ингибиторов протеиназ.

Значительное количество исследований посвящено именно защитной функции ингибиторов протеиназ в растениях и механизмам их действия. Предполагается, что ингибиторы трипсина активны, в основном, по отношению к экзогенным ферментам – например, трипсиноподобным протеиназам микроорганизмов (Белозерский, Дунаевский, 1999; Kim et al., 2009).

Ингибиторы экзогенных протеиназ из семян различных видов растений – это большая группа веществ, функционирование которых направлено на

инактивацию протеолитических ферментов насекомых – вредителей и патогенов. Существует точка зрения, согласно которой большинство известных ИТ не ингибируют эндогенные протеазы семян бобовых растений, а специфически воздействуют на энзимы животных и микроорганизмов (Моссе, Пернолле, 1986; Валуева, Мосолов, 1999; Murdock, Shade, 2002).

Известно, что ингибиторы трипсина могут связываться с компонентами клеточных оболочек, содержащих N-ацетилглюкозамин и его олигомеры (Кладницкая и др., 1996). Благодаря этой способности, эти вещества могут накапливаться на поверхности прорастающих спор и гиф внедрившегося в растение патогена и инактивировать секретлируемые им протеолитические ферменты. Миграция ингибиторов в зону инфекции может происходить вследствие наличия градиента концентрации молекул свободного ингибитора, обусловленного сорбцией молекул на поверхности микробных клеток. Споры грибных патогенов способны прорасти и проникать в растение даже через неповрежденные ткани, если они попадут на достаточно увлажненный участок, в так называемую «инфекционную каплю». Деградация растительных клеток в этом случае осуществляется внеклеточными гидролазами, секретлируемыми патогеном. В свою очередь, из растительных клеток в инфекционную каплю транспортируются защитные соединения, такие как фитоалексины, белки – ингибиторы протеолитических ферментов и другие вещества (Кладницкая и др., 1996). Очевидно, белки – ингибиторы, способные связываться с клеточными стенками патогенов, эффективно подавляют активность экзопротеиназ и препятствуют гидролизу растительной клетки. Модификация активности ингибиторов протеиназ в тканях является, по-видимому, частью неспецифических реакций растений в ответ на действие стрессовых факторов биотического и абиотического характера. Об этом свидетельствует и то обстоятельство, что накопление ингибиторов протеиназ в тканях происходит одновременно с увеличением

содержания других защитных соединений (фитоалексинов, лектинов, лигнинов и т.д.). Причем, накопление этих соединений в растительном организме индуцируется одними и теми же элиситорами, в роли которых могут выступать углеводсодержащие фрагменты клеточных стенок растений и грибов, а также некоторые фитогормоны (Walker-Simmons, Ryan, 1984).

Ингибиторы трипсина из семян гречихи подавляли рост мицелия грибов *Alternaria alternata* и *Fusarium oxysporum*. Причем зона ингибирования роста мицелия этих грибов была прямо пропорциональна концентрации ингибиторов во вносимом в лунки растворе. Чем большей была концентрация, тем в большей степени наблюдалось торможение роста мицелия этих грибов. Авторы делают вполне обоснованный вывод о том, что в семенах гречихи содержатся ингибиторы как эндогенных, так и экзогенных протеиназ, способные выполнять защитную функцию по отношению к патогенам семян гречихи (Белозерский, Дунаевский, 1999). Ингибиторы протеиназ способны связываться с углеводными компонентами клеточных стенок патогенов и обладают агглютинирующей активностью (Ямалеев, Ибрагимов, 1986; Ибрагимов, 1999). Описано гемагглютинирующее действие ИТ из семян *Abelmoschus moschatus* L. (Malvaceae) (Dokka et al., 2014)

Очевидно, ингибиторы протеиназ, наряду с лектинами, фитоалексинами (и, вероятно, с другими специфическими молекулами), участвуют в создании микросреды вокруг проросших семян и проростков, обладающей антимикробными свойствами. Ингибиторы трипсина из соевых бобов и нута ингибируют протеиназы кишечника насекомых, что свидетельствует об их участии в механизмах защиты семян от насекомых. Повышение уровня ингибиторов трипсина и химотрипсина коррелирует с устойчивостью растений к патогенам (Кладницкая и др., 1996; Ибрагимов, 1998; Литвиненко и др., 2002; Дунаевский и др., 2005; Kim et al., 2009). Личинки определенных видов насекомых не могут нормально развиваться на

соевых субстратах. Активность ИТ препятствует важным биохимическим или физиологическим процессам у насекомых и других патогенов, таких как протеолитическая активация ферментов, линька насекомых, или репликация вирусов (Gutierrez-Campos et al., 1999; Franco et al., 2004; Huang et al., 2004).

Таким образом, при различных воздействиях на растения, в частности, патогенов и вредителей, происходит системная иммунизация растений, являющаяся результатом синтеза различных белков, в частности, сериновых ингибиторов протеиназ пищеварительной системы насекомых-фитофагов. Важным свойством системного иммунитета является его быстрота. У насекомых, которые питаются растениями, содержащими ИП, резко падают темпы роста и развития, поскольку в их питании отсутствуют свободные аминокислоты. Есть мнение, что ИП обычно не присутствуют в растениях, а синтезируются в ответ на повреждение. Экспрессия генов, кодирующих ИП, индуцируется механическим повреждением растений и регулируется определенными гормонами. Синтез ИП является результатом каскада событий. Сначала синтезируется системин – гормон пептидной природы. Затем он транспортируется по флоэме в неповрежденные участки растения, взаимодействует с рецепторами и инициирует синтез еще одного гормона – жасмоновой кислоты, которая, в свою очередь, активирует экспрессию генов, кодирующих синтез ИП. У томатов системин включает в системную регуляцию более 20 генов, участвующих в повышении устойчивости к повреждению фитофагами, патогенами, поранению и ряду стрессовых абиотических воздействий (Малиновский, 2004).

Таким образом, выявлено, что индукция ИТ у растений происходит при воздействии биотических факторов – повреждении растений фитофагами и патогенами (Мосолов, Валуева, 2001; Валуева, Мосолов, 2002; Мосолов, Валуева, 2008; Ryan, 1978).

При набухании семян сои ингибиторы трипсина диффундируют в окружающую среду (Hwang et al., 1978; Wilson, 1980). Активность этой группы веществ в семенах уменьшается по мере прорастания семян (Harsulkar, 1999; Neves, Lourenço, 2001; Kansal, 2008a; Salve, Mehrajfatema, 2011; Alizadeh, 2012; Reena et al., 2014). Выход ингибиторов в окружающий раствор наблюдается и при набухании семян гороха, пшеницы, гречихи, кукурузы. Эти факты указывают на то, что диффузия ингибиторов экзогенных протеиназ из тканей при росте и развитии растений – явление широко распространенное и универсальное.

Известные данные позволяют предположить, что в семенах растений присутствуют ИП нескольких типов. В одних и тех же объектах одни из них принимают участие в регуляции собственных протеиназ, другие ингибиторы действуют на протеиназы микроорганизмов (Ибрагимов, 1999).

Синтез ИТ происходит в растениях также в ответ на воздействие абиотических (экологических) факторов – водного дефицита, экстремальных температур и других.

К абиотическим факторам относится воздействие на растения комплекса экологических условий – водообеспечения, засоления и минерального питания, температурные воздействия, солнечная радиация, механические травмы и другие. Каждый из этих факторов в той или иной мере определяет как биохимический статус растения, так и связанный с ним габитус всего растения. Как уже упоминалось, эти процессы в организме растения тесно взаимосвязаны. В данном случае, речь идет о процессах адаптации растений к различным экологическим условиям путем активации белков, связанных с процессами патогенеза. Любое абиотическое воздействие из вышеперечисленных, приводит к адаптивным изменениям в организме растения, что на молекулярном уровне сопряжено с процессами

деградации и репарации биополимеров – в частности, белков (Чиркова, 2002).

В эксперименте с поранением (ожогом) у молодых и зрелых растений томата показана индукция синтеза ИП. В ответ на прижигание листочков сложного листа у томата в эксперименте АИТ индуцируется не только в поврежденных, но и в соседних, неповрежденных листочках. Если раневая поверхность не очень велика (диаметр повреждения не превышает 6 мм), то ответ растения не носит системный характер (нет повышения АИТ в верхних и нижних листочках). При ожоге 10 мм в диаметре и более, АИТ повышается во всех листьях изученных растений томатов (Alarson, Malone, 1995).

После механической травмы одного нижнего листа у культиваров (CV) 21-25 дневных сортов томатов через 48 ч в тканях листьев и стеблей был обнаружен сериновый ингибитор протеиназы. Один средний лист с каждого растения (возраст рассады 21 день) был поврежден путем измельчения. Через 24 часа повреждали тот же лист вторично. Исследование АИТ в тканях (поврежденных и неповрежденных) показало, что листья накапливали в 2-15 раз больше ингибиторов трипсина, чем ткани побегов. Примерно в 10 раз больше ингибиторов трипсина накапливалось в растениях, содержащихся при 30°C при непрерывном освещении по сравнению с растениями, содержащимися после травмы в условиях, близких к условиям окружающей среды. Неповрежденные растения, содержащиеся при 30°C при постоянном свете, накапливали меньше ИТ, чем пострадавшие растения. Выращивание сорта «Bonni Best» в темноте при 30°C в течение 48 ч привело к уменьшению накопления ингибиторов в ответ на механическое поранение, чем содержание растений при 30°C в непрерывном освещении. Таким образом, выявлено влияние условий повышенного освещения на повышение АИТ в тканях оправившихся от поранения растений, выращенных при 30°C при постоянном свете. Значения признака варьировали в зависимости от сорта, в

пределах 33.61–1.96 мг/г сухого веса (Shamei, et al., 1996). ИП индуцируются, кроме того, при поедании травоядными животными (Koiwa et al., 1997). Эти примеры синтеза ИТ в ответ на повреждение растений в настоящее время стали хрестоматийными (Ботаника, 2008).

Выявлено, что ИП синтезируются в ответ на действие водного стресса и засоления (Dowling et al., 1992; Dombrowski, 2003). Протеазы и их ингибиторы наряду с несколькими другими механизмами (образование шаперонов, действие убиквитинов, синтез осмолитов и т. д.) выполняют протекторные функции, индуцируемые водным дефицитом. При осмотическом стрессе индукция биосинтеза ингибиторов протеаз препятствует протеолитическому расщеплению белков, которые при дегидратации клетки сохраняют свою структуру и функциональные свойства (Балнокин, 2005, стр. 510–584).

Засоление, как и недостаток минерального питания, приводит к повышению активности ингибиторов трипсина (Канделинская и др., 2002). Например, обнаружено быстрое повышение уровня экспрессии генов протеиназ и их ингибиторов у растений яровой пшеницы под влиянием кадмия, что делает вероятным предположение об их непосредственном участии в реакциях, происходящих на первом этапе процесса адаптации растений к ионам кадмия и носящих неспецифический защитно–приспособительный характер (Таланова и др., 2011).

При высоко– и низкотемпературных воздействиях также происходит индукция ИТ в ответ на изменение активности протеиназ. Так, значительные изменения в активности протеиназ наблюдали у растений пшеницы при действии высокой температуры (40–42⁰С) (Александрова и др., 1999). Выявлено, что увеличение активности различных групп протеиназ в растениях происходит, например, под влиянием низкой закаливающей температуры. Обнаружен высокий процент гомологии белков холодового

шока с некоторыми белками патогенеза (PR-белками) (Чиркова, 2004; Martinez et al., 2007). Усиление активности ингибиторов, регулирующих активность протеиназ, в свою очередь, предотвращает преждевременный распад белков, синтезированных *de novo*, тем самым способствуя поддержанию повышенного уровня холодоустойчивости. Например, у проростков огурца в листьях в течение первых минут и часов при действии повреждающей температуры (6°C) происходит увеличение активности протеиназ. В этот же период воздействия холодом отмечается повышение активности ингибиторов протеиназ (трипсина и химотрипсина), которое направлено на блокирование деструктивных процессов, происходящих при этом воздействии в растениях, что ведет к восстановлению нарушенных или поврежденных структур и функций (Титов и др., 2010; Фролова и др., 2011).

Активность ИТ в определенной степени зависит также от воздействия освещения. Так, в листьях у растений *Amaranthus hypochondriacus* L. (Amaranthaceae), выращенных в условиях полного солнечного освещения, значения АИТ были достоверно выше, чем в листьях у растений, частично затененных пластиковыми сетками. Авторы предполагают, что ингибиторы трипсина в *A. hypochondriacus* могут играть защитную роль против стресса, обусловленного высокой освещенностью и температурой (López et al., 2004).

Роль ИТ в формировании неспецифической устойчивости растений

В формировании неспецифического адаптационного синдрома у растений важную роль играют продукты катаболизма (Усманов, 2001). Инфекционные болезни растений вызываются паразитическими грибами и бактериями, вирусами, паразитическими цветковыми растениями и фитогельминтами. Наибольшие повреждения вызывают грибные заболевания, несколько меньшие – вирусные и бактериальные. Механизмы защиты – конституционные (присутствующие в клетках растения до инфекции) и индуцированные (возникающие в ответ на внедрение).

Например, защита от некротрофов обеспечивается 7 путями, в числе которых инактивация растениями экзоферментов неспецифическими ингибиторами или синтез белков – антиферментов к гидролитическим ферментам паразита. Есть мнение, что растения реагируют на стрессор не активацией, а наоборот, снижением функциональной активности (Полевой, 1989; с. 419.).

Под действием механического стресса, вызванного, например, травоядными животными, растения вырабатывают этилен, который вызывает синтез ИП; эти вещества попадают в желудок теплокровных или насекомых, вызывая сильные нарушения пищеварения. К месту инфекции транспортируются ряд веществ – перекиси, фитоалексины, лектины и ИП. Это позволяет остановить разрушение белков растительных клеток в месте инфицирования. Этерификация жасминовой кислоты придает ей летучесть. Жасмоновая кислота является одним из важных факторов, вызывающих экспрессию генов, индуцирующих синтез защитных веществ. При ее метилировании в растениях образуется метилжасмонат, который, как и этилен, через воздух действует на соседние растения и, таким образом, растения получают сигнал о «нападении» патогенов и «принимают защитные меры» (Чуб, 2005; с. 474). Фрагменты грибных клеточных стенок и продукты их гидролиза выступают в качестве элиситоров, индуцирующих защитные реакции в неинфицированных тканях или экспрессию генов PR–белков, например, ИП (Ryan, 1994, 2000).

Не совсем ясен вопрос о нормальном уровне активности ИТ в разных видах растений. Согласно некоторым исследованиям, в здоровых растениях уровень синтеза многих PR–белков крайне низкий и обнаруживаются их следовые количества (Шакирова, 2001). Некоторые их изоформы могут накапливаться конститутивно, но при заражении фитопатогенами уровень экспрессии генов PR–белков многократно возрастает, что составляет важную

часть защитной стратегии растений, направленной, например, на лимитирование роста клеток многих грибов (Caruso et al., 1999).

Экспрессия генов PR–белков может происходить не только в условиях инфицирования или под влиянием элиситоров, но и в ходе нормального онтогенеза (Prat, 1990). Это происходит при прорастании семян, при цветении и старении тканей, а также при повреждениях, вызванных поранением, ультрафиолетовым облучением, в условиях осмотического шока, переувлажнения и других воздействий (Кузнецов, 1990; Едрева, 1991; Ильинская и др., 1991; Колесник, 1991; Домаш и др., 1993; Домаш и др., 2006; Ponstein et al., 1994; Kauss, Jeblick, 1996; Creelman, Muller, 1997; Morris et al., 2000). Индуцирование абиотическими факторами среды синтеза таких, казалось бы, специфических по отношению к фитопатогенам молекул, как PR–белки, по-видимому, может рассматриваться как запуск механизма преадаптации растений к возможному инфицированию, поскольку эти стрессовые факторы, безусловно, существенно снижают жизненный и энергетический потенциал растений, что делает их более уязвимыми при последующей патогенной агрессии. Таким образом, семейство PR–белков может вовлекаться в формирование устойчивости растений не только к фитопатогенам, но и к широкому кругу факторов и стрессовых ситуаций (Шакирова, 2001). Поэтому данный класс белков, который назван как «белки патогенеза», скорее принадлежат к стресс-индуцируемым или стрессовым белкам (Едрева, 1991; Jung et al., 1993; Ryan 2000). Исследование этой группы белков перспективно с точки зрения проблемы взаимоотношений растения и патогена, и для управления устойчивостью растений (Jouanin et al., 1998).

Применение ИТ

Применение ингибиторов трипсина основано на их защитной роли растений от поражения патогенами, вредителями и микроорганизмами. Было

показано, что ингибиторы трипсина из семян гречихи (Дунаевский и др., 1994а), ингибиторы трипсина и химотрипсина из капусты (*Brassicaceae*), ингибиторы цистеиновых протеиназ сахарного тростника (*Poaceae*) обладают противогрибковой активностью (Lorito et al., 1994; Soares-Costa, 2002).

Выявлена положительная корреляционная связь между активностью ингибиторов трипсина в зародышах семян люпина и устойчивостью растений к фузариозу. В ответ на заражение происходит накопление белков-ингибиторов протеиназ, причем у устойчивых сортов на 20-30% больше, чем у неустойчивых. Присутствие ингибиторов протеиназ в растениях авторы считают одним из механизмов устойчивости растений к болезням (Дорожкин и др., 1985; Домаш, 1997).

Обсуждается применение ингибитора трипсина, выделенного из вегетативных частей дерева личи – *Sapindus mukorassi* Gaertn. (*Sapindaceae*), в качестве возможного защитного вещества от патогенов (Liu et al., 2009). В литературе также имеются сведения о противогрибковой активности ИТ широкого спектра действия из семян некоторых видов семейства *Fabaceae* – *Glycine max* (L.) Merr. (Franco et al., 2004; Santos et al., 2008) и лекарственного растения *Mucuna pruriens* (L.) DC.) (Chandrashekharaiyah, 2013). Проводятся успешные исследования ингибиторов трипсина и химотрипсина из растений *Adenantha pavonina* L., *Cicer arietinum* L. этого же семейства, а также других видов из других семейств против широкого спектра вредителей растений (Norton, 1991; Abhay et al., 1999; Haq et al., 2004; Macedo et al., 2004; Kansal et al., 2008b).

Исследования по переносу генов ингибиторов протеиназ привели к созданию более 20 видов трансгенных растений, обладающих устойчивостью к определенным вредителям. Эти гены были использованы для выведения трансгенных культурных растений, которые включены в комплексные программы борьбы с вредителями (Lawrence, Koundal, 2002; Huang et al.,

2004). Генетический фон, разнообразие погодных условий, плодородие почв, недостаток влажности или внедрение насекомых – все это может влиять на эффективность производственных пестицидов на культурные растения (Benedict, 2003; Haq et al., 2004; Huang et al., 2004). В настоящее время развитие производства трансгенных растений, имеющих в составе гены ингибиторов экзогенных протеиназ, является перспективным для получения максимальных урожаев и минимизации потерь в связи с воздействием насекомых и вредителей на сельскохозяйственные культуры (Mandal et al., 2002; Yao, 2003; Abdeen et al., 2005; Carlini, Grossi, 2005; Edreva, 2005; Fan, Wu, 2005; Kansal et al., 2008b).

Например, скармливание трансгенных растений табака (*Nicotiana tabacum* L. Xanthi) и *Arabidopsis* Heynh (ecotype Wassilewskija) (Solanaceae), содержащих ингибиторы трипсина из горчицы (МТИ-2), личинкам египетского хлопкового червя (*Spodoptera littoralis* Boisdu.) в начальной стадии развития, привело к вредным для них эффектам. Это вызвало уменьшение их веса и смертность, что было скоррелировано с уменьшением повреждения листовой поверхности. У личинок, поедавших листья растений с пониженной экспрессией гена МТИ-2, вызывавшее низкий уровень трипсинингибирующей активности, не было выявлено увеличение смертности; по увеличению веса и развитию эта группа личинок была сравнима с контрольной. Низкий уровень МТИ-2 также привел к увеличению поврежденной листовой поверхности (De Leo et al., 1998; Harsulkar, 1999). Однако влияние ингибиторов различных протеиназ может негативно воздействовать и на полезных насекомых. Так, например, скармливание медоносным пчелам (*Apis mellifera* L.) пыльцы растений, содержащих соевые ингибиторы трипсина, негативно сказывается на росте и развитии их личинок (Sagili et al., 2005).

ИТ используются для идентификации и регистрации сортового

генофонда ведущих зерновых культур и их дикорастущих сородичей (Конарев и др., 2000).

Ряд исследований посвящен изучению антипитательных свойств растительных ингибиторов как веществ, подавляющих активность пищеварительных ферментов. Было показано, что высокое содержание ИП, богатых серой, в пище и в корме животных, не только снижает усвояемость белков, но и приводит к нарушению процесса пищеварения у человека и животных, так как эти гликопротеины и ингибиторы плохо перевариваются и уменьшают усвояемость белка (Sathe, 1981; Fernanda et al., 2000; Lajolo, Genovese, 2002; Tibe 2007).

Таким образом, высокобелковые бобовые растения содержат естественные компоненты, лектины, амилазы и ИП, которые могут отрицательно влиять на их питательные свойства. Анализ информации, представленной в различных исследованиях, об их антипитательной роли и о надлежащей обработке для инактивации, позволяет резюмировать, что длительный прием внутрь небольших уровней вряд ли представляет опасность для здоровья человека. С другой стороны, способность этих молекул ингибировать некоторые ферменты, такие как трипсин, и другие, может быть полезным инструментом в питании и фармакологии. Поэтому ингибиторы трипсина были также изучены как факторы, снижающие риск развития рака.

В настоящее время получены сведения о том, что в составе пищи эти вещества могут оказывать благоприятное воздействие на здоровье человека. ИП применяются для лечения широкого круга заболеваний, таких как панкреатит, аллергии и различные воспаления, связанные с повышением протеолитической активности (Richardson, 1977).

Исследования показали уменьшение возникновения рака молочной железы, толстой кишки и рака простаты в районах, где преобладающим

типом питания населения является вегетарианство. Есть сведения, что систематическое употребление в пищу продуктов, содержащих ингибиторы трипсина, препятствует развитию злокачественных заболеваний пищеварительной системы, таких как рак простаты и прямой кишки (Ибрагимов, 1999; Anderson, Wolf, 1995). Предположительно, в предотвращении этих видов рака ведущую роль играют используемые в пищу населением растения с высокой активностью ингибиторов протеиназ. Это наблюдение привело к проведению обширных исследований растительных ИП как средств химиопрофилактики рака (Birk, 2003; Troncoso, 2003; Troncoso, 2007; Sun, 2010; Fang, 2011; Chan et al., 2014). Обсуждается, например, использование в питании соевых бобов для лечения и профилактики рака (Robert, Walter, 1995; Miyagi et al., 1997). Есть данные о способности некоторых ИП предотвращать канцерогенез в естественных условиях и *in vitro*. Ранее были выделены противораковые растительные ИП, обладающие мощным воздействием, с уникальными характеристиками при экстремально низких молярных концентрациях (Kennedy, 1998a; 1998b). Концентрат ингибитора Vauman-Birk является одним из нескольких соединений, обладающим мощной противораковой активностью и минимальной токсичностью, используемый для проведения доклинических и клинических испытаний против предраковых поражений полости рта (Armstrong et al., 2003).

Имеются сведения о противомикробной активности ИП, выделенных из *Jatropha curcas* L. (Euphorbiaceae), *Abelmoschus moschatus* L. (Malvaceae) (Costa et al., 2014; Muni et al., 2014).

Несколько ИП растений, таких как ингибиторы трипсина из соевых бобов, доступные из коммерческих источников или получаемые в относительно больших количествах по низкой стоимости, были успешно использованы для аффинной очистки их заторможенных протеаз из самых

разнообразных источников (Richardson, 1977; 1991). ИП растений, активные по отношению к протеазам, регулирующим физиологические процессы человека, такие как пищеварение, оплодотворение, рост, дифференцировка тканей и органов, иммунологическая защита, заживление ран и апоптоз, имеют большой потенциал при использовании в терапевтических целях (Abdel-Meguid et al., 2000; Leung et al., 2000).

Протеолитические ферменты могут быть потенциально опасны для окружающего их белка, поэтому в живых организмах ингибиторы белка используются в качестве основного инструмента для регулирования протеолитической активности протеиназ (Bode, Huber, 2000).

Использование ингибиторов протеаз в медицине основано на работе протеиназно–ингибиторных систем, лежащих в основе функционирования важнейших физиологических процессов в организме человека (свертывание крови, фибринолиз, активация системы комплемента, ангиогенез, пищеварение и др.). При патологии протеиназно–ингибиторный баланс значительно смещается в сторону активации работы протеаз. По данным А.А. Коротких с соавт. (2010), чрезмерная активация протеолиза представляет один из наиболее общих молекулярных механизмов повреждения тканей в условиях патологии и, в частности, является важнейшим биохимическим механизмом развития фундаментального патологического процесса – воспаления (Lindstedt et al., 2004; Агус, 2013). Воспаление возникает при многих заболеваниях – язвы, альвеолиты, эмфизема, аневризмы, артриты и других (Lancaster et al., 2001; Akbasheva, 2007; Santos, Moreira, 2007; Nichols et al., 2008). Согласно этим данным, в настоящий момент протеиназы рассматриваются в качестве одного из факторов канцерогенеза (Morsi, Fotoh, 2001; Doherty F.J. et al., 2003; Søreide, 2008). Поэтому регулирование протеолиза в условиях патологии является актуальной проблемой в медицине. Возможным решением этой задачи

является исследование возможности использования ИП растительного происхождения в качестве фармацевтического регулятора протеолиза (Kennedy, 1998б; Losso, 2008).

Было показано снижение общей протеолитической и увеличение трипсин–ингибиторной активности сыворотки крови у здоровых молодых людей, принимавших соевые коктейли и печенье, обогащенное изолятом соевого белка (Бородин и др., 2003; Памирский и др., 2008). Продукты из сои, например, применяются в качестве средств диетотерапии и диетопрофилактики ряда заболеваний (Бородин и др., 2000). 10% от всех белков сои приходится на долю ингибитора трипсина (Моссе, Пернолле, 1986). В ходе термической обработки соевых продуктов до 80% ингибитора разрушается, 20% белков термостабильны и могут всасываться в кровь (Anderson, Wolf, 1995; Kennedy, 1998б). Представляет интерес выяснение возможности регуляции процессов протеолиза в организме с помощью приема соевых пищевых продуктов. Ранее было показано, что в опытах *in vitro* соевый ИТ оказывает выраженное влияние на процессы свертывания крови и фибринолиза. Таким образом, вполне вероятной представляется возможность регуляции процессов протеолиза в организме с помощью приема пищевых продуктов, содержащих ИТ (Памирский и др., 2010; Zhao et al., 2011).

В настоящее время, кроме того, проводятся поисковые исследования растительных источников ингибиторов протеолитических ферментов с целью создания на их основе лекарственных средств для лечения энзимопатий, сопровождающихся повышенной активацией протеолитических ферментов в организме (Сичкарь и др., 2001).

Семена различных сортов сои используются в кормлении животных (Топорова и др., 2005; Серебренников, 2009). Наилучшие результаты достигнуты при кормлении птицы кормами из необработанной сои с низкой

АИТ. При использовании кормов на основе автоклавированной сои с высокой АИТ результаты привеса массы птицы были достоверно ниже (Фисенко и др., 2014).

Все рассмотренные выше данные позволяют предположить, что ингибиторы протеолитических ферментов относятся к белкам, участвующим в ответных реакциях растений на изменяющиеся условия среды. Изменение активности протеиназ и их ингибиторов в тканях является неспецифической ответной реакцией растений на изменение условий обитания. PR-белки могут служить маркером развития системной приобретенной устойчивости (Шакирова, 2001). Выступая в качестве регуляторов активности протеиназ, ингибиторы протеолитических ферментов предотвращают преждевременный распад вновь синтезированных белков, способствуя тем самым поддержанию повышенной холодоустойчивости, а при закаливающих температурах – способствуют долговременной адаптации растений (Фролова и др., 2011). Адаптивная роль данной группы веществ проявляется в их защитных функциях при различных биотических и абиотических воздействиях на растения. Модификация активности ингибиторов протеиназ в тканях, по-видимому, является частью неспецифических реакций растений в ответ на действие стрессовых факторов биотического и абиотического характера. Об этом свидетельствуют факты накопления ингибиторов протеиназ в тканях одновременно с увеличением содержания других защитных соединений (фитоалексинов, лектинов, лигнинов) (Ибрагимов, 1999). Причем, увеличение содержания этих соединений в растительном организме индуцируется одними и теми же элиситорами, в роли которых могут выступать углеводсодержащие фрагменты клеточных стенок растений и грибов, а также некоторые фитогормоны (Walker-Simmons, Ryan, 1984; Тарчевский, 2001).

Ингибирование протеолитической активности белковыми молекулами

является важным механизмом поддержания гомеостатичности растительного организма. Уровень активности ингибиторов внеклеточных протеиназ микроорганизмов рекомендуется использовать в качестве теста для оценки исходного материала с целью оптимизации селекционного процесса, особенно в селекции на устойчивость к болезням, а также для оценки эффективности действия препаратов – иммуностимуляторов растений (Ибрагимов, 1999).

Регуляция метаболизма специфическими белками-ингибиторами протеиназ представляет собой важную часть механизмов поддержания структурной и функциональной целостности и жизнеспособности растительного организма при действии патогенных микроорганизмов и насекомых–вредителей. Ингибиторы протеаз из растений мощно ингибируют рост различных патогенных бактериальных и грибковых штаммов и, следовательно, это отличные кандидаты для разработки и использования в качестве новых противомикробных препаратов (Кладницкая и др., 1996; Ибрагимов, 1999; Зайнутдинова, 2001; Валуева, Мосолов, 2002; Walker-Simmons, Ryan, 1984; Ryan, 1992).

ИТ представляют интерес в качестве потенциальных источников генов устойчивости против вредителей и патогенов в трансгенных растениях и в качестве лекарственных средств с противовирусными и другими свойствами, а также маркеров для изучения разнообразия растений и эволюционных процессов. ИТ могут быть использованы и как генетические маркеры при выведении, сортов, обладающих устойчивостью к болезням и вредителям, создании эффективных защитных препаратов и симбиотических комплексов "растение-микроорганизм" с положительными характеристиками (Ибрагимов, 1999; Мосолов и др., 2001; Конарев, 2006; Lawrence, Koundal, 2002; Birk, 2003; Shewry, 2003).

Исходя из приведенных литературных данных, можно заключить, что трипсинингибирующая активность исследована, в основном, в семенах и других запасающих органах преимущественно у культурных растений. В дикорастущих бобовых растениях Южной Сибири активность этой группы веществ ранее не изучалась. Остаются неясными вопросы о динамике активности водорастворимых ИТ в листьях растений разных родов и видов семейства, о диапазоне значений активности этой группы веществ и их адаптивной роли в природных популяциях у перспективных бобовых растений. Их использование, например, в кормовых целях, должно основываться на изучении не только питательных свойств кормовых растений, но и на исследовании их антиалиментарных факторов. Кроме того, актуальность этих исследований обусловлена поиском видов и популяций бобовых растений в природных условиях с детерминированными значениями активности ИТ, в том числе для применения этой группы веществ в различных практических целях.

1.2. Морфоструктурные особенности растений в различных эколого–географических условиях как отражение адаптивного процесса

К бобовым относятся многие перспективные в кормовом и лекарственном отношении виды растений. Расширение кормовой базы для животноводства основано на проведении комплексных исследований перспективных видов растений, которые включают изучение возможно более широкого спектра их свойств. Ограниченное число исследований посвящено их отрицательным свойствам, к числу которых относится содержание ингибиторов трипсина, антиалиментарных веществ, препятствующих нормальному усвоению белка бобовых растений и снижающих их кормовые качества. Вместе с тем, отмечены ряд функциональных достоинств данной группы веществ, благодаря которым проводится активный поиск видов и

форм растений, содержащих различные модификации и изоформы ИТ, которые потенциально могут обладать новыми свойствами и использоваться в практических целях. Подобные исследования необходимо проводить для последующего отбора наиболее ценных видов и форм растений с установленными морфобиологическими и биохимическими характеристиками.

При изучении естественных популяций, когда нет возможности быстрой и адекватной оценки воздействий условий среды на определенные биохимические признаки, необходимо опираться на габитуальные характеристики растений при работе по отбору форм с целью установления возможных корреляций. Для этих же целей необходимо установление степени пластичности растений в различных экологических условиях, которая является отражением нормы реакции вида (Жученко, 2004). Как отмечено автором, «у многих сельскохозяйственных культур выявлены узкие пределы генетического разнообразия устойчивости к температурному стрессу, что является причиной низкого уровня толерантности. Возможности адаптивной эволюции видов расширяет высокая фенотипическая пластичность. Все адаптивные механизмы и структуры у растений обеспечивают не абсолютный и абстрактный, а относительный уровень адаптивности к конкретным экологическим условиям. Важную роль в приспособлении растений к неблагоприятным условиям играют морфологические адаптации, являющиеся лишь внешним показателем схемы адаптивного развития. Биоценотическая среда может выступать в роли фактора индукции различных аспектов изменчивости организмов. Анализ адаптационных процессов, происходящих на разных уровнях организации растений, начиная от молекулярного и клеточного до организменного, популяционного, и, в конечном итоге, видового и ценотического, позволяет понять многие общие закономерности эволюции» (там же, стр. 47).

Внешняя форма – это интегральная характеристика всей совокупности внутренних свойств и внешнее выражение жизненных процессов, протекающих на разных уровнях – от молекулярного до организменного. При непосредственном контакте со средой осуществляется поступление питательных веществ и энергии. Именно поэтому внешняя форма имеет особое значение для растений. Морфологические и морфогенетические особенности растения есть результат исторического процесса, протекающего в изменяющихся условиях внешней среды (Шафранова и др., 2009). В основе всех адаптаций, в том числе морфогенетических, лежат физиологические реакции. Даже кратковременное стрессовое воздействие нарушает физиологические процессы в клетке, снижая продуктивность фотосинтеза и интенсивность роста (Шмальгаузен, 1968). Для растений характерен высокий уровень экологической приспособленности к вегетационному периоду, так как не случайно прохождение основных этапов мейоза приходится на благоприятный интервал периода вегетации. Преобладание экзогенной регуляции ритмики роста над эндогенной является фундаментальным приспособительным свойством растений (Шевелуха, 1980).

Как уже показано выше, факторами внешней среды может индуцироваться образование ферментов, играющих адаптивную роль. Это органические и неорганические вещества, синтезирующиеся при биотических и абиотических воздействиях. Температура, химические вещества, недостаток питания, концентрация солей и др. условия вызывают специфические изменения в экспрессии генов (Жученко, 2004; стр. 56). На уровне целого растения, эти экологически индуцированные изменения в организации меристем влияют на развитие органов растений, их размеров и структуры метамеров, что может привести к пластическим изменениям их архитектуры (Wu, Stettler 1998; Huber et al., 1999). Важно и то, что морфологическая пластичность в органах растений может отражать

функциональные изменения (Dube, Morisset, 1996; Cordell et al., 1998; Zunzunegui et al., 2009). Изменения морфологических признаков входят в состав приспособительной нормы, они всегда имеют физиологическое или экологическое значение (Шмальгаузен, 1968).

Таким образом, для растений характерно явление изменчивости морфологических признаков, которая отражает приспособление растений к меняющимся условиям среды. Мы считаем, что пластичность признаков растений – это частный случай их изменчивости. Пластичность – это направленная изменчивость средних значений признаков у растений, проявляющаяся при воздействии каких – либо факторов среды и определяющая, в конечном счете, их габитус. В данной работе мы разделяем точку зрения Ю.А. Злобина (1989), согласно которой от изменчивости растений следует отличать их пластичность. Это обратимые, адаптивные изменения средних значений параметров (структур и функций), характеризующих статус особей при смене условий обитания. Автор отмечает, что, как правило, «пластичность адаптивна и обеспечивает сохранение жизнеспособности особей. В зоне действия фактора могут быть раскрыты закономерности изменения морфологического статуса растения. Однако не всегда уровень пластичности каждого отдельного признака обусловлен видовыми особенностями растения, что автор рассматривает как видоспецифичность пластичности. Изменчивость и пластичность морфогенетических параметров у растений – два разных их свойства». Мы согласны с точкой зрения автора о том, что параметры с общей высокой изменчивостью могут быть малопластичны по экологическим градиентам, а параметры со сравнительно низкой изменчивостью – по грациям факторов существенно менять свое значение. Пластичность параметров приводит к различиям облика растений, произрастающих в условиях эколого-ценотического оптимума или минимума. Особи одного и того же вида

растений, взятые из разных популяций, могут существенно отличаться по габитусу и морфоструктуре. Нельзя не согласиться с мнением автора о том, что изменчивость и пластичность включают в себя защитную компоненту, которая состоит в адаптивных изменениях в структуре и росте особей, компенсирующих неблагоприятные воздействия среды, а также с тем, что некоторые изменения морфологических параметров, оцениваемые индексом фиоценотической пластичности со знаком «-», такие, как сокращение общей высоты побегов или уменьшение расхода органического вещества на формирование стебля, в некоторых условиях играют полезную роль, способствуя выживанию растения» (там же, стр. 46).

Вызывают сомнения утверждения Ю.А.Злобина (1989) о том, что «у растений все морфологические признаки в той или иной степени пластичны». Вероятно, в данном случае следовало бы говорить об изменчивости признаков, которая действительно в определенной степени присуща всем морфологическим признакам растений.

Как нам удалось выявить при изучении литературных данных, исследования пластичности растений в настоящее время получили широкое распространение и базируются на исследовании индивидуальных морфометрических параметров растений в разных экологических условиях по грациям определенных факторов. Степень экологической пластичности видов обеспечивается «буферной емкостью» морфологической структуры, в рамках которой определенные адаптационные механизмы обеспечивают их существование в различных условиях среды (Ackerly et al., 2000; Sultan, 2003). Важнейшим этапом изучения пластичности, по нашему мнению, является анализ изменения средних значений морфологических параметров ценопопуляций растений в меняющихся условиях среды.

Большое структурное и функциональное разнообразие растений отмечается в условиях высокогорий. Габитус растений высокогорий

непосредственно связан с их экологическими особенностями (Волков, Кирпотин, 2003).

Согласно мнению ряда авторов, 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).

Исследования изменчивости и фенотипической пластичности растений в настоящее время привлекают большое внимание исследователей, занимающихся изучением абиотических воздействий на растения – света, температуры, воды и питательных веществ. В условиях эксперимента для определения моделей пластичности обычно изучаются клонированные инбредные генотипы растений, изученные в наборе контролируемых условий. При этом экспериментально исследуются определенные признаки для получения фенотипических характеристик при воздействии на растения разных факторов среды (Bazzaz, 1996; Stuefer et al., 1996; Ackerly et al., 2000; Weinig, 2000; Lankinen, 2001; Meyre et al., 2001; Wahl et al., 2001; Kolb et al., 2002; Schlichting, 2002; Sultan, 2003, 2004; Parelle et al., 2007; Silva et al., 2010; Gratani, 2013). Наиболее информативными, на наш взгляд, являются исследования видов, включающие комплекс признаков – физиологических, биохимических и морфологических, характеризующих растение как систему, составляющую единое структурное и функциональное целое (Виноградова и др., 2014; Spencer et al., 1994; Pintado et al., 1997; Walters, Reich, 2000; Gratani, 2003; Sack 2003; Ogaya, 2007; Matos et al., 2009; Gratani, 2012). В ряде работ рассматриваются подходы к интегральной количественной оценке фенотипической пластичности видов (Gratani et al., 2006; Valladares, 2006; Baquedano 2008). Такие подходы, при которых в исследования вовлечен комплекс

структурно-функциональных признаков, можно считать «функциональной морфологией» растений, (Sack 2003).

Нельзя не согласиться с тем, что крайне важны исследования, проведенные в естественных условиях. Именно так выявляются особенности развития, связывающие изменения, происходящие в растениях на молекулярном и биохимическом уровне, с изменениями в физиологии, распределении или локализации ресурсов, с их продуктивностью (Ackerly et al., 2000; Van Kleunen, Fischer, 2005; Valladares et al., 2007). Важность изучения растений в естественных условиях подчеркивается в исследованиях, посвященных углублению нашего понимания адаптации растений к местным условиям, что «требует комплексных исследований этих процессов в природных популяциях, с добавлением дальнейших теоретических разработок и исследований, связанных с местной адаптацией в экспериментальных модельных системах в контролируемых условиях» (Kawecki, Ebert, 2004).

Большое внимание уделяется исследованиям морфофизиологических и биохимических особенностей функционирования отдельных органов и систем растений, например, листового аппарата, в условиях неоднородной освещенности в разных частях лесного полога у древесных растений (Hayashi, 1985; Ashton, Berlyn, 1992; Barbero et al., 1992; Michaud et al., 1992; Terradas, 1992; Higo, 1994; Niinemets et al., 1998; Oleksyn et al., 1998; Palmroth et al., 1999; Valladares et al., 2000; Zavala et al., 2000; Balaguer et al., 2001; Mendes et al., 2001; Valladares et al., 2002; Pesoli et al., 2003; De Walt et al., 2004; Niinemets, Valladares, 2004; Yadav et al., 2004; Valladares et al., 2005; Sanchez-G'omez, 2006; Valladares et al., 2006; Markesteijn et al., 2007; Valladares et al., 2007; Baquedano et al., 2008; Nahum et al., 2008; Poorter et al., 2010; Yoshimura, 2010; Bonito et al., 2011; Catoni et al., 2012; Poorter et al., 2012; Wyka, 2012; Gratani et al., 2013; Longuetaud et al., 2013). У различных видов и экологических групп травянистых растений в различных условиях освещенности, температурного, водного режима и

минерального питания, изучены анатомо–морфологические особенности листьев. УФ-излучение, как основной компонент солнечной радиации, воздействующий на растения, в основном, влияет на состояние его листового аппарата, а на уровне организма – на формирование его адекватных форм (Чиркова, 2004). Морфологически это выражается в изменении их параметров. Есть сведения, что при избыточном воздействии УФ уменьшается длина листьев, их масса и листовая поверхность. Кроме того, изменения габитуса растений выражаются в редукции апикального роста, что часто ведет к активации меристем пазушных почек и появлению большего числа боковых побегов, изменению угла наклона листьев и, возможно, других структур (Wylie, 1951; McClendon, 1962; Kvet et al., 1969; Dengler, 1980; Lichtenthaler et al., 1981; McClendon, McMillen, 1982; Hirose, Werger, 1987; Evans, 1989; Dale, Causton, 1992; Mulkey, Pearcy, 1992; Evans, 1999; Niinemets, et al., 2003; Hikosaka, 2005; Niinemets, 2010).

Проводятся также экспериментальные исследования влияния разных условий среды на рост и развитие растений. S. Sultan (2003) отмечает оптимальное расположение листьев и боковых побегов у деревьев, распределение биомассы травянистых растений, в соответствии с градиентами среды. Исследовано экспериментальное влияние разного уровня освещенности на структурные особенности побегов у сортов кукурузы. Выявлено, что морфологические признаки реализуются наиболее полно лишь в условиях высокой освещенности. По мере улучшения освещенности увеличивается отношение общей площади листовой поверхности к единице высоты побега (Соколова и др., 1985).

Растения приспособляются различным образом к качеству и количеству радиации, преобладающей в месте их произрастания. Например, при освещенности большей, чем 13.5% от полного освещения, у двухлетних дубов происходит тормозящее действие на рост растяжением. Кроме того,

при большем освещении листья некоторых видов травянистых растений развивают меньшую фотосинтезирующую поверхность (Лархер, 1978). Лист растений относят к числу наиболее пластичных органов (форма и размеры варьируют в широких пределах). Форма листьев и их расположение влияет на интенсивность фотосинтеза. Архитектура растения обуславливает не только доступ прямого и рассеянного света к листьям, но и их температурный режим (Жученко 2004). Имеются и другие данные, согласно которым размеры и толщина листовых пластинок растений бореальной зоны мало соответствуют экологической приуроченности вида. В качестве ксероморфных признаков указываются мелкие размеры листьев (Василевская, 1954; Зверева, 1986; Гамалей, 1988; Буинова, Бадмаева, 1989). В условиях недостаточного водоснабжения, например, также происходит уменьшение площади листа, что ведет, соответственно, к снижению потерь при транспирации. Однако отмечается, что ведущую роль в адаптации фотосинтеза к условиям среды играет не морфологическое, а анатомическое строение листа (Иванова, 2014).

Кроме того, при изменении действия УФ-излучения происходят изменения и в цикле развития растений, что выражается в уменьшении продукции семян и ускорении перехода к старению. При повреждающем действии УФ-радиации уменьшается также биомасса растений (Чиркова, 2004). В ряде исследований предлагается подход, включающий изучение изменчивости в разных масштабах – от отдельных органов до индуцированной защиты растений (Hulme, 2008).

В естественных местообитаниях отдельные аспекты фенотипической изменчивости растений исследованы также в зависимости от воздействия различных трофических факторов. Так, вдоль климатического градиента в Израиле исследован кустарник *Pistacia lentiscus* L. (Anacardiaceae). Этот вид встречается в широком диапазоне экологических условий. Морфологические

параметры растений достоверно коррелируют с условиями местной окружающей среды, особенно с годовым количеством осадков и температурой (Nahum et al., 2008). Исследована возможность оценки фенотипической пластичности *Rubia peregrina* L. (Rubiaceae) по отношению к трофическим факторам (освещение, водный баланс и почвенное питание) с применением определенного ограниченного набора признаков, который можно использовать для оценки фенотипической пластичности в ответ на изменения в условиях окружающей среды, независимо от природы ресурса. Выявлено, что у растений данного вида фенотипический ответ их биомассы и структуры ее распределения в большей степени зависит от наличия питательных и водных ресурсов, чем от фактора светового воздействия. Изменения могут нести функциональное значение. Так, выявлено, что длина междоузлия, например, актуальна для оценки реакции растений на свет, но не на доступность питательных веществ и водных ресурсов (Navas, 2002).

Некоторыми авторами (Sack, 2006; Poorter et al., 2012) описываются методы разработки количественной оценки фенотипического отклика растений на воздействие определенных экологических факторов. В основном, в качестве модели используется признак изменения суммарной листовой поверхности в зависимости от освещения. Метод «метаанализа» фенотипической пластичности основан более чем на 1000 измерений, проведенных у 330 видов растений. Показано существенное достоверное снижение общей листовой поверхности листьев параллельно с увеличением воздействия факторов освещения и водоснабжения. У ряда видов древесных растений из засушливых условий были развиты более короткие стебли и более мелкие кроны относительно диаметра ствола, что, возможно, способствует уменьшению длины гидравлического пути и более успешному водоснабжению (Davidson, 2011; Poorter et al., 2012). В условиях воздействия высоких температур свыше 35–40°C скорость роста снижается, так как для большинства растений это максимальные температуры. При длительном

недостатке воды в тканях фаза растяжения клетки заканчивается быстрее, что приводит к укорочению стебля и корня, уменьшению размеров листьев (Полевой, 1989).

Сравнение пластичности инвазивных и местных видов, встречающихся в бедных питательными веществами средах обитания, показало аналогичные уровни эффективности использования ресурсов. Связи между пластичностью этих групп видов и эффективностью использования ими ресурсов, не отмечено (Hulme, 2008).

Согласно мнению А.А. Жученко (2004), термины «пластичность» и «стабильность» используются для характеристики потенциала модификационной и генетической изменчивости отдельных признаков или их групп и видов растений. Эта способность в варьирующих условиях внешней среды рассматривается автором в качестве основного приспособительного свойства живых организмов. Выявлено, например, что у родов *Achillea* L. и *Potentilla* L. (Rosaceae) разные признаки растений имеют неодинаковую пластичность. Так, пластичен размер вегетативных органов, число побегов, листьев, цветков, размер стеблей, опушенность органов. К непластичным относятся перистая форма листьев, зубчатость краев листьев, форма соцветий, признаки цветков. Автор указывает на то, что, как правило, широко распространенные виды оказываются наиболее изменчивыми и для каждого вида «шкала изменчивости» оказывается специфичной и «чем шире амплитуда пластичности, тем совершеннее приспособляемость данного вида к различным комбинациям факторов внешней среды». В данном случае, пластичность также трактуется автором как «величина, на которую изменяется степень проявления индивидуальных признаков генотипа в разных условиях внешней среды». При корреляционных взаимоотношениях изменение одного признака может приводить к изменению сопряженных с ним признаков. Как справедливо отмечено автором, это обеспечивает

сохранение динамического равновесия. Стабильность популяции в изменяющихся условиях внешней среды обеспечивается за счет сохранения гомеостаза отдельного генотипа и формирования популяции путем сочетания разных генотипов. При этом у каждого вида в отношении к различным экологическим факторам существуют свои пределы выносливости, или приспособительные градиенты (там же, т.1, стр. 59).

Таким образом, каждый вид обладает определенными адаптивными особенностями, что особенно отчетливо проявляется в смене условий существования в высокогорьях. Наиболее информативны исследования растений из природных ценопопуляций, в которых основой служит оценка их индивидуальной изменчивости. Такие растения могут существовать в различных экологических условиях, претерпевая изменения морфоструктуры и тем самым сохраняя жизнеспособность и продуктивность. При исследовании экологической пластичности растений необходимо, на основе анализа индивидуальной изменчивости растений, проводить оценку средних значений признаков по грациям экологических факторов.

Факторы, влияющие на растения и изменения, происходящие в растениях при увеличении абсолютной высоты произрастания в горах

Ключевым фактором «адаптогенеза» у растений при подъеме в горы является температурный режим окружающей среды, который оказывает важнейшее лимитирующее воздействие на их рост и развитие (Трунова, 2007; Гамалей, 2013; De la Vega, 1996). Вертикальный градиент климатических условий в горах представляет собой уникальную природную модель для исследования изменчивости растений на относительно небольшой территории (Поликарпов и др., 1986; Миркин, Наумова, 2011). Изменения, которым подвергаются растения в горных условиях, затрагивают их основные функции. Высокогорные местообитания «полезны» для оценки относительной важности экологических условий в процессе колонизации и инвазии

видов, так как они не являются однородными, и стрессовые климатические условия вызывают, в частности, фотоингибирование. Интенсивность света является одним из наиболее изменяющихся условий по высотным градиентам, что особенно ярко выражено на больших абсолютных высотах (Molina-Montenegro, 2012). Особый интерес представляет собой изменчивость растений именно в естественных популяциях в различных экологических условиях. По мнению S. Sultan (2005), фенотипическая изменчивость в природных популяциях влияет не только на экологические, но и, в конечном счете, на эволюционные процессы. Особенности радиационного режима высокогорий негативно сказываются на жизнедеятельности растений. 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, 2002). Нами отмечено, что постепенные изменения генетических или репродуктивных качеств с высотой у растений выявляются достаточно редко, возможно, потому, что различия микроэкологических условий в пределах локальных местообитаний вида имеют в ряде случаев большее влияние, чем устойчивые изменения по градиенту этого фактора (Stocklin et al., 2009).

Температурный режим высокогорной зоны отличается максимальными показателями пространственной и временной динамики. Для высокогорий характерен краткий вегетационный период и низкие ночные температуры. Это определяет высокую частоту циклов замерзания и оттаивания влаги (Волков, 2002). Основным экологическим фактором, лимитирующим жизнь растений в высокогорьях, является температурный режим их местообитаний, который вызывает различные функциональные нарушения органов растений, физиологическую сухость и т.д. Основным фактором, ограничивающим рост растений в высокогорных местах обитания, являются экстремальные температуры (Larcher et al., 2010).

Исследованы процессы, происходящие в побегах некоторых альпийских растений при промерзании. После образования льда, которое произошло в ножке или у основания репродуктивного побега, лед дальше распространяется по тканям данного побега. Однако отмечено, что в тканях соседних побегов образования льда не происходит (Nacker et al., 2011). В европейских Альпах, например, подушковидные растения способны к стремительным корректировкам метаболизма в условиях экстремальных температур, что очень важно для выживания в высокогорном климате (Larcher et al., 2010). Из-за высокой неоднородности экологических условий в горах емкость каждого генотипа включает в себя несколько проявляющихся фенотипов, что является явным преимуществом для сохранения и выживания альпийских растений (Kuss et al., 2008).

Показано, что с увеличением абсолютной высоты произрастания у некоторых видов растений в горах Альп уменьшается удельная листовая поверхность. Это «индикатор таких экофизиологических характеристик, как относительная скорость роста и стрессоустойчивость». Площадь листовой поверхности подвержена сильной фенотипической пластичности и уменьшается с увеличением абсолютной высоты, на которой размещены экспериментальные посадки растений (600, 1235 и 1850 м). Кроме того, с увеличением высоты над уровнем моря увеличивается толщина листовой пластинки, ее палисадность, высота эпидермальных клеток и число устьиц. То есть, увеличивается ксероморфность строения листьев (Scheepens et al., 2010).

В более южных широтах, в горных условиях Гавайских островов, отмечена противоположная тенденция. Растения *Pennisetum setaceum* (Forssk.) Chiov. (Poaceae), выращиваемые при низкой температуре, характеризовались пониженной удельной площадью листьев. Растения данного вида, выращенные в условиях высокой температуры, имели большую массу листьев. Наибольшую общую площадь листьев формировали растения,

собранные с высокогорных популяций, затем – растения этого вида из средних высот и, соответственно, из популяций, приуроченных к низким высотам (Williams, Black, 1993). По мнению некоторых авторов, морфологическая пластичность размеров листа более актуальна для определения адаптации к высокой освещенности, чем биохимические свойства листьев, в то время как биохимические адаптации к низкой освещенности имеют ту же величину, что и анатомические изменения (Niinemets et al., 1998).

Помимо количества света, которое возрастает при увеличении абсолютной высоты, к стрессовым воздействиям относится, например, ветер. Раскрыты механизмы адаптации растений к стрессовым воздействиям, проявляющиеся посредством воздействия этилена, выделяемого растениями, подвергшимися стрессу (сильный ветер). При воздействии ветра на растения, например, *Stellaria longipes* Goldie (Caryophyllaceae), происходит выделение этилена, ингибирующего рост побегов альпийского экотипа данного вида (Emery et al., 1994). Механическое повреждающее воздействие ветра изучено на примере семи видов семейства Brassicaceae Burnett. Результаты по исследованию тигмоморфогенеза были получены на модельных системах, преимущественно, на растениях рода *Arabidopsis* Heynh. in Holl & Heynh. По мнению авторов, с экологической точки зрения необходимо проводить полевые исследования по воздействию тигмоморфогенеза на репродуктивный успех растений в природных популяциях и в сельском хозяйстве. Необходимо изучать условия, в которых ветер может оказывать существенное влияние на урожайность (Courtney, Piglucci, 2005).

Суровые условия высокогорий лимитируют прирост биомассы, что приводит к тенденции миниатюризации растений. Миниатюризация – это пассивная реакция растений на сложные условия, которая обеспечивает их обитание в более комфортных условиях «высокогорного герпетобия» (приземного слоя воздуха) (Мазуренко, 1986; Волков, 2008). У некоторых

растений миниатюризация закреплена генетически. Смысл такого ограничения размеров в том, что в высокогорьях растения не могут вырасти из размеров своего микроэктопа, в пределах которого возможно их существование, в результате чего растения экономят ресурсы. Однако в природе наибольшее значение для растений имеет выживание и репродукция. Высокая биологическая продуктивность для растений высокогорий важна в первую очередь как фактор, обеспечивающий их существование и репродукцию в экстремальных условиях (Волков, 2001). Редукция нефотосинтезирующих надземных органов растений в высокогорьях связана с необходимостью экономии энергии; с другой стороны, плагиотропность и геофитизация способствуют уменьшению механической роли стеблей и, соответственно, их небольшой относительной доли в фитомассе (Волков, 2008). В экстремальных условиях растения формируют такой минимум генеративных органов, который они могут обеспечить необходимыми веществами для созревания. В результате уровень устойчивости в популяциях возрастает, так как неустойчивые растения устраняются отбором. Это происходит в условиях длительного и сильного стресса (Малиновский, 2004).

К комплексу «пассивных адаптаций» относятся «устойчивость многих высокогорных растений к низким температурам и заморозкам (включая перенесение неблагоприятных условий в замороженном состоянии и восстановление функциональности после оттаивания), снижение температурного порога, устойчивость к перегреву и высыханию и другие особенности, способствующие увеличению устойчивости растения к негативным воздействиям окружающей среды без изменения показателей в сфере жизнедеятельности» (Волков, 2002). Автор справедливо утверждает, что в продолжительном эволюционном балансе «наиболее важное значение имеет не скорость размножения, а выживание организма в неблагоприятных

условиях среды. При этом, хотя бы часть популяций должна ежегодно быть готовой к семенной репродукции, затрачивая на образование цветков значительные энергетические ресурсы. По-видимому, семенное возобновление в подобных условиях является наиболее энергозатратным репродуктивным усилием, но подобная стратегия окупается благодаря эффективной ассимиляции и значительной продолжительности жизни высокогорных растений. Истинный уровень адаптации растений определяется интегральным результатом взаимодействия его морфологических, физиологических, биоритмологических, репродуктивных и других особенностей, обеспечивающих растениям индивидуальные стратегии существования в пространстве – времени и повышающих степень их целесообразности» (Волков, 2008).

В литературе представлен ряд работ, посвященных морфологическим изменениям в растениях, наблюдающихся при продвижении растений на север или в горы. Общей чертой для северных районов и гор Южной Сибири является то, что в высоких широтах вегетационный период ограничен коротким летом, а температура воздуха, в среднем, намного ниже, чем во время вегетационного периода в средних широтах (Лархер, 1978). Так, проведен морфологический анализ представителей рода *Vaccinium* L. (Ericaceae) при продвижении к Арктике. При этом наблюдается уменьшение высоты растений, числа метамеров побега; длина междоузлий сокращается в 2–4 раза, уменьшается площадь листочков, размеры вегетативных органов (листьев, почек) и генеративных (цветков, плодов, семян). Сокращается число заложившихся листьев, в соцветиях закладывается меньшее число цветков, сокращается число замещающих побегов. Остается открытым вопрос о причинах миниатюризации растений при продвижении на Север (Василевская, Меньшакова, 2000). Возможно, уменьшение площади листьев

связано с сокращением числа клеточных делений, что является адаптацией к короткому вегетационному периоду (Борисовская, Хитун, 1986).

В высотном градиенте проведено изучение анатомических особенностей листьев, фотосинтетической активности, содержания пигментов, общего количества белков у луговых растений, произрастающих в высотном градиенте 1400–2450 м над уровнем моря (н. ур. м.) на Малом Кавказе (Чхубианишвили и др., 2009). Выявлен достоверно более высокий уровень накопления белка в высокогорьях в условиях высоких доз УФ-радиации. Авторами высказывается предположение о подавлении синтеза обычных белков и индукции синтеза стрессовых белков в этих условиях (Coldwell et al., 1983; Vogelmann 1993).

Проведено исследование различных образцов тритикале и мягкой пшеницы, выращиваемых на разных абсолютных высотах в Дагестане. Оно показало, что «с возрастанием высоты над уровнем моря отмечено существенное варьирование показателей качественных признаков: увеличение «облиственности» стеблей и уменьшение «осыпаемости» зерна. Авторами отмечено, что весовые признаки положительно коррелируют с качественным признаком «облиственность» и отрицательно – с «осыпаемостью» зерна. С увеличением высоты над уровнем моря продуктивность колосьев уменьшается, показатели вегетативной биомассы увеличиваются. Удлинение этапов онтогенеза в горных условиях ведет к увеличению вегетативной массы и снижению вызреваемости колосьев. Выявлено, что у большинства образцов тритикале оптимум продуктивности основных хозяйственно–ценных признаков достигается на высотах 1100–1650 м н. ур. м. и начинает уменьшаться выше 1850 м н. ур. м., тогда как у большинства сортов мягкой пшеницы оптимальные условия приурочены к равнинным зонам» (Анатов, 2011).

Исследование эндемика Южного Урала *Dianthus acicularis* Fisch. ex Ledeb. (Caryophyllaceae) показало, что у растений данного вида наиболее изменчивыми оказались признаки числа репродуктивных побегов и диаметр подушек, которые являются экологическими индикаторами. Длина репродуктивного побега и число метамеров – биологические индикаторы. Число цветков и число метамеров – наименее изменчивые признаки (генетические индикаторы). Конвергентную онтогенетическую тактику на градиенте ухудшения условий роста демонстрируют диаметр подушки и число репродуктивных побегов. Остальные признаки – дивергентную онтогенетическую тактику (Верещак, 2011).

Изучение жизненных форм растений проведено в высокогорьях Центрального Кавказа. Благоприятные климатические условия для растений наблюдаются в субальпийском поясе (1850–2000 м н. ур. м.). Жизненные формы субнивального пояса (2950–3100 м н. ур. м.) специализированы к суровым условиям существования (резкие суточные колебания воздуха и поверхности почвы). Отмечена модификация растений *Leontodon hispidus* L. (Asteraceae), *Polygonum carneum* C. Koch. (Polygonaceae) и других видов, которые становятся более распростертыми, некоторые принимают даже подушковидную форму; ассимиляционная поверхность увеличивается, опушение становится более сильным, значительно возрастает количество вегетативных побегов и т. д. Узлы кущения находятся под поверхностью почвы. Эколого-физиологические показатели находятся в прямой зависимости от биоморфы и в большинстве случаев именно она определяет ту или иную их величину (Гамцемлидзе, 1977). Почти все жизненные формы этого пояса специализированы (Нахуцришвили, 1974). Отмечено, что в условиях высокогорий Кавказа «биоморфологические адаптации следует рассматривать как реакцию растений на сильную солнечную радиацию и значительный перегрев поверхности субстрата и приземного слоя воздуха.

Эти же адаптации способствуют перенесению в течение вегетационного периода резкого охлаждения приземного слоя воздуха и почвы» (Нахуцришвили, 1977). Морфологические особенности проявляются на видовом уровне в различных местообитаниях. У *Centaurea cheiranthifolia* (Willd.) Sojak (Asteraceae) в относительно благоприятных условиях формируются высокие побеги и отмечена большая их облиственность, а в высокогорных условиях формируется максимальное количество цветков. У других изученных видов растений (*Betonica grandiflora* Stev. ex Wild. (Lamiaceae), *Polygonum carneum* C. Koch. (Polygonaceae) и *Veronica gentianoides* Vahl. (Plantaginaceae) морфологических различий в условиях различных высокогорных местообитаний не наблюдается (Тулашвили, Хецуриани, 1977).

Б.Н. Головкин (1973) отмечал, что для большинства растений, пересаженных в высокогорья, отмечено возникновение карликовости. У этих растений наблюдается укорочение междоузлий, уменьшение числа стеблевых листьев, часто возникает бесстебельность. Размеры органов уменьшаются. Листья становятся меньше и толще. Характерной чертой таких растений является усиление бокового ветвления побегов. Однако у ряда видов в горных условиях этот процесс отсутствует (Гамалей, 2013). Также Б.Н. Головкин (1973) отмечал, что роль пазушных почек в развитии многолетников специфична и отличается от роли терминальной почки. Развитие побегов из пазушных почек определяет интенсивность ветвления растений и, тем самым, их общий габитус. Также у растений, пересаженных в условия высокогорий, отмечалось формирование цветков невысоко над уровнем почвы, что происходило не от уменьшения длины и числа междоузлий, а связано с заложением цветков в пазухах нижних листьев. Автор отмечает, что при интродукции в условиях Полярно-альпийского ботанического сада наблюдается общее увеличение числа цветков и соцветий

в растениях. Отмечено также уменьшение размеров листьев, например, у *Lupinaster pentaphyllus* Moench (Fabaceae), которое автор связывает с периодической засухой, наблюдаемой в условиях Заполярья в течение вегетационного периода. Это, по мнению автора, также приводит к подавлению роста ортотропных генеративных побегов у растений данного вида и формированию сидячих соцветий. Соотношение числа генеративных и вегетативных побегов у многолетних растений с моноциклическими побегами также меняется при переселении в условия Заполярья, сдвигаясь в сторону увеличения побегов с неполным циклом развития. Однократное цветение в течение одного вегетационного периода, по-видимому, следует считать наиболее молодым типом цветения, образовавшимся в условиях дифференциации года на два периода для цветения растений – благоприятный и неблагоприятный. Между цветениями растения находятся в состоянии относительного покоя. Оно вырабатывалось исторически и эволюционно как приспособление к перенесению неблагоприятных условий, при которых растение находится в виде той или иной формы зачатков, в данном случае, зимующих почек. Сравнительный анализ условий высокогорий и северных районов проводился Б.Н. Головкиным (1973) для выяснения условий формирования микротермных приспособлений у растений и в поисках аналогий при использовании опыта растениеводства в данных районах. Комплексы условий в высокогорьях более южных широт и в полярных условиях Севера имеют много общего. К общим климатическим чертам относятся низкие положительные температуры воздуха и почвы летом, высокая вероятность возникновения летних заморозков и малая продолжительность вегетационного периода. Таким образом, условия в северных горных странах близки в климатическом отношении к арктическим областям. Интенсивность излучения в горах высока во всех участках спектра, особенно в его ультрафиолетовой части. Краткость вегетационного периода

характерна для субарктических и арктических районов и наблюдается также в верхних поясах гор умеренных областей (Головкин, 1973).

Таким образом, к числу приспособлений к экстремальным условиям среды относятся минимизация размеров побегов, что связано с коротким периодом роста, элиминация боковых почек, а также усиление метамерной изменчивости органов, что снижает вероятность повреждений вегетативных и генеративных органов (Усманов, 2001). В горных условиях (как и при продвижении или пересадке видов на Север) растения в той или иной степени испытывают стрессовые воздействия различной природы. Эти воздействия затрагивают приспособительные механизмы различного уровня – от молекулярного и клеточного до формирования определенных морфологических изменений, которые являются индикатором происходящих в растениях адаптивных процессов. В условиях стресса растения формируют только такой минимум генеративных органов, который они смогут обеспечить необходимыми веществами для нормального созревания семян. Для растений, обитающих в высоких широтах и высокогорьях, характерна редукция роста осевых органов и укорочение побегов, которые отмирают после каждой вегетации. Розетки или куртины таких растений формируют укороченные побеги разного возраста. По мнению Ю.В. Гамалея (2013), такие морфологические формы являются специфическим ответом на общую низкую температуру обитания, постоянно блокирующую транспортные и ростовые процессы растений, и на резкие перепады температуры в течение суток (Гамалей, 2004). Горные экологические ниши автором характеризуются как подвергающиеся высокой инсоляции, низкой температуре и обилию влаги. Также автор отмечает, что «чем благоприятнее климат, тем выше интенсивность всех функций растений». Энергетический баланс в растениях в высокогорьях поддерживается благодаря лимитации роста. Карликовость жизненных форм арктических и альпийских растений

интегрально отражает подавление холодом транспорта и роста. Автор отмечает, что на перенос в фитокамеры с более благоприятными температурными условиями многие представители арктических или альпийских флор отвечают более активными процессами жизнедеятельности – вспышкой реализации транспортных и ростовых процессов. Биохимической характеристикой криофильности у растений является повышение уровня сахаров в апопласте листа и состав сахаров экссудата (Гамалей, 2013).

На уровне популяции в период стресса и истощения гибнут те индивидуумы, у которых генетическая норма реакции на данный фактор ограничена узкими пределами. На данном уровне, в стрессовую реакцию включается отбор, т. к. семенное потомство образуют генетически более устойчивые растения. Предпосылка к этому – вариабельность уровня устойчивости к тому или иному фактору или группе факторов. Холодоустойчивость повышается при воздействии закалки. Она ускоряется при остановке ростовых процессов, а для некоторых видов растений – при укороченном фотопериоде (Полевой, 1989).

Таким образом, растения приспосабливаются к изменению условий окружающей среды двумя основными способами: индивидуальной экспрессией фенотипической пластичности (норма реакции) и в течение смены поколений путем изменений в популяциях, что влечет за собой определенные эволюционные изменения (Конарев, 2006). Диапазон адаптивных приспособлений вегетативных органов растений очень велик, чем частично и компенсируется их прикрепленность к субстрату. Разные вегетативные органы растений обладают различной способностью к модификационной изменчивости. Адаптивные модификации вегетативных органов растений играют важную роль в процессе естественного отбора, в том числе при образовании экотипов вида (Жученко, 2004).

У некоторых видов растения в плохих условиях роста могут увеличить пропорциональное распределение ресурсов к органам размножения, чтобы поддерживать заданный уровень репродуктивного выхода, несмотря на сокращение общей биомассы. Таким образом, различия между таксонами в формах пластичности развития могут быть важным аспектом адаптивного разнообразия, способствующего их экологической узости или широте (Sultan, 2003).

В исследовании комплекса морфобиологических характеристик необходимо вовлечение изучения корреляционных связей признаков. Взаимодействие между относительно независимыми структурами или процессами может повышать адаптивность системы (Шильяк, 1994). При наличии жестких связей отказ одного из элементов системы приводит к нарушениям работы всей системы. Наличие относительно независимых параллельных механизмов адаптации даже при отказе одного из них не приведет к необратимым изменениям системы в целом. Жесткая связь между элементами может придать нестабильность системе в целом. Как правило, отрицательно коррелируют накопление биомассы и устойчивость растений (Жученко, 1990). Отрицательно могут коррелировать признаки, связанные с процессами вегетативного и генеративного размножения (Усманов, 2001).

Наличие корреляционных связей у растений, вероятно, обусловлено тем, что экологическая дифференциация среди местных популяций в определенных местообитаниях происходила одновременно. Наиболее коррелируемыми являются количественные признаки, особенно их комплексы, характеризующие органы, функции или растение в целом. Один из результатов интегративности онтогенетической адаптации – сопряженная изменчивость большого числа признаков (Жученко, 2004).

Важная роль в детерминации коррелятивных связей между количественными признаками принадлежит плейотропному действию

полигенов и сцеплению. Система корреляции ограничивает возможность свободного и координированного изменения отдельных частей организма (Шмальгаузен, 1968).

В экологии растений отнесение к одной жизненной форме предполагает одинаковый путь приспособления растений к среде (Волков, Кирпотин, 2003). Однако многие авторы справедливо отмечают, что габитус растения, который, безусловно, несет приспособительное значение, не отражает всей совокупности адаптаций растений к условиям окружающей их среды. Кроме морфологических, существуют физиологические, анатомические, биоритмологические и другие адаптации, не всегда полно коррелирующие с внешним обликом. Более того, морфологические признаки являются конечным «продуктом» тех физиологических и биохимических изменений, которые происходят в растениях в процессе их взаимодействия с окружающей средой (Чиркова, 2002; Жученко, 2004; Волков, 2008).

Связь изменений на биохимическом уровне с изменениями габитуса растений осуществляется при воздействии различных факторов, биотических или антропогенных, на рецепторные системы растений. Это формирует восприятие сигнала, который посредством его трансдукции, влияет на формирование различных модификаций белка. Затем происходят биохимические реакции, приводящие к изменению генной экспрессии и ведущие к появлению метаболических ответов растения на данные воздействия. В частности, происходит синтез стрессовых гормонов и стрессовых белков, который посредством физиологических реакций в растениях ведет к определенным морфологическим ответам растений на эти воздействия (Клеточные..., 2003).

К одним и тем же условиям внешней среды разные виды могут приспособиться за счет различных механизмов и способов. И, наоборот, за счет одного механизма может обеспечиваться приспособление к различным

факторам среды. В основе индивидуальной адаптации растений лежит модификационная изменчивость комплекса приспособительных реакций – физиологических, биохимических и других. За их счет растение способно обеспечивать жизнедеятельность и продуцировать потомство, приспособляясь к долговременным изменениям условий внешней среды (Жученко, 2004).

Таким образом, при обзоре литературных данных показано, что при исследовании приспособительного процесса растений проводятся комплексные исследования, включающие анатомо-морфологические, биохимические, физиологические и другие показатели растений, раскрывающие адаптивную роль каждой из этих характеристик. Исследование АИТ в листьях у бобовых растений из природных ценопопуляций до сих пор не проводилось. Неясны вопросы, касающиеся, например, наличия или отсутствия фоновых значений АИТ у представителей разных родов и видов бобовых, изменчивости значений признака у растений в различных эколого-географических условиях, а также участия этой группы веществ в процессах онтогенетического и сезонного развития. Не совсем ясна антистрессовая функция ИТ у представителей семейства, не решен вопрос о том, происходит ли увеличение активности ИТ, либо ее снижение при определенных стрессовых воздействиях на растения.

Необходимо выявить наличие активности ИТ у каждого растения из природных ценопопуляций у бобовых растений, так как его формирование является результатом воздействия комплекса биотических и абиотических факторов, действующих на растение в течение неопределенно долгого времени в данных эколого-географических условиях.

Опираясь на известные к настоящему времени литературные данные о причинно-следственных связях, возникающих в растениях в процессе жизнедеятельности, необходимо выявить не только структурное, но и

функциональное многообразие у изучаемых видов растений. Характеристика изменчивости и пластичности значений АИТ будет более эффективна при сравнении с визуально учитываемыми признаками морфоструктуры растений у видов семейства Fabaceae в различных эколого-географических условиях. Изменчивость растений в различных условиях проявляется фенотипически и фиксируется при проведении исследований их морфологических характеристик. Эти признаки, в первую очередь, отражают способы адаптации в различных экологических условиях, состояние растений и их положение в пространстве, которое целиком определяет их жизнедеятельность в изменяющихся условиях среды. Каждый вид по-своему адаптируется к этим условиям.

Таким образом, исходя из результатов исследований, в том числе экспериментальных, проведенных у культурных растений, нами оценена возможность изучения изменчивости значений АИТ в процессе роста и развития, в различных эколого-географических условиях, а также в эксперименте при индуцированных стрессовых воздействиях у дикорастущих и культурных представителей семейства. Для интерпретации данных проведен подбор наиболее адекватных методов математического анализа.

Исчерпывающие данные об этих процессах можно получить при изучении этих характеристик в природных ценопопуляциях у видов с широким географическим или экологическим ареалом.

Глава 2. ОБЪЕКТЫ, МЕТОДЫ И РАЙОНЫ ПРОВЕДЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ

Надземная часть растений кормового назначения используется без тепловой обработки, а для лекарственных целей – после небольшой тепловой обработки. Поэтому в качестве ценных кормовых и лекарственных растений желательно использовать виды и формы растений с низкой АИТ. Виды с высокой АИТ перспективны для поиска новых источников ИТ.

Для оценки антипитательных свойств растений, перспективных для практического использования, нами исследована АИТ у 16 видов (144 популяции) семейства Fabaceae в природных условиях в Южной Сибири и интродуцированных в лесной и лесостепной зонах Западной Сибири.

Для проведения скрининга виды и популяции бобовых растений отобраны не случайно. В культуре АИТ изучена у местных и инорайонных видов, хорошо зарекомендовавших себя в условиях интродукции в лесной и лесостепной зонах Западной Сибири. Эти виды характеризуются как наиболее долговечные, устойчивые и формирующие высокопродуктивные интродукционные популяции в течение многих лет культивирования (Жмудь и др., 2008; Килина и др., 2009). Решение задач по исследованию динамики АИТ (сезонной, при повреждениях, а также годичной изменчивости) проведено у перспективных для культивирования видов рода *Hedysarum* L., которые служат источником биологически активных веществ: *Hedysarum alpinum* L. (копеечник альпийский) – в культуре, *Hedysarum theinum* Krasnob. (к. чайный) – в природе и культуре, и у трех видов – только в природных условиях: *H. gmelinii* Ledeb. (к. Гмелина), *H. neglectum* Ledeb. (к. забытого), и эндемичного для Сибири вида *H. austrosibiricum* Fedtsch. (к. южносибирского).

Выбор объектов для исследования изменчивости и пластичности АИТ в природных условиях обусловлен, главным образом, их значительным

морфологическим полиморфизмом и широким экологическим ареалом, так как для проведения исследований необходимы выборки определенного объема. Вследствие этого, нами изучены виды с достаточно высокой ценотической ролью в сообществах. Основные объекты исследований в природных условиях – лесостепные виды бобовых растений *Astragalus austrosibiricus* Schischkin, *A. mongholicus* Bunge s.l. и *Hedysarum gmelinii*, распространенные в широком диапазоне экологических условий. По литературным сведениям (Пленник, 1971, 1976) и нашим собственным данным, эти виды в условиях гор Южной Сибири обычны и в местах обитания встречаются в достаточно большом обилии (cop1-cop2). Такие виды, как *A. austrosibiricus* и *A. mongholicus* являются перспективными кормовыми растениям в Горном Алтае и Восточной Сибири (Ларин и др., 1951; Пленник, 1976). Отмечены их лекарственные свойства (Киселева и др., 1991; Растительные ..., 2010). В природных условиях с этой целью также изучен эндемичный для Сибири *H. austrosibiricum*.

2.1. Характеристика изучаемых видов рода *Hedysarum*: систематическое положение, ареал, экология, практическое применение

Многие сибирские виды рода *Hedysarum* относятся к перспективным кормовым и лекарственным растениям (Ларин и др., 1951; Яковлев, 1991; Растительные..., 2010). Это *H. gmelinii*, *H. neglectum*, *H. alpinum*, *H. theinum* и *H. austrosibiricum*. Исследованы их жизненные формы, онтогенез и возрастная структура ценопопуляций, биолого – морфологические и некоторые биохимические характеристики (Сыева, Шурова, 2007; Сыева и др., 2008). Представители рода распространены исключительно во внетропических странах северного полушария, где встречается больше половины всего числа видов рода (Федченко, 1902). Такие виды этого рода, как представители секции *Gamotion*, *H. austrosibiricum* и *H. consanguineum*

ДС., приуроченные к высокогорьям, являются, вероятно, результатом дифференциации бореально-лесного вида *H. alpinum*, происходившей в ледниковые эпохи плейстоцена, который, более всего близок к предковым формам (Положий, 1964б).

Растения рода *Hedysarum* применяются для лечения сердечных, легочных, простудных и кожных заболеваний вирусной природы. Их лекарственные свойства обусловлены уникальным набором биологически активных веществ, в число которых входят флавоноиды, ксантоны, полисахариды и другие вещества, обнаруженные в различных органах растений – листьях, стеблях, соцветиях и корнях растений у 22 видов рода (Высочина и др., 2011).

Hedysarum alpinum – многолетнее травянистое растение, произрастающее на сырых лугах, в разреженных лесах Западной и Восточной Сибири, на Дальнем Востоке (Амурская область), на севере Монголии, Китая и Корейского полуострова (Курбатский, 1994). Особенно широко вид распространен в лесостепной зоне Читинской области. В европейской части России встречается до Мурманской обл., в Заволжье, где обитает на лугах, в березовых и сосновых лесах, среди кустарников, на лесных полянах и опушках, окраинах болот, в луговых степях, на обрывах берегов, песчано-галечниковых отмелях и обнажениях известняка. $2n=14$ (Васильева, 1987). Это перспективное кормовое и ценное лекарственное растение (Ларин и др., 1951; Растительные ресурсы, 1987; Растительные ресурсы..., 2010) (рис. 1).

В надземной части *H. alpinum* обнаружены сапонины (Хамидуллина и др., 2002), флавоноиды (гиперозид, полистахозид, хедизерит-1), дубильные вещества, ксантоны (мангиферин и изомангиферин), кумарины, алкалоиды (следы), полисахариды, аскорбиновая кислота – до 137.5 мг%. В корнях содержатся крахмал, сапонины, полисахариды, флавоноиды и кумарины (Маркова и др., 1985).

Из надземной части *H. alpinum* был получен препарат высокой противовирусной активности «Алпизарин» (Вичканова и др., 1987). *H. alpinum* широко применяется в тибетской, китайской, дальневосточной медицине при лечении простудных заболеваний вирусной природы, сердечных и хронических легочных заболеваний, атеросклероза и как хорошее болеутоляющее средство



Рис. 1. *Hedysarum alpinum* в культуре в ЦСБС СО РАН (г. Новосибирск).

(Растительные..., 1987; Растительные..., 2010). Настой надземной части *H. alpinum* используют для промывания ран при экземе, кожных заболеваниях. Отвар корней применяют в качестве отхаркивающего средства при кашле, бронхитах и туберкулёзе лёгких, а также в качестве седативного средства при нервных расстройствах, бессоннице, эпилепсии, при сердечных

болях и атеросклерозе (Телятьев, 1985). В настоящее время этот вид выращивается в коллекциях многих ботанических садов: в Главном ботаническом саду РАН (г. Москва) и в филиале Ботанического сада Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (Биологического факультета) «Аптекарьский огород» (г. Москва), в Ботаническом институте им. В.Л. Комарова РАН (г. Санкт-Петербург), в Институте Цитологии и Генетики СО РАН (г. Новосибирск) (Зиннер и др., 2010).

В листьях *H. alpinum* найден широкий спектр биологически активных веществ. Особенно ценным является наличие в его надземной части ксантонов. Кроме того, он является источником флавоноидов, так как в его надземной части отмечено их высокое содержание (Высочина и др., 2011).

Hedysarum theinum – многолетнее травянистое растение, редкий для Сибири высокогорный альпийский вид, имеющий дизъюнктивный центрально-азиатский, южносибирский ареал (Курбатский, 1994). *H. theinum* был выделен из копеечника забытого (*Hedysarum neglectum*) как самостоятельный вид (Красноборов и др., 1985). Встречается в пределах Горного Алтая в достаточно узком диапазоне экологических условий – в пределах высокогорного пояса растительности, в прилегающих районах лесного пояса на лесных, альпийских и субальпийских лугах, на каменистых склонах (Курбатский, 1994; Котухов и др., 2006; Красная..., 2007).

Особый интерес представляет собой использование растений этого вида в практических целях. В надземной части *H. theinum* содержатся моносахара, дисахара, дубильные вещества, витамин С, каротин, вещества ксантоновой природы – мангиферин и изомангиферин. Исследованиями последних лет установлено наличие в подземной части *H. theinum* олигомерных катехинов, изофлавонов, бутилфенолов, жирных кислот – пальмитиновой, линоленовой, олеиновой, бегеновой и лигноцериновой

(Агафонова (Дорогина), Володарская, (Нечепуренко), 2000; Неретина и др., 2004; Нечепуренко и др., 2007; Кукушкина и др., 2011). Разработаны протоколы микрклонального размножения перспективных образцов (Вдовиченко и др., 2007; Новикова и др., 2008; Эрст и др., 2014). Подземная часть *H. theinum* является основным компонентом большого количества биологически активных добавок. Проведены исследования содержания фенольных соединений в надземной части и корнях, определен качественный состав жирных кислот, аминокислот, сахаров, микро- и макроэлементов (Сыева и др., 2008). Изучена структура 22 ценопопуляций данного вида на Алтае (Карнаухова и др., 2013).

H. theinum широко используется в народной медицине Алтая. Вследствие нерегулируемых заготовок природные ресурсы этого вида значительно истощаются. В настоящий момент *H. theinum* занесен в Красную книгу Республики Алтай (Красная..., 1996, 2007).

Мы предположили, что растения *H. theinum* являются потенциальными источниками кормового белка, так как ближайший родственник этого вида, копеечник забытый (*Hedysarum neglectum* Ledeb.), поедается крупным рогатым скотом и представляет интерес как хорошее кормовое растение (Ларин и др., 1951). Этот редкий для Сибири вид нами выбран в качестве модельного объекта для проведения исследований по АИТ. Основанием для выбора явилась перспективность его использования не только в качестве лекарственного, но и кормового растения, так как в надземной части растений нами обнаружено достаточно высокое содержание белка (Жмудь, Зиннер, 2011). Для определения перспективности выращивания *H. theinum* в качестве кормового растения нами были проведены сравнительные исследования АИТ в листьях у растений вида в природных условиях и в культуре. В условиях культуры в лесной зоне Западной Сибири в СибБС ТГУ (г. Томск) вид выращивается с 1993 г. и характеризуется высокими

показателями продуктивности, засухоустойчивости и зимостойкости (Свиридова, Зиннер, 2007; 2008). В естественных условиях *H. theinum* устойчив и произрастает в пределах определенных местообитаний в течение ряда лет, благодаря чему в таких ценопопуляциях стало возможным проведение многолетних исследований растений вида. Данные факты послужили основой для исследований *H. theinum* в качестве модельного объекта.

В ЦСБС СО РАН (г. Новосибирск) *H. theinum* интродуцирован впервые Р.Я. Пленник в 1982 году. В настоящее время продолжается создание в ЦСБС СО РАН (г. Новосибирск) устойчивых интродукционных популяций этого вида (Карнаухова, 2007). В культуре нами исследована АИТ у нескольких устойчивых особей *H. theinum* в 1999–2014 гг.

Hedysarum gmelinii относится к моноцентрическим многоглавым каудексообразующим стержнекорневым полурозеточным поликарпическим растениям с монокарпическими генеративными удлиненными побегами (Карнаухова, 2009). Это гемикриптофит, ксеромезофит, произрастающий в широком диапазоне экологических условий (Кузнецова, Пленник, 1975). В Центральной части России изредка встречается в Поволжье и Приуралье, где является одним из самых малочисленных и уязвимых видов рода (Ильина, 2007); обычен в Самарской, Оренбургской областях, в республиках Татарстан и Башкортостан, на каменистых склонах и в разнотравно–злаковых степях, где отмечается его способность к заселению эродированных земель (Васильева, 1987; Ильина, 2007; Мулдашев и др., 2009). В европейской части ареала *H. gmelinii* распространен в лесостепной и степной зонах, и на западе достигает правобережья Волги. В пределах европейской части России вид встречается на карбонатных породах или карбонатизированных песчаниках, являясь преимущественно петрофитно–степным кальцефильным видом (Ильина, 2007; Мулдашев и др., 2009; Митрошенкова, 2014). Вид включен в

Красные книги Самарской области (Ильина, 2007) и Республики Башкортостан с присвоением 3 категории редкости – «редкий вид» (Мулдашев и др., 2009). *H. gmelinii* – горно-степной вид с обширным восточноевропейско-сибирским ареалом (Курбатский, 1994; Мулдашев и др., 2009). У растений данного вида отмечена большая пластичность в условиях недостаточной влажности, позволяющая виду существовать в большом диапазоне экологических условий – от лесостепных и луговых до типично степных фитоценозов (Пленник, 1971; Растения..., 1988; Сыева и др., 2008; Карнаухова, 2009).

H. gmelinii описан в Китае, где произрастает на высотах 800-1800 м н. ур. м. в провинциях Ганьсу, Хэбэй, Хэнань, Внутренняя Монголия, Нинся, Шаньси, Северный Синьцзян (Fu, 2010).

Встречается в степных сообществах Алтайского Края (Манеев, 2004). В Зауралье *H. gmelinii* встречается преимущественно в лесостепных сообществах – от предгорной до высокогорной холодной лесостепи, по классификации Н.И. Макуниной (2011). В пределах Юго-Восточного Алтая *H. gmelinii* произрастает в высокогорной степи (1400–1500 м), что в данном районе является типичным для этого вида. *H. gmelinii* является перспективным полезным видом флоры Южной Сибири, который может быть использован в качестве кормового, декоративного и лекарственного (Ларин и др., 1951; Кузнецова, Пленник, 1975; Сыева и др., 2008; Растительные..., 2010). В Южной Сибири (Горный Алтай, Хакасия, западное побережье оз. Байкал и др.) в различных эколого–фитоценологических условиях произрастания и при антропогенном воздействии изучен онтогенез *H. gmelinii*. У *H. gmelinii* простой полный онтогенез, включающий четыре периода и десять возрастных состояний, однотипный во всех исследованных условиях произрастания, продолжительностью около 50 лет. Наиболее высокие биометрические показатели *H. gmelinii* зафиксированы в предгорьях

Кузнецкого Алатау и других местообитаниях с достаточным увлажнением, семенная продуктивность – в Прибайкалье (Карнаухова, 2009).

В.Н. Ильина (2007) отмечает, что по сравнению с западной частью ареала, в центральной части в популяциях *H. gmelinii* преобладают зрелые генеративные растения, но их доля ниже, чем у «поволжских» на 20 %. В отличие от популяций западного фрагмента ареала, здесь чаще встречаются сенильные особи, а онтогенетический спектр имеет два пика, так как заметную роль играют виргинильные растения.

В растениях *H. gmelinii* исследовано содержание микро– и макроэлементов в различных экологических условиях. Выявлены ЦП, в растениях которых происходит наибольшее их накопление (Шурова, Сыева, 2007). Отмеченное содержание флавоноидов (2.6 %) составляет значительно меньшую величину, чем в растениях этого рода секции *Gamotion* (Высочина и др., 2011).

Hedysarum austrosibiricum (копеечник южносибирский) – длинностебельный длинностержнекорневой каудексовый многоглавый базисимподиальный травянистый поликарпик с монокарпическими побегами удлиненного типа. Это растение с почками возобновления закрытого типа, которое на протяжении большей части онтогенеза существует в виде единого компактного образования, т.е. относится к группе моноцентрических биоморф (Кузнецова, 1975; Сыева и др., 2008). Размножение вида осуществляется только семенным путем. Это эндемичный вид с дизъюнктивным ареалом, включающим в себя горные участки Средней Азии и произрастающий, в основном, в высокогорном поясе Юга Сибири. Растет на крупнотравных и мелкотравных альпийских и субальпийских лугах, на каменистых осыпях и в горной тундре (Пленник, 1971; Курбатский, 1994). Подвергается выпасу, являясь кормовым растением (Ларин и др., 1951). Содержание белкового азота варьирует от 2.4 до 5.9% (Карнаухова, Сыева,

2002). Содержание белка в растениях вида достаточно высокое и составляет 20.4–23.2%. Наибольшее количество сырого протеина обнаружено у растений на сырых альпийских лугах на высоте 2100–2300 м н. ур. м., наименьшее – у растений, произрастающих на альпийских и субальпийских лугах (1900–2000 м н. ур. м.) (Сыева и др., 2008). *H. austrosibiricum* является, кроме того, перспективным лекарственным растением, так как в нем отмечается довольно высокое содержание флавоноидов – до 9.8% и других биологически активных веществ (Растительные..., 2010; Высочина и др., 2011). Изучен микроэлементный состав растений в естественных условиях (Сыева и др., 2008).

Таким образом, данные виды рода *Hedysarum* с широким ареалом – перспективные в кормовом и лекарственном отношении растения, АИТ у которых ранее не исследовалась.

2.2. Характеристика изучаемых видов рода *Astragalus*:

систематическое положение, ареал, экология, практическое применение

Род *Astragalus* (Астрагал) на территории Сибири представлен 92 видами (Выдрина, 1994), из них 18 видов являются эндемичными и подлежат охране на государственном уровне (Семенова, 2007; Красная книга..., 2008.) Многие виды этого рода используются в качестве кормовых и лекарственных растений (Растительные..., 2010).

Astragalus austrosibiricus Schischkin (А. южносибирский) относится к группе стержнекорневых многоглавых травянистых базисимподиальных поликарпиков с монокарпическими удлинёнными побегами полурозеточного типа и открытыми почками возобновления (Пленник, 1976; Жмудь, Нозирова (Денисова), 2002).

A. austrosibiricus, согласно современным представлениям, относится к секции *Onobrychium* Bunge (Выдрина, 1994). По литературным данным,

представители вида обычны в Западной и Восточной Сибири, в Казахстане и Монголии. Встречаются в пределах широкого спектра экологических условий. Вид обычно занимает местообитания с пониженной задернованностью почвенного покрова и произрастает на опушках леса, осыпях, галечниках и обочинах дорог. *A. austrosibiricus* произрастает в сухих, орошаемых, опустыненных, крупнодерновинных степях, по галечникам и берегам рек и оврагов (Пленник, 1976; Выдрина, 1994). *A. austrosibiricus* относится к лесостепным видам (Банникова, 1998).

Вид произрастает на открытых каменистых склонах, опушках лиственничных лесов, в луговых степях Западной, Средней и Восточной Сибири, Северном Казахстане и Северной Монголии. $2n=16, 32$ (Выдрина, 1994). Вид достаточно полиморфный, с евразийским (подтип южноазиатско–европейский) и азиатским (подтип монголо–сибирский) типами ареала (Пленник, 1976). Является перспективным кормовым растением в Горном Алтае (Ларин и др., 1951, Пленник, 1976). Отмечены его лекарственные свойства (Киселева и др., 1991; Растительные..., 2010).

Представители этого вида дифференцируются с близкородственными видами секции *Onobrychium* – *Astragalus adsurgens* Pallas (А. приподнимающийся) и *A. inopinatus* Boriss (А. неожиданный). Отмечено, что в Средней Сибири преобладают переходные формы между этими видами и *A. austrosibiricus* (Выдрина, 1994). Для проведения исследований нами отобраны представители вида с диагностическими характеристиками, не вызывающими сомнений в их таксономической принадлежности.

Astragalus mongholicus (Астрагал монгольский) (секция *Cenantrum* Koch.) – стержнекорневое поликарпическое моноцентрическое растение, ксерофит. Произрастает в пределах Западной и Восточной Сибири, в Приамурье, Западной Европе и Северной Монголии, на Корейском полуострове, где приурочен к разреженным лиственничникам, опушкам,

открытым склонам, влажным и остепненным лугам, встречается в степях (Выдрина, 1994). В естественных условиях произрастает в пределах различных лесостепных районов (Банникова, 1998). В Тянь-Шане распространен в Джунгарском Алатау, где произрастает на лугах и лесных опушках. Растения содержат сапонины, алкалоиды. Вид широко используется в восточной медицине (Байтенов, 1977).

A. mongholicus – древний вид, входящий в состав третичной флоры, который отличается высокой экологической пластичностью, образуя ряд экологических форм (Положий, 1964б). Объем видов данной секции не всегда однозначно оценивается различными авторами (Крылов, 1933; Гончаров, 1947; Выдрина, 1994). Неоднократно предпринимались попытки определения объема видов, что было связано, в основном, с их практическим использованием (Dong et al., 2003). Проведены комплексные хемотаксономические исследования вида, в том числе с привлечением биохимических и молекулярно–генетических маркеров (Сиднева, 2006; Кривенко и др., 2013; Pui, Noi, 2006). Для разделения видов секции хемотаксономические исследования показали эффективность их применения при использовании гликозидного состава флавоноидов (Сиднева, 2006). В результате проведенных нами исследований электрофоретических спектров полипептидов семян видов рода *Astragalus* секции *Cenantrum* (*A. propinquus* Schischk., *A. membranaceus* (Fischer) Bunge и *A. frigidus* (L.) A. Gray) установлено, что, по данным кластерного анализа, *A. propinquus* и *A. membranaceus* – наиболее генетически гетерогенные виды, и их образцы не образовали отдельных клад. Внутривидовая изменчивость этих двух представителей секции по полипептидным спектрам семян практически такая же, как и межвидовая, что подтверждается средними значениями коэффициентов сходства внутри и между этими видами (Дорогина и др., 2012).

Объем и название вида в данной работе дано согласно его современной трактовке (Podlech et al., 2013). По нашим данным, наиболее часто вид встречается в разреженных лесах, занимая местообитания в опушечной части смешанных и хвойных лесов и изредка выходя на осыпи или на степную территорию (приложение 10). В пределах лесостепных участков вид встречается в относительно небольшом диапазоне экологических условий, играя роль ассектатора (Алексеева, 2000). Онтогенез, некоторые эколого-биологические особенности вида, продуктивность ценопопуляций в условиях конкретных местообитаний изучены в пределах Западного Забайкалья и Горного Алтая. Выявлены эколого–фитоценотические условия, определяющие стабильное развитие вида (Пленник, 1971, 1976; Алексеева, 2000).

Во всех частях растений *A. mongholicus* (*A. propinquus*) найдены биологически активные вещества, что обуславливает их широкое применение в народной медицине, а также в тибетской, китайской, японской, корейской и научной монгольской медицинах (Киселева и др., 1991; Растительные..., 2010; Dong et al., 2003; Pui, Noi, 2006).

2.3. Материалы и методы исследований

Исследования АИТ проведены в 2001–2014 годах в естественных условиях Алтайского края (АК), Республики Алтай (РА), Республики Хакасия (РХ), Республики Бурятия (РБ) и Иркутской области (ИО). В культуре – в Центральном сибирском ботаническом саду Сибирского отделения Российской Академии Наук (ЦСБС СО РАН, г. Новосибирск) и в Сибирском ботаническом саду Томского Государственного Университета (СибБС ТГУ, г. Томск).

Изучение диапазона изменчивости АИТ было проведено в листьях у 16 видов бобовых растений, принадлежащих следующим родам: *Astragalus* L.,

Vicia L., *Trifolium* L., *Hedysarum* L. и *Lathyrus* L. Для сравнения определяли АИТ в семенах 4 сортов сои (*Glycine* L.): (СибНИИСхоз–6 и СибНИИК–315 (Кемеровская область, пос. Шарап), СибНИИК–315 и ООО Викор – в СибБС ТГУ (г. Томск). Индивидуальная изменчивость АИТ в листьях изучена у 4 видов в выборках из 94 природных и интродуцированных популяций. Нами проведены следующие исследования.

1. Годичная изменчивость АИТ изучена в природных условиях и в культуре. В выборках из природных ценопопуляций (ЦП) исследованы следующие виды: *A. austrosibiricus* (4 ЦП), *H. austrosibiricum* (2 ЦП), *H. gmelinii* (4 ЦП) и *H. theinum* (3 ЦП), значения АИТ у которых определены в разные годы наблюдений в пределах одних и тех же местообитаний. В культуре – у *Hedysarum alpinum* (ЦСБС СО РАН) и *H. theinum* (СибБС ТГУ).
2. Динамика АИТ в течение вегетационного периода в разные фазы сезонного развития в культуре изучена у четырех видов в ЦСБС СО РАН: *H. alpinum*, *H. flavescens* Regel. et Schmalh., *H. theinum* и *T. pannonicum* Jacq. и у двух видов – в СибБС ТГУ: *H. alpinum* и *H. theinum*. В природных условиях – у растений *H. theinum*.
3. Онтогенетическая изменчивость АИТ изучена в природных условиях у редкого для Сибири вида *A. sericeocanus*, эндемичного вида *H. austrosibiricum* и у полиморфного вида *H. gmelinii*. В культуре – в средних образцах листьев у *H. alpinum* и *H. theinum* в СибБС ТГУ. Онтогенетические состояния всех изученных видов определены на основе литературных данных и собственных исследований (Алексеева, 2000; Карнаухова, 2000; Жмудь, Нозирова (Денисова), 2002; Карнаухова, Сыева, 2002; Сыева и др., 2008; Карнаухова, 2009; Жмудь и др., 2012; Кривенко и др., 2013).
4. Динамика АИТ при искусственной дефолиации осевых генеративных побегов (удалении листьев) изучена у растений в культуре и природных условиях через определенные промежутки времени. В культуре – у

H. alpinum и *H. theinum* (ЦСБС СО РАН и СибБС ТГУ) (индивидуальные образцы и средние пробы). Дефолиация проведена у живых маркированных растений в контроле, затем через сутки и 10 дней (первый этап экспериментов). На каждом из живых растений удаляли 1-2 листа в средней части одного осевого генеративного побега. На втором этапе экспериментов АИТ изучена при проведении поминутного удаления листьев у живых растений *H. theinum* (в культуре и в природных условиях). Растения *H. theinum* изучены в фазе бутонизации в СибБС ТГУ; в фазе бутонизации и плодоношения – в природных условиях (РА, Усть-Коксинский р-н, окр. пос. Кайтанак, подножие горы Красной). Динамика АИТ при проведении дефолиации в фазе цветения в природных условиях исследована у трех видов бобовых растений: *H. theinum* (2 ЦП), *H. austrosibiricum* (1 ЦП) и *H. gmelinii* (1 ЦП).

При искусственной дефолиации проводили изучение АИТ в листьях осевого генеративного побега, удаляя их по одному, с интервалом в 1–5 минут, по секундомеру, у живого маркированного растения. Все опыты проводились в течение 15 минут. В данных экспериментах проводили поочередное удаление 4-5 листьев с одного генеративного побега модельного растения. В эксперименте одновременно участвовали 4-5 растений.

Изменчивость и пластичность АИТ в разных эколого-географических условиях исследована в природных ценопопуляциях в листьях у растений четырех видов: 36 ЦП *H. gmelinii*, 9 ЦП *H. austrosibiricum*, 17 ЦП *A. mongholicus* и 32 ЦП *A. austrosibiricus*. В природных условиях у одних и тех же особей этих видов в сравнительном плане изучена, кроме того, морфоструктура генеративных побегов.

В сравнительном плане АИТ исследована также в семенах устойчивых и перспективных для выращивания в лесостепной зоне Западной Сибири шести интродуцированных видов из трех родов (Жмудь и др., 2008; Килина и

др., 2009). Из рода *Astragalus*: *A. cicer* L. (астрагал нутовый), *A. onobrychis* L. (а. эспарцетный); из рода *Trifolium* L.: *T. ambiguum* Vieb. (к. сходный), *T. medium* L. (к. средний) и *T. pannonicum* Jacq. (к. паннонский) и из рода *Hedysarum* L. - *H. alpinum* L. (к. альпийский). Также в сравнительном плане нами определена активность ИТ в пищевых продуктах: в зерне яровых сортов мягкой пшеницы (Белан и др., 2010) и в устричных грибах (*Pleurotus ostreatus* (Jacq.) P.Kumm.) (Жмудь и др., 2007).

Методика исследования АИТ

Исследованные значения АИТ в листьях у бобовых растений выражены в миллиграммах чистого бычьего трипсина, связанного ингибитором, на 1 г воздушно-сухой муки листьев (мг/г сухого веса). Согласно методу Ю.Я. Гофмана и И.М. Вайсблая (1976), в качестве субстрата для исследования активности ингибиторов трипсина использован БАПА (N^a -бензоил-DL-аргинин-п-нитроанилид). Используются реактивы (БАПА и бычий трипсин) производства ISN–Biomedical (США). Метод адаптирован нами для изучения АИТ в листьях бобовых растений на основе методики, изложенной в работе Л.Р. Раджабова с соавт. (1980) и в руководстве «Методы биохимического исследования...» (1987) для определения АИТ в семенах бобовых растений, а также других методик (Erlanger et al., 1961). Данный метод основан на спектрофотометрическом измерении величины оптической плотности продуктов распада белкового субстрата (БАПА) под действием трипсина, при длине волны 405 нм. Добавление ингибиторов, связывающих трипсин, сопровождается уменьшением экстинкции. В качестве буфера использовали 0,05 М трис–HCL–0,02 М CaCl₂. Определение величины АИТ проводили при pH=7.7. Масса навески составила 0.025–0.1 г.

Определение активности ИТ в воздушно-сухих листьях (влажность 6%) проводили в соответствии с протоколом, разработанным для семян Л.Р.

Раджабовым с соавт. (1980). Адаптация методики определения АИТ для изучения этого признака в листьях заключается в следующем:

1. Водорастворимые ингибиторы трипсина извлекали встряхиванием в пенициллиновых флаконах (емкостью 10 мл) до получения однородной суспензии, которую затем выдерживали в холодильнике в течение ночи. По стандартной методике извлечение проводится при перемешивании на холоде в течение 1 часа.

2. Нами подобраны соотношения мука-вода: 1:50 – для извлечения ИТ из листьев видов рода *Astragalus*; 1:400 – из листьев растений рода *Hedysarum*, 1:500 – из семян *Glycine max*. По стандартной методике определения АИТ в семенах *Glycine max* это соотношение составляет 1:200.

При выражении АИТ в миллиграммах чистого трипсина, связанного ингибитором, на 1 г муки, расчет произведен по формуле, согласно принятому руководству (Методы..., 1987):

$$X = \frac{(D_{ст} - D_0) V k}{V_1 n} \frac{C f}{D_{ст}},$$

где $D_{ст}$ – оптическая плотность стандарта за вычетом оптической плотности контроля; D_0 – оптическая плотность опыта за вычетом соответствующей ей оптической плотности контроля; V – общий объем экстракта, $см^3$; k – кратность разведения; n – масса навески муки, г; C – количество трипсина в инкубационной смеси, мг; f – поправка на активный фермент (0.64); V_1 – объем экстракта, взятого для определения (Методы..., 1987).

Для изучения индивидуальной изменчивости АИТ в листьях у каждого изучаемого растения взяты 1–2 срединных сложных листа одного генеративного осевого побега. Затем листья высушивались на воздухе. В природных условиях внутривидовая изменчивость АИТ в листьях исследована в средневозрастных генеративных растениях. Размер выборки из ЦП составил, в среднем, от 10 до 30 зрелых генеративных особей – тех же, у

которых изучена морфоструктура генеративных побегов. Таким образом, АИТ и морфологические признаки изучены в выборках из 24 ЦП *H. gmelinii*, 9 ЦП *H. austrosibiricum*, 18 ЦП *A. mongholicus* и 25 ЦП *A. austrosibiricus*. Только АИТ изучена дополнительно у растений 12 ЦП *H. gmelinii* и 9 ЦП *A. austrosibiricus*.

Таким образом, всего исследована АИТ в листьях у особей 36 ЦП *H. gmelinii*, 9 ЦП *H. austrosibiricum*, 18 ЦП *A. mongholicus* и 34 ЦП *A. austrosibiricus*, что составляет 96 ЦП у 4 видов растений. Индивидуальная изменчивость АИТ изучена более чем у 1100 особей. Некоторые ЦП были исследованы в течение 2 лет наблюдений. В этом случае они, если это не оговаривается дополнительно, представлены как отдельные ЦП.

Активность водорастворимых ИТ в семенах у перспективных для выращивания в лесостепной зоне Западной Сибири кормовых видов Fabaceae (Жмудь и др., 2008; Килина и др., 2009) изучена в средних образцах. Муку из семян обезжиривали ацетоном, просушивали при комнатной температуре и определяли АИТ в мг ингибированного трипсина на 1 г воздушно-сухой муки (мг/г сухого веса). Извлечение ингибиторов проводили в соотношении мука – вода 1:50–1:100, перемешивали встряхиванием в течение 30 сек и оставляли на ночь в холодильнике. После проведения определения АИТ по протоколу, аналогичному определению АИТ в листьях, полученные растворы дополнительно центрифугировали в течение 5 мин при 6000 g для удаления опалесцирующей взвеси и получения прозрачного раствора для спектрофотометрического исследования.

Изучение АИТ в плодовых телах грибов вешенки проводили в муке, полученной из воздушно-сухих плодовых тел, используемых в качестве пищевых продуктов, по методике изучения АИТ в листьях бобовых растений при соотношении мука-вода 1:50 (Жмудь и др., 2007). При изучении АИТ в семенах ржи (*Secale cereale* L.) извлекали кислоторастворимую фракцию

ингибиторов трипсина, так как активность водорастворимой фракции этой группы веществ в семенах злаковых культур крайне незначительна (Белан и др., 2010). Для извлечения использовали 0.1 н раствор соляной кислоты (HCL), после чего полученный раствор перед определением АИТ нейтрализовали 0.1 н раствором щелочи.

Низкими считали значения АИТ, не превышающие 20 мг/г сухого веса, средними – от 20 до 40 мг/г сухого веса, значения АИТ свыше 40 мг/г сухого веса определены нами как высокие.

Исследование морфоструктуры побегов растений в различных эколого-географических условиях

Комплексное исследование вида предполагает сравнительное изучение изменчивости количественных морфологических признаков и биохимического полиморфизма (Глотов, 1983). Такая процедура, начинающаяся с рассмотрения вида на возможно более обширном материале из различных экологических условий, позволяет получить объективное представление об изменчивости и потенциале вида и, в конечном счете, научно обоснованно решать проблемы его рационального использования. Нами изучен комплекс морфологических признаков для исследования изменчивости и пластичности четырех видов растений в различных эколого-географических условиях.

Эколого-морфологические особенности растений изучены в 2001–2013 годах маршрутно–полустационарным методом в выборках из ценопопуляций, состоящих, в среднем, из 10-15 растений в средневозрастном генеративном онтогенетическом состоянии в фазе цветения – начала плодоношения. Морфологические признаки исследованы у индивидуальных растений в выборках из 25 ЦП *A. austrosibiricus*, 17 ЦП *A. mongholicus*, 9 ЦП *H. austrosibiricum* и 24 ЦП *H. gmelinii* на высотах 180–2200 м н. ур. м. Для сравнения изменчивости, присущей растениям в горных условиях, у растений

A. mongholicus изучены морфологические признаки в условиях равнинной лесостепи в культуре в ЦСБС СО РАН. У каждого растения изучены 15 метрических и аллометрических морфологических признаков. Их названия в некоторых таблицах в тексте приведены в виде аббревиатуры и расшифрованы внизу таблиц или в списке сокращений. В числах с десятичной дробью в качестве разделителя применяется точка.

Биометрические показатели обработаны классическими методами вариационной статистики, корреляционного и дисперсионного анализов (Рокицкий, 1973; Мамаев, 1975; Зайцев, 1984, 1991). Построение диаграмм и графиков проведено с использованием пакетов программ «Excel» и «Statistica 6.0»; достоверность данных обсуждена с использованием различных доверительных уровней по критерию Стьюдента: $P_1 = 0.95$; $P_2 = 0.99$; $P_3 = 0.999$. В основном, в работе обсуждаются значения, достоверные при $P_1 = 0.95$. При оценке значимости коэффициентов корреляции учитываются объемы исследуемых выборок (число степеней свободы) (Зайцев, 1984).

Варьирование значений признаков считали очень низким при значениях $C_v = 0-7\%$, низким – $8-12\%$, средним – $13-20\%$, высоким – $21-40\%$, очень высоким считали варьирование более 40% (Мамаев, 1975).

Основной структурно–биологической единицей, которая используется в данной работе при анализе изменчивости вегетативного тела растения, является осевой годичный генеративный побег, развивающийся из зимующей почки в течение одного вегетационного периода. Фактически он является единицей ритма, структурно отражающей процесс роста за один период вегетации. Согласно литературным данным, «для многолетних трав основной структурной единицей, повторяющейся в составе растения, является «монокарпический побег». Такой побег образуется обычно из пазушной почки на каудексе растения, растет в течение одного или нескольких лет и завершается соцветием. После плодоношения надземная часть побега

отмирает» (Серебряков, 1952; с. 114). Годичные побеги – это «структурные элементы, совокупность которых образует тело многолетнего растения» (Шафранова и др., 2009). Общее число метамеров монокарпического побега – достаточно постоянный видовой признак. Он может варьировать у представителей данного вида, но и варьирование, и соотношение числа метамеров в разных зонах побега, подчинены определенной числовой закономерности, связанной с емкостью почки (Шафранова и др., 2009).

Изучение корреляций используется в тех случаях, когда необходимо сделать оценку степени интеграции и «помогает понять принципы организации сложных живых систем, их эволюции» (Годин, 2009; с. 110). Анализ пластичности морфоструктуры побегов у изучаемых видов в разных эколого-географических условиях проведен с использованием методики определения варьирования и скоррелированности морфологических признаков (Ростова, 2002). Для оценки сопряженной изменчивости признаков нами использован коэффициент детерминации (Rch^2) – средний квадрат коэффициента множественной корреляции, вычисленный для каждого из признаков у изучаемых видов на основе корреляционных матриц (Ростова, 2002). Коэффициент детерминации вычислен, исходя из среднего уровня связей каждого их признаков, с другими (Ростова, 2002; стр. 15). В соответствии с разработкой автора, изучаемые морфологические признаки растений нами распределены по группам на основе их варьирования и детерминированности, что основано на «анализе изменения силы и структуры связей отдельных признаков и сопоставление с различиями по средним значениям и по размаху варьирования» (Ростова, 2002). Оценка проведена в преобразованных корреляционных матрицах после нормирования значений (в программе Excel) по формуле: $(M_i - m) / \sigma$, где M_i – значение признака, m – среднее значение признака, σ – стандартное

отклонение. Вычисляются средние значения квадратов коэффициентов корреляции для каждого признака по формуле (Ростова, 1999):

$$Rch^2 = (R_1^2) + (R_2^2) + \dots (R_n^2) / (n-1).$$

При проведении данного анализа в работе детерминированными считаем признаки с $Rch^2 \geq 0.1$. Признаки с более низкими значениями коэффициента детерминации ($Rch^2 < 0.1$) считаем слабо детерминированными. При анализе индикаторной роли признаков нами также использована шкала варьирования С.А. Мамаева (1975). Уровень варьирования значений признаков здесь считаем невысоким при значениях $Cv \leq 21\%$ (низкое и среднее варьирование значений, по шкале Мамаева (1975)), остальные значения варьирования считаем, при проведении данного анализа, высокими.

Таким образом, при изучении индивидуальной изменчивости растений на основе исследования Н.С. Ростовской (2002; стр. 272–274) нами проведена детализация критериев для распределения изучаемых в работе признаков по индикаторным группам (для изученных выборок нами определены критерии для варьирования и оценки значимости коэффициента детерминации признаков):

1. Эколого-биологические системные индикаторы – признаки, отражающие согласованную изменчивость особей в неоднородной среде. Это сильно варьирующие признаки с высоким уровнем детерминированности – индикаторы системной адаптивной изменчивости организмов ($Cv \geq 21\%$, $Rch^2 \geq 0.1$). Например, общие размерные характеристики побега и его частей наиболее изменчивы и сильнее всего коррелируют друг с другом. Изменчивость зависит от условий среды. Характерный пример – длина и ширина листовой пластинки у цветковых растений.
2. Биологические индикаторы – «ключевые» показатели, изменения которых определяют общее состояние системы. Ключевые признаки для

организма в целом или органа: высокая детерминированность и незначительное варьирование ($Cv < 21\%$, $Rch^2 \geq 0.1$). Пример – число метамеров вегетативной части годичного побега – это относительно слабо изменчивая величина и сильно детерминированный показатель, коррелирующий с длительностью периода от начала вегетации до цветения и часто связанный с общими размерами побега и соцветия.

3. Генотипические (таксономические) индикаторы. Генотипическое определение признака – снижение размаха варьирования и уровня связей признаков, что соответствует повышению автономизированности их развития, во многих случаях более раннему завершению формирования соответствующих структур в онтогенезе ($Cv < 21\%$, $Rch^2 < 0.1$). Это характеристики, имеющие преимущественно таксономическое значение: форма листьев, размеры околоцветника.

4. Особое положение занимают признаки – экологические индикаторы, изменения которых слабо связаны с общей системой организма. Они характеризуются сильным варьированием, которое слабо согласовано с изменениями других признаков ($Cv \geq 21\%$, $Rch^2 < 0.1$). Изменчивость таких признаков определяется преимущественно влиянием внешних факторов. Сюда относятся показатели развития «избыточных» структур – степень ветвистости побега и т.д. Изменения таких признаков могут служить индикатором даже относительно слабых внешних воздействий.

Оценка пластичности признаков по отношению к фактору абсолютной высоты произрастания проведена с использованием регрессионного анализа на основе вычисления коэффициента линейной регрессии (R^2) в программе «STATISTICA» (6.0). Этот показатель находится в пределах от 0 до 1 и измеряет качество построенной регрессии (Боровиков, 2003). Для изучаемых выборок коэффициенты регрессии считаем достоверными, а признаки – пластичными, при значениях $R^2 \geq 0.1$.

Согласно разработкам Ю.А. Злобина (1989), адаптация растений к условиям обитания достигается путем изменения их морфологических структур. Такие признаки изменяются на уровне особей и популяций для компенсации неблагоприятных условий. В работе нами использованы следующие морфометрические параметры, позволяющие оценивать состояние растений в популяциях (и косвенно – их биотопов): длина побегов, длина и ширина листочков и соцветий, число листьев, цветков, соцветий, боковых побегов, метамеров, порядков ветвления число и соотношение чисел надземных генеративных и вегетативных побегов, диаметр надземной части каудекса. Изменчивыми считаем признаки со средним, высоким и очень высоким варьированием, по шкале С.А. Мамаева (1975). Вопросы об объеме понятий «фенотипической пластичности» и «изменчивости» до настоящего времени дискуссионны (Pigliucci, 2006). В данной работе пластичными считаем только те признаки, для которых выявлена достоверная регрессия средних значений при изменении градаций изучаемого фактора ($R^2 \geq 0.1$).

На графиках в обозначениях ЦП, приведенных на шкале абсцисс, содержится информация о ее местонахождении, порядковом номере, годе проведения исследования и высоте над уровнем моря, где она была изучена. Например, обозначение «РА, Куюс,15_12,500» включает местонахождение ЦП, порядковый номер (№15), год изучения (2012) и высоту над уровнем моря (н. ур. м.) (500 м). Градациями фактора служили разные абсолютные высоты. За границу отдельного фактора там, где возможно, принимали разницу высот 100 ± 50 м, так как на некоторых высотах изучаемые виды растений не были найдены.

Степень влияния фактора приуроченности растений к определенной абсолютной высоте на изменчивость изученных признаков оценивалась по следующим градациям: до 25% – небольшое; 25–50% – умеренное и свыше 50% – сильное влияние (Жмудь, 2012).

Эколого-морфологические особенности растений *H. gmelinii* изучены в 2000–2012 годах в выборках из 24 ценопопуляций (ЦП), произрастающих в Республике Алтай (РА) и Республике Хакасия (РХ) (приложение 1). Всего изучены морфологические особенности более 300 растений *H. gmelinii*, произрастающих на высотах от 300 до 2100 м н. ур. м. Изменчивость морфологических признаков изучена у растений этого вида, произрастающих в двух типах и пяти подтипах лесостепи. Классификация типов лесостепи здесь и далее дана по работе Н.И. Макуниной (2011). Так, *H. gmelinii* изучен в сообществах от предгорной лесостепи (РХ) до горной лесостепи (низкогорная умеренно-теплая, среднегорная умеренно-теплая, среднегорная умеренно-холодная и высокогорная холодная – в пределах РА).

Растения *H. austrosibiricum* изучены в естественных условиях в 2009–2013 годах в выборках, включающих около 120 особей из 9 природных ЦП. исследованы на абсолютных высотах 1200–2300 м н. ур. м. в РА и РХ (приложение 4).

A. austrosibiricus в естественных условиях изучен нами в 2001–2013 гг. в двух вариантах. Во – первых, исследованы растения алтайских выборок из 19 ЦП, приуроченных к различным эколого–географическим условиям АК и РА. Растения изучены на высотах 180–2200 м н. ур. м. в пределах от предгорной до высокогорной холодной лесостепи. Кроме того, исследованы эколого-морфологические особенности растений 6 ЦП данного вида дополнительно в ИО и РБ (приложение 7). В совокупности изучены более 300 особей вида.

A. mongholicus изучен нами в природных условиях в 2003–2012 гг. в выборках из 17 ЦП (около 180 особей) из РА, РБ, ИО и ЗК на высотах 460–2100 м н. ур. м. (приложение 10). Для сравнения изменчивости, присущей растениям вида в горных условиях, изучены морфологические особенности растений в культуре в условиях равнинной лесостепи Западной Сибири.

Исходные семена для интродукции были собраны в РХ в 1980 г. на берегу оз. Иткуль и интродуцированы в ЦСБС СО РАН, где в течение ряда лет успешно цвели и плодоносили. Посевы проведены семенами местной репродукции. В культуре в 2008 г. исследованы 9–летние средневозрастные растения.

Таким образом, эколого-морфологические особенности в различных эколого-географических условиях изучены в выборках из природных ценопопуляций (ЦП) у двух видов растений рода *Astragalus* (около 480 особей) и у двух видов рода *Hedysarum* (около 600 особей). Местонахождения трех лесостепных видов указаны на рис. 2.

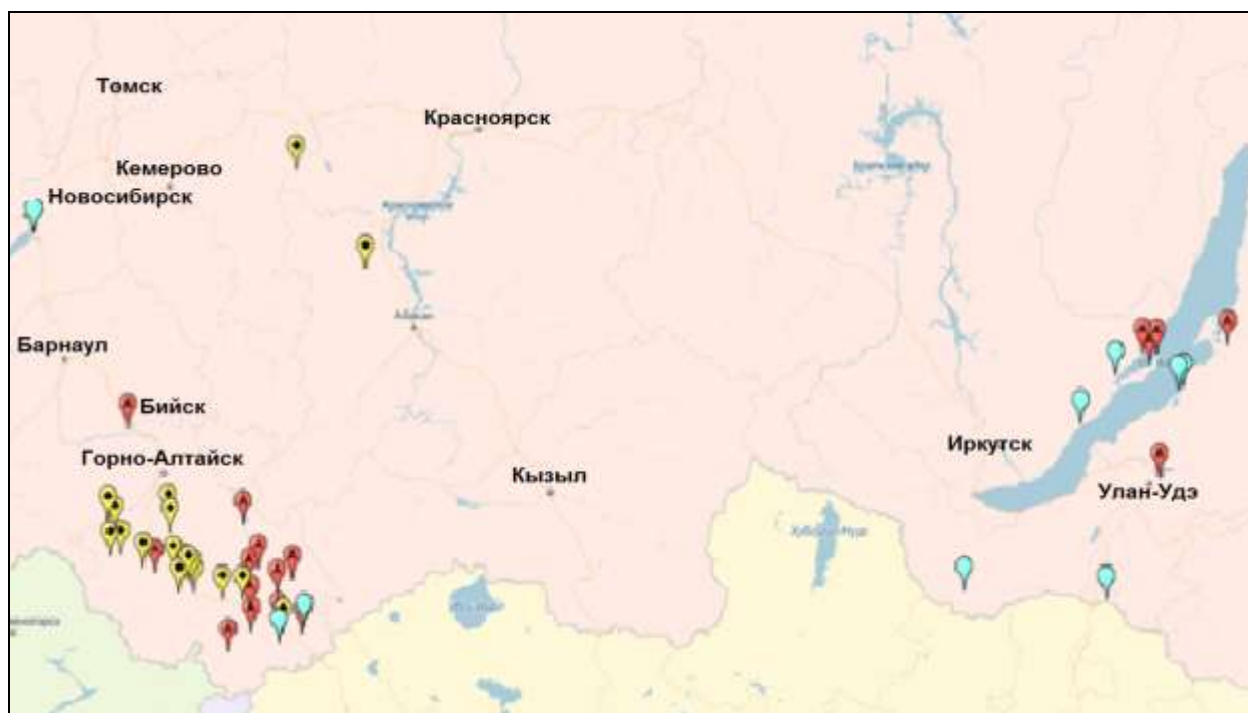


Рис. 2. Местонахождения природных ЦП изученных видов: желтые метки – *Hedysarum gmelinii*; красные метки – *Astragalus austrosibiricus*; голубые метки – *A. mongholicus*.

2.4. Климатические условия районов проведения исследований

Исследования проведены нами в Республиках Алтай, Бурятия и Хакасия, а также Алтайском Крае, Иркутской области и Забайкальском Крае.

Эти географические регионы принадлежат к области гор Южной Сибири – целостной в природном отношении системы, по контрастности природных условий не имеющей себе равных. Она включает в себя, в частности, горные хребты Алтая, Прибайкалья и Южного Забайкалья (Огуреева, 1980; Поликарпов и др., 1986).

Межгорные впадины своим происхождением и развитием рельефа теснейшим образом связаны с окружающими их горами и не могут рассматриваться изолированно от них. Южная Сибирь приобрела современный горный рельеф вследствие движений земной коры, происходивших в неогене и четвертичном периоде. Высоты гор колеблются, в среднем, в пределах 2–3 тысяч метров. Общность времени и размаха тектонических движений, морфометрические характеристики, а также некоторые другие черты сходства позволяют рассматривать горы Южной Сибири как единую геоморфологическую провинцию (Воскресенский, 1962).

Основные исследования проведены нами в Республике Алтай, где изучены 86 ЦП растений Fabaceae. Это район, контрастный по природным условиям, где на сравнительно небольшой по протяженности территории наблюдается большая мозаичность растительности и климатических условий (Огуреева, 1980). Это предопределяет разнообразие приспособительных реакций растений в различных частях ареала (Пяк, 2003).

По литературным данным, «горы Алтая на своей северной границе стеной возвышаются над Приобским плато. Высота уступа достигает 350 м. Местами отмечается второй уступ с высотой 550–600 м» (Воскресенский, 1962). В пределах Юго-Восточного и Центрального Алтая, где нами проведены основные исследования, вершины гор, входящих в систему хребтов (Сайлюгема, Северо– и Южно-Чуйского хребтов), поднимаются выше 4000 м. По данным С.С. Воскресенского (1962), «своеобразие климатических условий Алтая заключается в особенностях переноса

воздушных масс с запада на восток, при котором на склонах выпадает большое количество осадков. Будучи выдвинут навстречу влажным воздушным течениям, Алтай, по сравнению с другими горами Южной Сибири, получает гораздо больше влаги. Это обилие свойственно, в основном, периферическим частям Алтая. Далее, «в глубину гор», среднее количество осадков убывает, и климат Восточного Алтая приближается по своему характеру к климату Центральной Азии. Чуйская степь отличается уже полупустынным ландшафтом, что связано с большой высотой горных хребтов. Для гор Алтая характерны выровненные, почти плоские вершины поверхностей хребтов. Вершины Алтая поднимаются выше снеговой границы. Многочисленные ледники имеются на Чуйском, Катунском хребтах и Сайлюгеме. По отношению к площади всего Алтая ледники составляют, по данным середины XX века, около 2–4%. Около половины территории Алтая занимает среднегорный рельеф, абсолютные вершины которого колеблются от 1200 до 1500 м. Низкогорный рельеф Алтая занимает значительную площадь по периферии гор. Для него характерны небольшие высоты (300–600 м, до 800–1000)» (Воскресенский, 1962). Это территория северных и западных районов Алтая, которая занята средневысотными эрозионными хребтами западного, северо-западного и местами меридионального направления. Чем дальше от центральных районов Алтая, тем ниже становятся эти хребты. Нередко их гребни представляют собой ровную поверхность древнего плоскогорья, над которой поднимаются отдельные сопки высотой до 400 м. Среди хребтов этой части Алтая можно отметить Курайский (3000–3400 м), Чулышманское нагорье (2500–3100 м) и другие. Характерны и обширные межгорные котловины – Чуйская, Курайская, Канская (Гвоздецкий, Михайлов, 1987).

Определенная часть ЦП бобовых растений (18) исследована на территории Прибайкалья. Так, изученные виды были приурочены к низко- и

среднегорным хребтам и массивам Среднесибирского плоскогорья (Приморский и Байкальский хребты), и днищам межгорных впадин. Высоты здесь, в целом, несколько меньше, чем на Алтае. Крутые склоны хребтов и впадин встречаются редко. Приморский хребет, например, представляет собой складку большого радиуса, несколько «сплюснутую», по бокам с разломами. Горный рельеф в Прибайкалье и Забайкалье характеризуется как «денудационная поверхность с равнинным, мелкосопочным или низкогорным рельефом. Низкогорные массивы, значительные участки мелкосопочника представляют собой остатки древних гор и возвышенностей, срезанных денудацией в минувшие эпохи. Оледенение имеется в пределах незначительного количества участков» (Воскресенский, 1962).

Вертикальный градиент климатических условий в горах представляет собой уникальную природную модель для исследования изменчивости растений на относительно небольшой территории, благодаря перераспределению климатических факторов (Поликарпов и др., 1986; Миркин, Наумова, 2011). Главными из них по воздействию на растения являются низкие температуры и короткий вегетационный период, характерные для высокогорий (Гамалей, 2013).

Хорошо известно, например, о закономерном падении температуры и увеличении влажности воздуха с увеличением абсолютных высот в Горном Алтае, что позволяет говорить об «особом климате в пределах каждого пояса растительности» (Куминова, 1960). За теплый период средний высотный температурный градиент в горах Южной Сибири стабилен и подчиняется известной закономерности – он равен 0.65°C на 100 м подъема (Поликарпов и др., 1986). Кроме суммы активных температур, с высотой изменяется градиент испарения (в пределах 0.5–2.0 см/год на 100 м).

По литературным данным, горы Южной Сибири представляют собой единую систему и лежат в трех климатических областях умеренного пояса:

Алтае-Саянской, в Прибайкалье и Забайкалье (Поликарпов и др., 1986). Положение гор Южной Сибири в центре материка на широтах 50–55° с.ш. определяет общий континентальный умеренно холодный климатический режим. В котловинах и к востоку степень континентальности нарастает, и климат оценивается как резко континентальный. Средняя годовая температура варьирует в широких пределах от 0° до –8°С. Самое большое количество осадков выпадает на наветренных северных и северо-западных склонах Алтая. На подветренных южных, особенно в межгорных котловинах, выпадает относительно небольшое количество осадков – 250–300 мм. Отмечается аналогичное распределение осадков и снежного покрова в зимний период: на наветренных склонах накапливается до 200 см снега, на подветренных – порядка 20 см. Такие важные для растительности характеристики, как продолжительность вегетационного периода, оттаивание корнеобитаемого слоя до глубины 20 см, начало интенсивного промачивания почвы и другие, связаны тесной коррелятивной связью с суммой активных температур воздуха. Варьирование суммы активных температур в зависимости от высоты местности значительно больше, чем по районам, что связано с их достаточно близким широтным положением. К востоку общая теплообеспеченность в лесном поясе снижается, что связано с подъемом вверх лесного пояса (Поликарпов и др., 1986).

Климат Прибайкалья менее влажен, чем климат Алтае-Саянской области и смягчается под влиянием рельефа. Запасы снега невелики – 30–40 см, что способствует образованию участков с мерзлыми грунтами. Лето в Прибайкалье теплое, охлаждающее влияние оз. Байкал сказывается на растительности только узкой прибрежной полосы. Заморозки возможны в течение всего лета из-за континентальности климата. В начале теплого периода отмечается сильная засушливость. Особые климатические условия складываются вокруг оз. Байкал. Зимой температура воздуха выше, а летом

ниже, чем на соответствующих широтах над материком. Лето прохладное, но осень более теплая по сравнению с континентальным типом климата. Благодаря влиянию озера значительно удлиняется безморозный период. В Забайкалье весна – самое засушливое время года. Количество осадков увеличивается летом. В большей мере на режиме осадков в Забайкалье сказывается близость Дальнего Востока, влияние которого выражается в увеличении количества осадков во вторую половину лета в связи с усилением муссонной циркуляции. Закономерности формирования климата в горах Южной Сибири в значительной мере корректируются рельефом, в частности, такими его характеристиками, как абсолютная высота, а также экспозиция и крутизна склонов (Поликарпов и др., 1986).

По данным Н.И. Макуниной (2012, 2015), на Алтае лесостепь не занимает обширных пространств. Она приурочена к периферическим районам низко-, средне- и высокогорных межгорных котловин и расширенных долин рек, в центральной части которых находятся степи. По мере продвижения с северо-запада на юго-восток климатические условия становятся более суровыми: уменьшается влаго- и теплообеспеченность, возрастает континентальность климата. В результате условия, необходимые для сосуществования леса и степи, создаются на разных абсолютных высотах и в условиях разной теплообеспеченности. В зависимости от данного фактора Н.И. Макуниной (2011) выделены следующие типы лесостепей:

1. равнинная, западно-сибирская лесостепь. Абсолютные высоты (h) 50–150 м н. ур. м. Сумма температур выше 10⁰С ($\Sigma t > 10^0\text{C}$) 1800–2000⁰;
2. предгорная лесостепь; h 200–400 м н. ур. м. $\Sigma t > 10^0\text{C}$ 1800–2000⁰;
3. горная лесостепь (4 подтипа):

3(1) – низкогорная умеренно-теплая лесостепь, h (400) 600–800 м н. ур. м; $\Sigma t > 10^0\text{C}$ 1600–1800⁰;

З(2) – среднегорная умеренно–теплая; h 800–1200 °С; $\Sigma t > 10^0\text{С}$; 1200–1600;

З(3) – среднегорная умеренно–холодная лесостепь; h 1400–1800 м н. ур.м; $\Sigma t > 10^0\text{С}$ 800–1200⁰;

З(4) – высокогорная холодная (криофитная) лесостепь; h 2000–2200 м н. ур. м. $\Sigma t > 10^0\text{С} < 800^0$.

Н.И. Макунина (2011) отмечает, что, по мере продвижения вглубь горной системы, возрастает континентальность климата, уменьшается влаго- и теплообеспеченность, увеличивается участие степных ландшафтов. Степи приурочены к межгорным котловинам, расположенным в разных частях гор на разных абсолютных высотах. Теплообеспеченность, показателем которой служит годовая сумма температур выше 10^0С , при характеристике особенностей местного климата играет ведущую роль. Автор отмечает, что структура растительности, например, умеренно–холодной лесостепи Алтая меняется с увеличением абсолютной высоты (Макунина, 2012).

По литературным данным, большинство высокогорных районов имеют значительное количество осадков, хотя режим увлажнения высокогорных местообитаний в значительной степени регулируется особенностями рельефа, атмосферного давления и ветров. Особенности радиационного режима высокогорий играют основную роль для формирования климата почв, и прилегающего к растениям слоя воздуха. Благодаря этому, растения высокогорий, которые растут вплотную к почве, имеют более благоприятный тепловой режим, как в надземной сфере, так и в корнеобитаемом слое почвы. В припочвенной зоне, «высокогорном герпетобии» создаются относительно благоприятные условия, обеспечивающие существование высокогорной растительности (Волков, 2001, 2008).

В целом, климат гор Южной Сибири достаточно суров для широт, в пределах которых они расположены. Среднегодовые температуры

практически везде отрицательные (в высокогорьях $-6-8^{\circ}\text{C}$). Это объясняется большой продолжительностью и низкими температурами холодного времени года. На высоте 1500–2000 м продолжительность безморозного периода не превышает 20–30 дней, а заморозки возможны в любой месяц (Гвоздецкий, Михайлов, 1987).

Таким образом, климатические условия районов гор Южной Сибири, где проведены исследования, в основном, отличаются континентальностью, характеризуются непродолжительным безморозным периодом и достаточно засушливым летом, что особенно отчетливо проявляется в высокогорьях. Специфика именно этих местообитаний приводит к возникновению у растений в горных условиях таких явлений, как ксероморфный облик и миниатюризация, особенности которых будут исследованы в данной работе у видов растений родов *Astragalus* и *Hedysarum* с широким высотным диапазоном.

Глава 3. АКТИВНОСТЬ ИНГИБИТОРОВ ТРИПСИНА (АИТ) В РАСТЕНИЯХ СЕМЕЙСТВА ФАБАСЕАЕ

3.1. Межвидовая и внутривидовая изменчивость АИТ

Проведенное исследование АИТ в листьях у растений 16 видов и 144 дикорастущих и интродуцированных популяций Fabaceae показало, что значения этого признака неодинаковы у представителей разных родов и видов семейства (табл. 1).

В результате проведения мониторинга наибольшая средняя активность ингибиторов трипсина обнаружена в листьях у представителей рода *Hedysarum*, а наименьшая – у представителей видов рода *Astragalus*. Границы изменчивости по этому признаку у видов рода *Hedysarum* значительно шире, чем у видов рода *Astragalus*. Изученные виды рода *Astragalus* характеризуются небольшой величиной АИТ в листьях, что, в среднем, составляет 0.84 мг/г (см. табл. 1) (Агафонова (Дорогина) и др., 2002; Дорогина и др., 2003; Жмудь, Дорогина, 2005). У видов рода *Hedysarum* АИТ в листьях составляет, в среднем, 33.3 мг/г сухого веса (см. табл. 1).

В качестве эталона для сравнения АИТ в листьях бобовых растений использованы значения АИТ в семенах различных сортов сои (*Glycine max* (L.) Merr.), так как в них нами обнаружена наиболее высокая активность ИТ. Мы выявили, что из изученных образцов сои наименьшей АИТ характеризуются семена сорта «СибНИИК–315» и «ООО Викор», выращенные в СибБС ТГУ (г. Томск, урожай 2009 г.) (приложение 1), значение признака в средних образцах которых составляет, соответственно, 101.0 и 135.0 мг/г сухого веса. Наибольшее значение АИТ обнаружено в образце семян сои «СибНИИК–315» (урожай 2008 г.), выращенных в Кемеровской области (363.4 мг/г).

Таблица 1

Диапазон средних значений АИТ (мг/г сухого веса) у растений семейства Fabaceae

| Род | Вид (число популяций) | Информация о происхождении | АИТ, мг/г сухого веса | |
|----------------------|--|----------------------------|----------------------------|---------|
| | | | Min–max | Среднее |
| <i>Astragalus</i> L. | <i>A. adsurgens</i> Pallas (6) | Приложение 1 | 0.1–3.4 | 1.4 |
| | <i>A. adsurgens</i> Pallas (1) | Приложение 1 | 0.3** | |
| | <i>A. austrosibiricus</i> Schischk. (34) | Приложение 7 | 0.7–3.9 | 1.7 |
| | <i>A. frigidus</i> (L.) (1) | Приложение 1 | 0.5 | 0.5 |
| | <i>A. mongholicus s.l.</i> Bunge (17) | Приложение 10 | 0.1–0.8 | 0.4 |
| | <i>A. mongholicus s.l.</i> Bunge (1) | Приложение 10 | 0.5 ** | |
| | <i>A. sericeocanus</i> Gontsch. (1) | Приложение 1 | 0.2 | 0.2 |
| | <i>A. cicer</i> L. (2)* | Приложение 1 | 5.2–5.7** | – |
| | <i>A. onobrychis</i> L. (3)* | Приложение 1 | 1.7–2.7** | – |
| <i>Hedysarum</i> L. | <i>H. alpinum</i> L.(2) | Приложение 1 | 43.4–41.2** | 42.3 |
| | <i>H. alpinum</i> L. (1) * | Приложение 1 | 0.34–0.72** | – |
| | <i>H. austrosibiricum</i> Fedtsch. (17) | Приложение 4 | 8.8–42.0 | 21.2 |
| | <i>H. consanguineum</i> DC. (4) | Приложение 1 | 10.0–51.5 | 23.4 |
| | <i>H. flavescens</i> Regel. et Schmalh.(1) | Приложение 1 | 53.9 ** | 53.9 |
| | <i>H. gmelinii</i> Ledeb.(41) | Приложение 1 | 2.6–71.5 | 29.7 |
| | <i>H. neglectum</i> Ledeb.(10) | Приложение 1 | 13.7–33.9 | 28.1 |
| | <i>H. theinum</i> Krasnob.(4) | Приложение 1 | 15.0–61.8; 12.2–127.9** | 34.1 |
| <i>Trifolium</i> L. | <i>T. ambiguum</i> L. (1)* | Приложение 1 | 0.8–0.9** | – |
| | <i>T. medium</i> L. (2)* | Приложение 1 | 1.1–1.3 ** | – |
| | <i>T. pannonicum</i> Jacq. (2) | Приложение 1 | 1.9–14.5 ** | 8.2 |
| <i>Glycine</i> L. | <i>G. max</i> (L.) Merr. (4) * | Приложение 1 | 100.0– 363.4** | – |
| <i>Vicia</i> L. | <i>V. biennis</i> L. (1) | Приложение 1 | 0.6 ** | 0.6 |
| <i>Lathyrus</i> L. | <i>L. sylvestris</i> L. (1) | Приложение 1 | 5.6 ** | 5.6 |

Примечание: в таблице и далее в работе для *V. biennis* и *L. sylvestris* приведены данные, предоставленные д.б.н. О.В Дорогиной; *– АИТ в семенах; **– исследование проведено в культуре.

У видов рода *Astragalus*, включая интродуцированные виды, граничные значения в средних образцах листьев отличаются в 39.0 раз; у видов рода *Hedysarum* граничные значения АИТ различаются в 48.8 раза, у интродуцированных растений из родов *Trifolium* – в 1.3 раза, у *Vicia* – в 1.8 раза, у *Lathyrus* – в 1.3 раза (см. табл. 1). Как видно из таблицы, у

интродуцированных видов пределы изменчивости по АИТ значительно меньше, чем в природных популяциях. Возможно, это связано с ограниченной по числу популяций выборкой в условиях культуры. Сопоставимой по значению с эталонными образцами была АИТ в средних образцах листьев *Hedysarum theinum*, изученного в культуре (см. табл. 1).

Таким образом, анализ результатов скрининга показал, что растения рода *Hedysarum* характеризуются наибольшими значениями АИТ. Среднее значение признака у всех видов этого рода в 39.6 раза выше, чем среднее значение признака у изученных видов рода *Astragalus* (рис. 3).

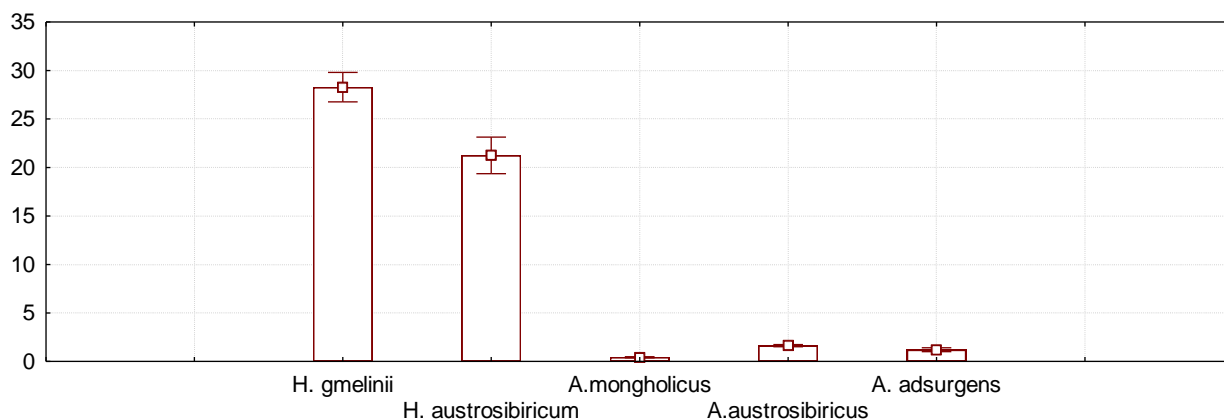


Рис. 3. Диапазон изменчивости средних значений АИТ в растениях *Hedysarum gmelinii*, *H. austrosibiricum*, *Astragalus mongholicus*, *A. austrosibiricus* и *A. adsurgens*. По оси ординат – средние значения АИТ (мг/г сухого веса) с 95% доверительным интервалом, по оси абсцисс – изученные виды.

Высокие значения АИТ в растениях рода *Hedysarum* по сравнению с другими исследованными бобовыми растениями в природе и культуре предопределили необходимость проведения исследований у представителей этого рода, в частности, для отбора форм с низкой трипсингибирующей активностью для практического использования (Дорогина, Жмудь, 2008).

В данной работе приводится анализ данных, полученных при изучении межвидовой и внутривидовой изменчивости значений АИТ у растений рода

Astragalus (с невысокими средними значениями АИТ в листьях) и рода *Hedysarum* (с более высокой АИТ).

Исследование межвидовой изменчивости проведено нами у трех видов растений рода *Astragalus*, представленных в данном исследовании наибольшим числом ценопопуляций, изученных в природе и культуре: *A. adsurgens* (7 ЦП), *A. austrosibiricus* (34 ЦП) (секция *Onobrychium*) и *A. mongholicus* (18 ЦП) (секция *Cenantrum*) (табл. 2; приложения №№ 1, 7, 10). Средние значения АИТ для всех этих видов характеризуются как низкие. Минимальное среднее значение признака отмечено у растений *A. mongholicus*. Подобная активность ИТ обнаружена в некоторых зерновых культурах (0.3–0.8 мг/г сухого веса) (Белан и др., 2010; Соловьева, 2003) и в плодовых телах грибов *Pleurotus ostreatus* (Жмудь и др., 2007).

Более высокие средние значения АИТ отмечены нами у растений *A. austrosibiricus*. По литературным данным, такие значения сопоставимы с активностью ИТ в зернобобовых культурах или в продуктах переработки сои. Например, в семенах двух сортов люпина значения АИТ составляют 1.86–1.9 мг/г, в белковом изоляте сои – 1.92 мг/г сухого веса (Соловьева, 2003).

Более высокими средними значениями АИТ из этих трех видов характеризуются виды секции *Onobrychium*. Внутривидовая изменчивость признака, выраженная в кратности максимального и минимального значений, меньше у растений *A. austrosibiricus*, по сравнению с АИТ у представителей двух других изученных видов (см. табл. 2).

Таким образом, активность ИТ в листьях этих трех изученных видов рода *Astragalus* сравнительно невысока и сравнима с АИТ в некоторых зерновых культурах – овсе и тритикале, в белковых концентратах и муке из семян люпина, гороха, нута, кукурузы, а также с АИТ в пищевых продуктах, произведенных из переработанной сои.

Таблица 2

Средние значения АИТ для видов рода *Astragalus* (мг/г сухого веса)
в 2001–2013 годах.

| Вид | M±m | Cv, % | Min–max | Max/ min |
|---------------------------|-----------|-------|-----------|-------------|
| <i>A. adsurgens</i> | 1.39±0.14 | 73.2 | 0.30–2.31 | 7.7 |
| <i>A. austrosibiricus</i> | 1.49±0.06 | 67.1 | 0.71–3.92 | 5.5 |
| <i>A. mongholicus</i> | 0.43±0.03 | 79.9 | 0.10–0.79 | 7.9 |

Исследование АИТ у трех видов растений рода *Astragalus* показало, что, несмотря на невысокие значения этого признака, наблюдается значительное варьирование средних величин между популяциями внутри вида и индивидуальной внутривидовой изменчивости. Размах значений АИТ в ЦП с минимальным и максимальным средним значением признака у каждого из этих видов различен. У видов секции *Onobrychium*, *A. adsurgens* и *A. austrosibiricus*, в ЦП с минимальным средним значением АИТ размах внутривидовых граничных значений составляет, соответственно, 5.6 и 3.8 раза. У растений этих видов отношение наибольших и наименьших значений АИТ в ЦП с максимальным средним значением признака было меньше и составило, соответственно, 1.7 и 2.6 раза (табл. 3).

Минимальное среднее значение АИТ из изученных видов рода *Astragalus* обнаружено нами у растений *A. mongholicus* (см. табл. 2,3). У данного вида, напротив, граничные значения АИТ в ЦП с минимальной средней величиной признака отличаются меньше, чем АИТ в ЦП с максимальной величиной признака (см. табл. 3).

Таким образом, у изученных видов рода *Astragalus* обнаружены низкие значения АИТ в листьях. В выборках из ценопопуляций *A. mongholicus* (секция *Cenantrum*) зафиксированы наиболее низкие значения АИТ по сравнению с изученными видами секции *Onobrychium* (*A. adsurgens* и *A. austrosibiricus*). У *A. mongholicus* в ценопопуляции с максимальным

средним значением АИТ выявлена самая высокая кратность максимального и минимального значений признака.

Таблица 3

Пределы изменчивости АИТ (мг/г сухого веса) в выборках из ЦП *Astragalus adsurgens*, *A. austrosibiricus* и *A. mongholicus*

| Вид | № ЦП | n | Min–max | Max/ min |
|---------------------------|--------|----|-----------|-------------|
| <i>A. adsurgens</i> | 2002_и | 11 | 0.10–0.56 | 5.6 |
| | 5_04 | 10 | 1.82–3.20 | 1.7 |
| <i>A. austrosibiricus</i> | 7_03 | 6 | 0.20–1.26 | 6.3 |
| | 10_12 | 7 | 2.15–6.14 | 2.8 |
| <i>A. mongholicus</i> | 8_03 | 9 | 0.06–0.42 | 7.0 |
| | 8_04 | 15 | 0.12–1.79 | 14.9 |

В листьях растений рода *Hedysarum* исследование межвидовой и внутривидовой изменчивости АИТ проведено у 4 видов в количестве 72 ценопопуляций. Это *H. austrosibiricum* (17 ЦП), *H. consanguineum* (4 ЦП), *H. gmelinii* (41 ЦП), *H. neglectum* (10 ЦП).

На предварительном этапе проведения исследований АИТ определена нами в средних пробах листьев выборок из 30 ЦП у растений средневозрастного онтогенетического состояния четырех видов рода *Hedysarum*: *H. austrosibiricum* (7 ЦП), *H. consanguineum* (3 ЦП), *H. gmelinii* (14 ЦП) и *H. neglectum* (6 ЦП) (табл. 4).

АИТ у представителей каждого из видов этого рода была, в среднем, гораздо ниже, чем у эталонных образцов (см. табл. 1). Средние значения АИТ для вида составили величину 20–30 мг/г сухого веса. На данном этапе наименьшая активность ИТ была обнаружена в средних пробах листьев эндемичного вида *H. austrosibiricum* (см. табл. 4). Сравнительно более высокая средняя величина АИТ обнаружена у *H. gmelinii*, представленного наибольшим числом популяций. Граничные значения изменчивости по АИТ

Таблица 4

Значения АИТ (мг/г сухого веса) в средней пробе листьев из ценопопуляций *Hedysarum gmelinii* (I), *H. neglectum* (II), *H. austrosibiricum* (III), *H. consanguineum* (IV) в 1982–2003 гг.

| № | № ЦП, I | АИТ, мг/г | № ЦП, II | АИТ, мг/г | № ЦП, III | АИТ, мг/г | № ЦП, IV | АИТ, мг/г |
|------|------------|--------------|-------------|--------------|--------------|--------------|-------------|--------------|
| 1. | 1_99* | 22.7 | 1_00* | 13.7 | 1_99* | 26.9 | 1_00* | 51.5 |
| 2. | 2_99* | 33.7 | 2_00* | 29.6 | 2_99* | 12.9 | 1_01* | 11.4 |
| 3. | 1_00* | 46.4 | 3_00* | 24.5 | 3_99* | 27.0 | 1_83* | 10.0 |
| 4. | 2a_00* | 15.3 | 2_01* | 16.0 | 4_99* | 25.7 | - | - |
| 5. | 2б_00* | 2.7 | 3a_01* | 14.9 | 5_99* | 18.9 | - | - |
| 6. | 3_00* | 31.0 | 3б_01* | 16.7 | 1_00* | 23.1 | - | - |
| 7. | 4_00* | 49.2 | - | - | 1_82* | 17.0 | - | - |
| 8. | 6_00* | 18.9 | - | - | - | - | - | - |
| 9. | 1_01 | 65.5 | - | - | - | - | - | - |
| 10. | 1_03 | 27.0 | - | - | - | - | - | - |
| 11. | 2_03 | 26.7 | - | - | - | - | - | - |
| 12. | 3_03 | 21.0 | - | - | - | - | - | - |
| 13. | 4_03 | 37.4 | - | - | - | - | - | - |
| 14. | 5_03 | 20.3 | - | - | - | - | - | - |
| М ** | 29.8 | | 19.2 | | 21.6 | | 24.3 | |

Примечание: * образцы получены от Н.А. Карнауховой; М**– средние значения АИТ для видов

у представителей данного вида в средних образцах листьев различались в наибольшей степени по сравнению с граничными значениями АИТ у растений других трех изученных видов рода (см. табл. 4).

Исследование АИТ в средних образцах листьев из 14 природных ценопопуляций *H. gmelinii* на данном этапе показало, что каждая ЦП отличалась определенной величиной активности ИТ. Небольшие значения

АИТ (до 20 мг/г сух. веса) были обнаружены в листьях у растений трех ценопопуляций *H. gmelinii*: №№ 2a_00, 2б_00 и 6_00. Высокая активность (40–60 мг/г сух. веса) выявлена в средней пробе листьев, собранных в ЦП №№ 1_00, 4_00 и 1_01, а остальные образцы характеризовались средними значениями АИТ (20–40 мг/г сух. веса) (см. табл. 4). В результате исследований на данном этапе было установлено, что в средних образцах листьев из ЦП данного вида выявлены низкие, средние и высокие значения АИТ. Граничные значения АИТ в листьях исследованных ЦП этого вида существенно различались – в 24.2 раза (см. табл. 4).

У *H. neglectum* АИТ изучена в средних пробах листьев из 6 ЦП (приложение 1) (см. табл. 4). Небольшая активность (до 20 мг/г сухого веса) была обнаружена в выборках из ЦП *H. neglectum* №№ 1_00, 2_01 и 3a_01 и 3б_01. В образцах листьев других изученных ЦП *H. neglectum* выявлены средние значения АИТ. В целом для данного вида, значения АИТ характеризуются как средние. Средние образцы листьев из шести ЦП у изученных представителей вида изменялись по величине АИТ в небольшой степени; граничные значения признака различались в 2.2 раза. На данном этапе исследований у *H. neglectum* выявлено минимальное среднее значение АИТ, по сравнению с другими изученными видами рода (см. табл. 4).

Для каждой из семи ЦП эндемичного вида *H. austrosibiricum* также выявлена определенная величина АИТ в средних образцах листьев, граничные значения которой различались в 1.9 раза (см. табл. 4). Небольшой АИТ характеризовались ЦП №№ 2_99, 5_99 и 1_82, а в образцах из других изученных на данном этапе ЦП №№ 3_99, 1_99, 1_00 и 4_99, была зафиксирована средняя величина активности ИТ. Таким образом, в средних образцах листьев у растений этого эндемичного вида выявлен наименьший внутривидовой диапазон изменчивости граничных значений АИТ (см. табл. 4).

У растений *H. consanguineum* пределы изменчивости по АИТ меньше, чем у *H. gmelinii*, но больше, чем у *H. austrosibiricum* и *H. neglectum*. Так, АИТ у растений *H. consanguineum* в средних образцах листьев из ЦП с высокой и низкой активностью различалась в 5.1 раза. В выборке № 1_00 обнаружена активность ИТ, достигающая высоких значений, а низкая – в листьях ЦП №№ 1_01 и 1_83 (см. табл. 4) (Дорогина, Жмудь, 2008). Таким образом, в средних образцах листьев из ЦП этого вида на данном этапе исследований выявлены низкие и высокие значения АИТ (см. табл. 4).

Согласно полученным нами результатам первоначального этапа исследований АИТ, проведенным в средних образцах листьев, у растений четырех видов рода *Hedysarum* выявлены средние значения признака. Наиболее высокая АИТ отмечена у *H. gmelinii*. Для данного вида выявлена ЦП № 1_01 с наибольшей АИТ и наиболее высокий внутривидовой диапазон значений признака (Дорогина, Жмудь, 2010). Минимальной средней величиной АИТ из четырех изученных видов *Hedysarum* характеризовались растения *H. neglectum*.

Исследования растений рода *Hedysarum* с привлечением большего числа ценопопуляций и включением в анализ результатов, полученных на основании изучения средних арифметических значений АИТ у индивидуальных растений, показали следующее.

Для выборки *H. gmelinii*, включающей 41 ЦП данного вида (больше первоначальной выборки в 2.9 раза), среднее значение АИТ не отличается от ранее полученного (табл. 4, 5). В выборке большего объема увеличилось отношение наибольшего значения АИТ к наименьшему, составив величину 27.5 раз, за счет выявления в выборке большего объема образца *H. gmelinii* с более высокой АИТ (см. табл. 5).

У эндемичного вида *H. austrosibiricum* при увеличении размера выборки среднее значение АИТ также достоверно не изменилось, а

отношение наибольшего к наименьшему значению признака также несколько увеличилось (в 2.5 раза) (см. табл. 5). В данном случае, в выборке большего объема у растений этого эндемичного вида, выявлены образцы и с более низким минимальным значением АИТ, и с более высоким максимальным значением признака (см. табл. 5). Таким образом, при увеличении объема выборки у растений полиморфного вида *H. gmelinii* и эндемичного *H. austrosibiricum* не отмечено изменений средних значений АИТ. Однако диапазон граничных значений АИТ при этом расширился у растений обоих изученных видов (см. табл. 5).

Таблица 5

Средние значения АИТ (мг/г сухого веса) листьев у видов рода *Hedysarum* в выборках большего объема

| Вид (число ЦП) | M±m | Cv,% | Min–max | max/min |
|--------------------------------|----------|------|-----------|---------|
| <i>H. austrosibiricum</i> (16) | 21.2±0.9 | 48.1 | 8.8–42.0 | 4.8 |
| <i>H. consanguineum</i> (4) | 23.4 | - | 10.0–51.5 | 5.1 |
| <i>H. gmelinii</i> (41) | 28.1±0.8 | 56.2 | 2.6–71.5 | 27.5 |
| <i>H. neglectum</i> (10) | 27.4±1.1 | 33.5 | 13.7–33.9 | 2.5 |

У растений *H. consanguineum* при увеличении числа изученных ЦП граничные значения АИТ не изменились, как и среднее значения АИТ, по сравнению с АИТ в выборке меньшего объема. Однако выявлено, что в образце листьев из ЦП № 7_12 у этого вида зафиксировано среднее значение активности ИТ (20.5 мг/г), тогда как ранее, в меньшей выборке, были выявлены образцы только с низкой и высокой АИТ в листьях (см. табл. 5).

У представителей *H. neglectum* с увеличением числа изученных ЦП увеличилось среднее для вида значение АИТ и несколько возрос диапазон граничных значений признака за счет выявления более высокой АИТ в листьях у вновь изученных образцов (см. табл. 5).

Таким образом, на данном этапе, в результате изучения АИТ у четырех видов рода *Hedysarum* в выборках большего объема, выявлено, что граничные значения АИТ в средних образцах листьев наиболее существенно отличаются у представителей *H. gmelinii* – вида с широким экологическим диапазоном. Наименьшими значениями АИТ характеризуются представители эндемичного вида *H. austrosibiricum*, у которого выявлены, кроме того, минимальные внутривидовые отличия граничных значений АИТ в выборках из изученных ЦП.

АИТ в индивидуальных образцах у растений некоторых видов Fabaceae

Анализ АИТ в средних образцах листьев растений позволяет определить, во-первых, диапазон значений АИТ для рода и вида в целом, во-вторых – выявить перспективные для использования ценопопуляции с низкой или высокой АИТ. Для дальнейшего отбора форм с наименьшей АИТ, которые можно было бы использовать в качестве доноров, необходима оценка значений признака в индивидуальных образцах растений. У изученных видов рода *Astragalus* АИТ характеризуется небольшими значениями. У видов рода *Hedysarum* выявлены также средние и высокие значения АИТ, поэтому исследования АИТ проведены в индивидуальных образцах растений.

Внутрипопуляционная изменчивость АИТ исследована у двух видов рода *Hedysarum* – полиморфного *H. gmelinii* и эндемичного вида *H. austrosibiricum*. На начальном этапе АИТ в индивидуальных образцах изучалась только у выборок растений из ЦП этих видов с низкими и высокими значениями признака.

Так, в выборке из ЦП 2b_00 у *H. gmelinii*, характеризующейся минимальным средним значением АИТ, амплитуда значений признака изменяется в широких пределах, крайние значения которой различаются в 6.6 раза (2.6 ± 0.4 мг/г сухого веса). В выборке растений *H. gmelinii* 1_01,

характеризовавшейся высокими средними значениями АИТ, граничные значения у особей различались в 1.5 раза (65.5 ± 2.9 мг/г сухого веса) (табл. 6). В дальнейшем, при исследовании АИТ у большего числа выборок из ЦП *H. gmelinii*, нами выявлены растения двух ЦП, произраставших в Горном Алтае, с достоверно более высокими средними значениями признака, по сравнению с остальными ($P=0.99$). Это ЦП № 11_10 (71.0 ± 2.0 мг/г сухого веса) и ЦП № 9_10 (71.5 ± 5.9 мг/г сухого веса) (Жмудь и др., 2007; Дорогина, Жмудь, 2010 (1)). Граничные значения АИТ различались у растений этих ЦП в 1.2 и 3.4 раза, соответственно.

Изучение внутривидовой изменчивости АИТ в листьях растений эндемичного вида *H. austrosibiricum* показало, что в ЦП с низкой и с высокой активностью средних значений АИТ граничные значения практически не отличаются между собой и составляют, соответственно, 2.3 и 2.0 раза (см. табл. 6).

Таблица 6

Пределы изменчивости АИТ (мг/г сухого веса) в выборках из ЦП *Hedysarum gmelinii* и *H. austrosibiricum*.

| Вид | № ЦП | Число особей | АИТ |
|---------------------------|-------|--------------|-----------|
| <i>H. gmelinii</i> | 2b_00 | 14 | 0.7–4.9 |
| | 1_01 | 12 | 50.9–78.3 |
| | 9_10 | 5 | 65.4–76.7 |
| | 11_10 | 10 | 26.1–89.4 |
| <i>H. austrosibiricum</i> | 5_13 | 10 | 5.8–13.1 |
| | 3_09 | 10 | 24.4–48.8 |

Таким образом, изучение АИТ показало, что значения признака у растений видов рода *Hedysarum* можно охарактеризовать как средние, АИТ у которых изменяется в пределах от 20 до 30 мг/г сухого веса. Однако изучение внутривидовой изменчивости показывает, что эти виды отличаются между собой по диапазону граничных для ЦП средних значений признака.

У *H. neglectum* выявлены образцы растений с низкими и средними значениями АИТ в листьях. У представителей трех других изученных видов рода, включая эндемичный, выявлены растения, АИТ у которых характеризуется низкими, средними и высокими значениями.

Отсюда видно, что характеристика видов, данная только по средним значениям АИТ, весьма приближительна. Более информативными являются результаты по анализу АИТ в индивидуальных образцах. Такой подход позволяет выявлять формы с определенной АИТ, например, для практических целей.

В результате проведенных исследований из природной ЦП № 2b_00 *H. gmelinii*, произраставшей в Кош-Агачском районе Горного Алтая (приложение 1), были выделены формы, характеризовавшиеся наименьшей АИТ, равной 0.7 мг/г сухого веса. Эти формы перспективны для использования в качестве доноров генов для создания сортов с пониженной АИТ.

Перспективными в кормовом отношении следует считать ценопопуляции изученных четырех видов рода *Hedysarum* с низкой АИТ. Это *H. gmelinii*: ЦП №№ 2b_00 (2.6 мг/г), 2a_00 (6 мг/г), 13_12 (12.2 мг/г), 2c_00 (16.4 мг/г), 2_11 (17.0 мг/г), 1_00 (17.9 мг/г), 14_12 (19.0 мг/г), 14_10 (19.0 мг/г) (приложение 1); *H. neglectum*: ЦП №№ 1_00 (13.7 мг/г), 3a_01 (14.9 мг/г), 2_01 (16.0 мг/г), 3б_01 (16.7 мг/г) (приложение 1); *H. austrosibiricum*: ЦП №№ 5_13 (8.8 мг/г), 7_13 (11.4 мг/г), 2_99 (12.9 мг/г), 6_13 (14.6 мг/г), 13_11 (18.3 мг/г), 12_11 (18.8 мг/г) (приложение 4) и *H. consanguineum*: ЦП №№ 1_83 (10.0 мг/г) и 1_01 (11.4 мг/г) (приложение 1). Растения из этих ЦП характеризуются относительно невысокой АИТ, не превышающей 20 мг/г сухого веса (Дорогина, Жмудь, 2010).

Таким образом, полученные данные свидетельствуют об эффективности проведения скрининга по АИТ в выборках из ценопопуляций

видов рода *Hedysarum* с целью отбора популяций и форм с низкой трипсинингибирующей активностью.

3.2. Динамика АИТ у некоторых представителей семейства Fabaceae

Годичная изменчивость, сезонная и онтогенетическая динамика присуща развитию растений и находит отражение в изменениях, происходящих, в том числе, на биохимическом уровне. Вопрос о динамике АИТ в листьях у дикорастущих представителей бобовых растений до сих пор оставался открытым. Водорастворимые ИТ обладают биологически активными свойствами, поэтому целесообразно проводить изучение активности этой группы веществ в процессах роста и развития растений, что важно также и для практического использования бобовых растений.

3.2.1. Годичная изменчивость и сезонная динамика АИТ

Изучение годичной изменчивости АИТ у видов семейства Fabaceae проведено нами в естественных местообитаниях и в культуре. В природных условиях годичная изменчивость признака исследована у растений *Astragalus austrosibiricus*, *Hedysarum gmelinii*, *H. theinum* и *H. austrosibiricum* в разные годы наблюдений в пределах одних и тех же местообитаний. Анализ значений АИТ показал следующее.

У *A. austrosibiricus* изучена АИТ у индивидуальных растений в выборках из четырех ЦП в пределах одних и тех же четырех местообитаний в разные годы: №№ 1_10 и 1_12 (2010 и 2012 гг.), 5_01 и 9_02 (2001 и 2002 гг.) и 13_10 и 5_11 (2010 и 2011 гг.), 7_05 и 12_09 (2005 и 2009 гг.) (приложение 7). Достоверных отличий по средним значениям АИТ у растений трех пар ЦП в разные годы нами не найдено (рис. 4). Растения этих ЦП произрастали в различных фитоценологических условиях Алтайского Края и Республики Алтай на абсолютных высотах 400–1500 м и были приурочены как к

открытым участкам, так и к местообитаниям под пологом леса (приложение 7). АИТ достоверно отличалась ($P=0.95$) в разные годы наблюдений только у представителей ЦП №№ 7_05 и 12_09 (ИО, мыс Хобой) (рис. 4).

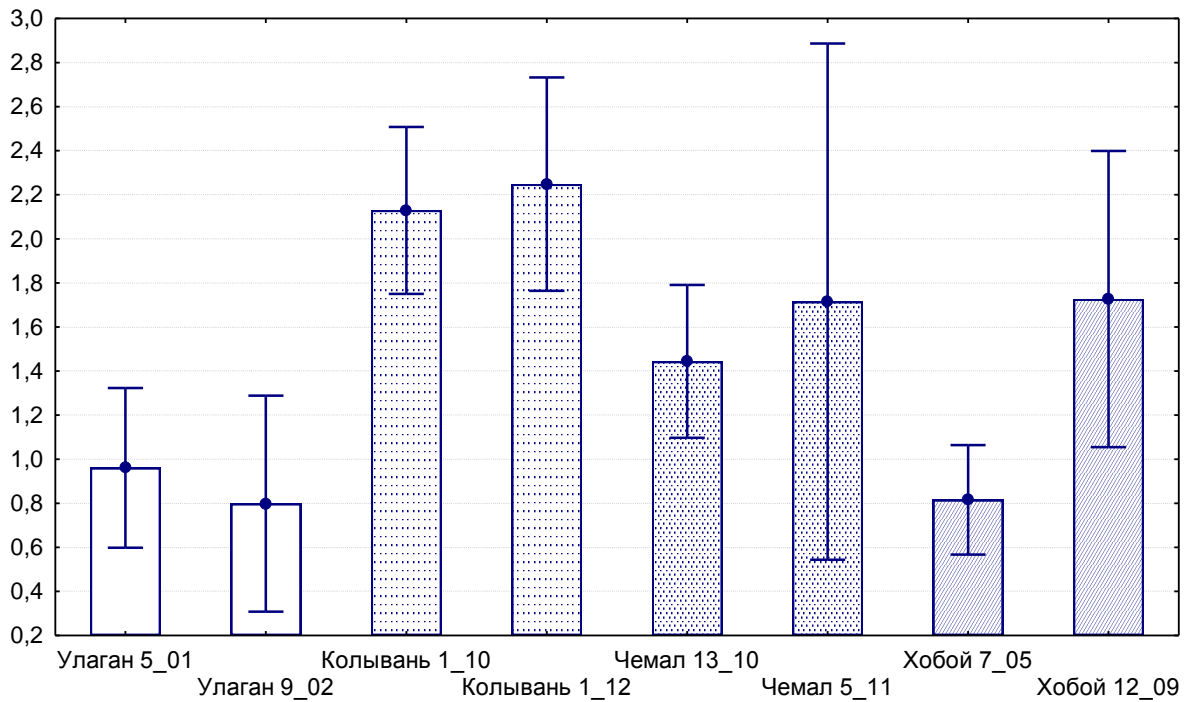


Рис. 4. Годичная изменчивость АИТ у растений *Astragalus austrosibiricus* в четырех местообитаниях. По оси ординат – средние значения АИТ, (мг/г сухого веса) с 95% доверительным интервалом, по оси абсцисс – обозначения изученных ЦП.

У *H. gmelinii* годичная изменчивость АИТ исследована в Республике Алтай в четырех местообитаниях: ЦП №№ 3_03 и 11_12 (2003 и 2012 гг.); 2_11 и 3_12 (2011 и 2012 гг.); 7_09 и 12_10 (2009 и 2010 гг.) 9_10 и 13_12 (2010 и 2012 гг.) (приложение 1). Растения этих ЦП были приурочены к открытым степным местообитаниям, расположенным на относительно небольших абсолютных высотах (800–1100 м) в пределах горной умеренно-теплой лесостепи в РА (Макунина, 2011). У изученных представителей *H. gmelinii* значения АИТ в листьях достоверно отличались в пределах

каждого из трех местообитаний в разные годы (рис. 5) ($P=0.99$). Разница средних значений АИТ у растений в разные годы в пределах одного и того же местообитания составила величину 1.5–5.8 раз. Вероятно, разная активность этой группы веществ обусловлена реакцией растений *H. gmelinii* на климатические условия в разные по погодным условиям годы наблюдений в конкретных местообитаниях.

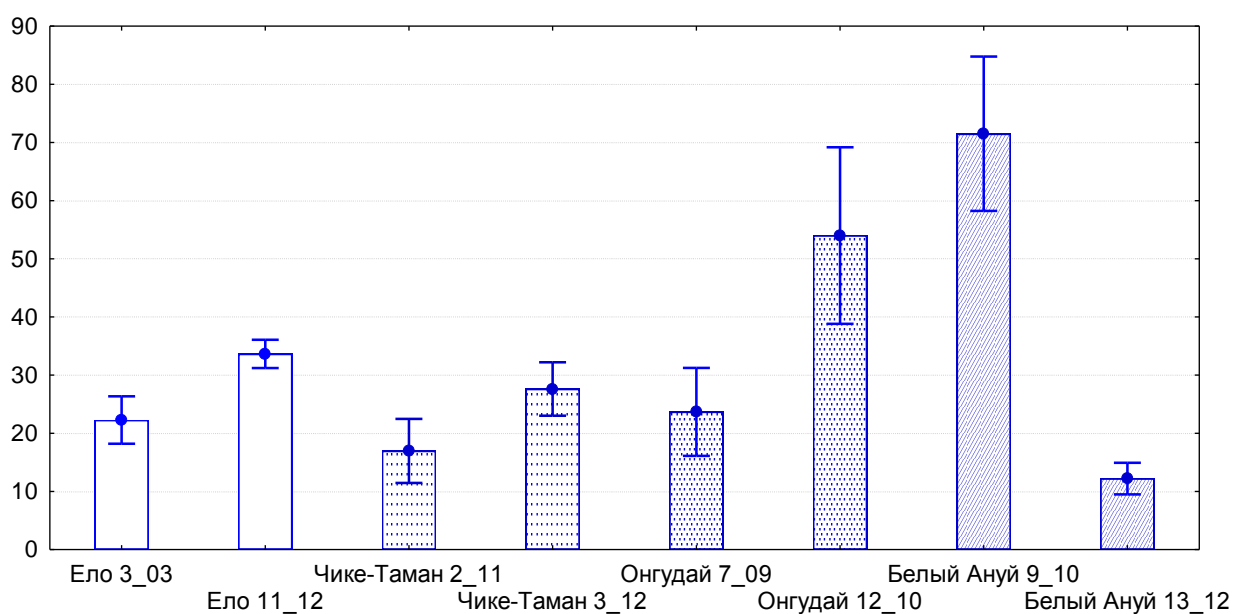


Рис. 5. Годичная изменчивость АИТ у растений *Hedysarum gmelinii* в четырех местообитаниях. По оси ординат – средние значения АИТ (мг/г сухого веса) с 95% доверительным интервалом; по оси абсцисс – обозначения изученных ЦП.

Исследование годичной изменчивости значений АИТ в естественных ЦП представляет научный и практический интерес. Однако проведению многолетних наблюдений за растениями в пределах одних и тех же местообитаний препятствует нестабильность приуроченности растений *H. gmelinii* к локальным местообитаниям. По нашим наблюдениям, растения этого вида периодически не возобновляются в пределах прежних, ранее изученных, местообитаний, что выражается в отсутствии развития их надземной части и выпадении вида из травостоя. Иногда приуроченность

растений *H. gmelinii* меняется в значительной степени, удаляясь на сотни и тысячи метров от прежних местообитаний.

Изучение годичной изменчивости АИТ у редкого для Сибири вида *H. theinum* в природных условиях проведено в Республике Алтай у индивидуальных растений в одном и том же местообитании в течение двух лет (2010 и 2013 гг.) в двух фазах сезонного развития – бутонизации и цветения (ЦП №№ 4_10, и 13_13 (приложение 1)).

В фазе бутонизации в данном местообитании у *H. theinum* значения АИТ достоверно отличались в разные годы наблюдений (у растений в 2010 г. АИТ составила 31.7 ± 1.8 мг/г; в 2013 г. – 15.6 ± 2.2 мг/г). Таким образом, активность ИТ у растений *H. theinum* зависит от метеоусловий года проведения наблюдений. Вместе с тем, не найдено достоверных отличий по значениям АИТ у растений ЦП № 13_13 с изученными в этот же срок растениями, произраставшими в данном местообитании, но в несколько другом фитоценозе (ЦП № 12_13, поляна в разреженном кедрово-лиственничном лесу) (рис. 6).

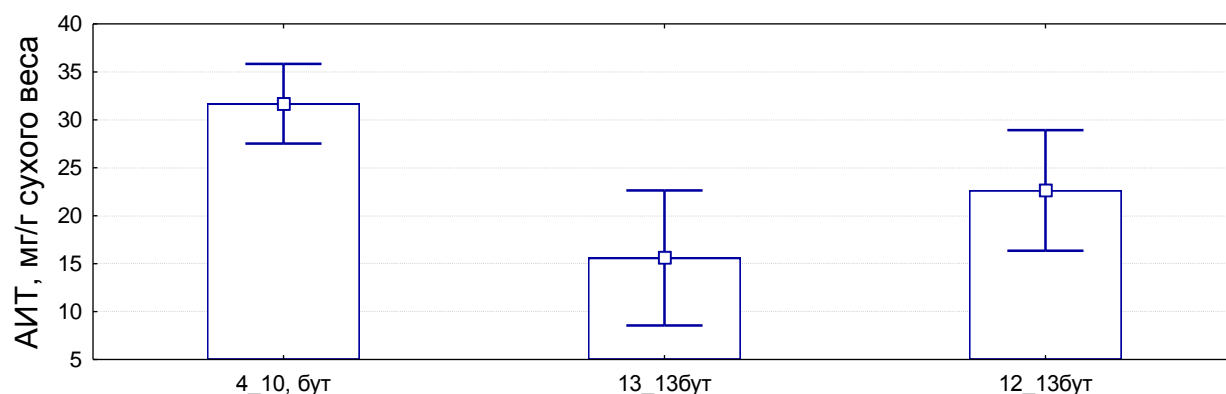


Рис. 6. Годичная изменчивость АИТ у растений *Hedysarum theinum* в фазе бутонизации (РА, Усть-Канский р-н, окр. с. Кайтанак) в 2010 и 2013 гг. По оси ординат – средние значения АИТ (мг/г сухого веса) с доверительным 95% интервалом, по оси абсцисс – изученные ЦП.

В фазе цветения в данном местообитании значения АИТ у растений *H. theinum* изучены в течение трех лет наблюдений: 2003, 2010 и 2014 гг. (рис. 7) (приложение 1). Сравнение показывает, что значения АИТ у растений *H. theinum* в фазе цветения не имеют достоверных отличий в 2003 и 2014 гг., характеризуясь средними величинами, а в 2010 г. АИТ характеризовалась высокими значениями и была достоверно выше, чем в другие годы проведения исследований (20.0 ± 1.5 , 21.9 ± 1.7 и 60.3 ± 5.0 , соответственно) ($P=0.95$).

Таким образом, выявлено, что значения АИТ у растений *H. theinum* в данном местообитании в 2010 году в фазах бутонизации и цветения достоверно (в 2 и 3 раза, соответственно) превысили значения признака в другие годы наблюдений, что связано, вероятно, с влиянием на растения погодных условий вегетационного периода 2010 года в пределах данного местообитания (рис. 7).

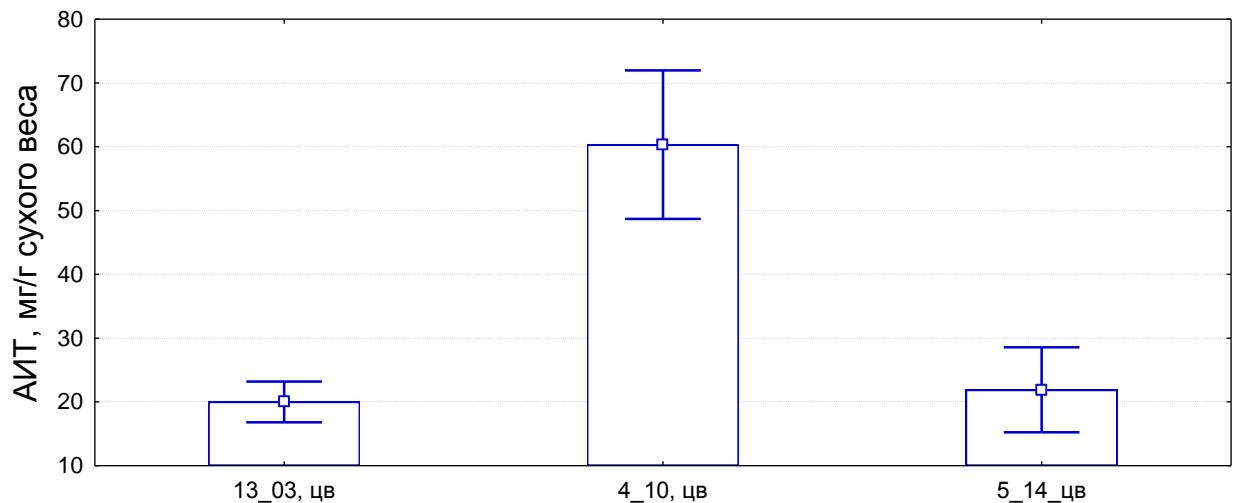


Рис. 7. Значения АИТ у растений *Hedysarum theinum* в течение трех лет наблюдений в фазе цветения (РА, Усть-Канский р-н, окр. с. Кайтанак; подножие горы Красная): 2003 г. (ЦП № 13_03), 2010 г. (ЦП №4_10) и 2014 г. (ЦП №5_14). По оси ординат – средние значения АИТ (мг/г сухого веса) с 95% доверительным интервалом, по оси абсцисс – изученные ЦП.

Изучение годичной изменчивости АИТ проведено также в фазе цветения у растений эндемичного вида *H. austrosibiricum* в Республике Алтай в пределах одного и того же местообитания в 2011 и 2012 гг. (ЦП №№ 1_11 и 2_12; Онгудайский р-н, перевал Семинский; приложение 4). Оно показало, что АИТ у растений данных ЦП этого эндемичного вида характеризуется средней величиной (29.1 ± 2.3 и 21.9 ± 1.8 мг/г, соответственно) и достоверно отличается в разные годы проведения наблюдений в 1.3 раза (рис. 8).

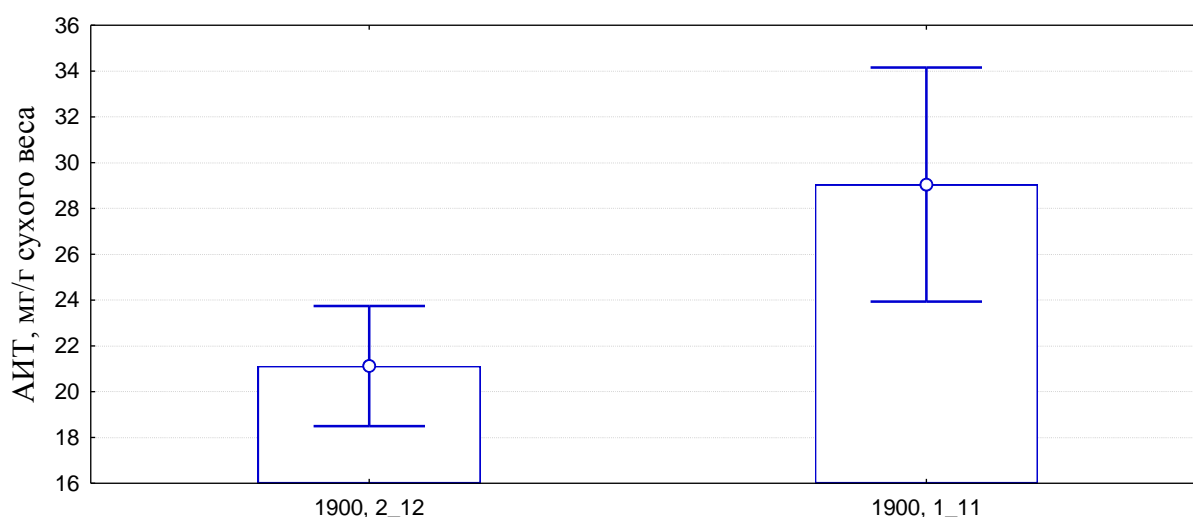


Рис. 8. Значения АИТ у растений *Hedysarum austrosibiricum* в 2011 и 2012 гг. (РА, Онгудайский р-н, пер. Семинский) в разные годы наблюдений: ЦП №№ 1_11 (2011 г.) и 2_12 (2012 г.). По оси ординат – средние значения АИТ (мг/г сухого веса) с 95% доверительным интервалом, по оси абсцисс – изученные ЦП.

В условиях культуры годичная изменчивость АИТ изучена в листьях у растений *Hedysarum alpinum* и редкого для Сибири вида *H. theinum* в ЦСБС СО РАН и в СибБС ТГУ (приложение 1).

АИТ у *H. alpinum* в ЦСБС СО РАН в фазе цветения – начала плодоношения была высокой и в разные годы проведения наблюдений характеризовалась близкими значениями: 54.0 мг/г (1999 г., возраст 13 лет,

средняя проба), 43.4 ± 2.2 мг/г (2000 г., 14 лет, индивидуальные образцы), 41.2 ± 0.9 мг/г, (2006 г., возраст 6 лет, индивидуальные образцы) (рис. 9).

АИТ у *H. alpinum* в СибБС ТГУ в 2009 году в фазе цветения в средних образцах зрелых генеративных растений (5–7 лет жизни) характеризовалась средними и высокими значениями (37.0–55.0 мг/г сухого веса), а в 2011 г. – высокими (68.8 мг/г). Эти значения близки к АИТ, выявленной у растений данного вида в культуре в ЦСБС СО РАН (Дорогина, Жмудь, 2010 (2)).

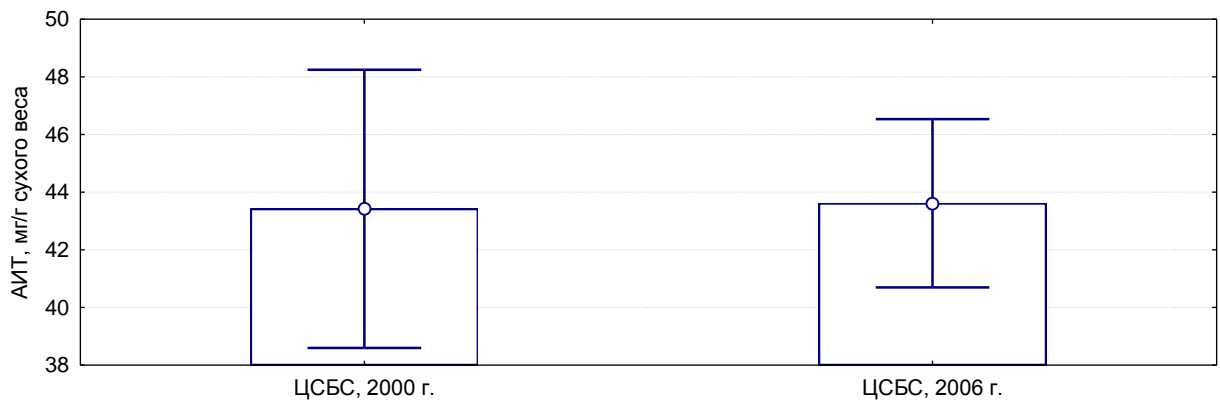


Рис. 9. Значения АИТ в листьях у зрелых генеративных растений *Hedysarum alpinum* в ЦСБС СО РАН (2000 и 2006 гг.). По оси ординат – средние значения АИТ (мг/г сухого веса) с 95% доверительным интервалом, по оси абсцисс – изученные образцы.

У растений редкого для Сибири вида *H. theinum* АИТ изучена в 2009–2011 гг. в культуре в СибБС ТГУ (рис. 10). Исследование в средних образцах листьев, проведенное в 2009 г., показало, что активность ИТ в листьях растений вида в этом году была наибольшей, по сравнению с другими изученными видами (Дорогина, Жмудь, 2010(2)); Жмудь и др., 2012).



А



Б

Рис. 10. Растения *Hedysarum theinum* в СибБС ТГУ: А – 10.06. 2009 г., Б – 10.07. 2008 г.
(фото Н.С. Зиннер).

В 2010 г., там же, в средних образцах листьев растений *H. theinum* в фазе цветения АИТ была, в среднем, в 3 раза ниже, чем в 2009 г. (рис. 11). Очевидно, на разнице в значениях признака отразились климатические условия в разные по погодным условиям годы проведения наблюдений.

Анализ климатических условий в Томской области в 2009 и 2010 гг. показывает, что метеоусловия в эти годы наблюдений существенно отличались. В марте 2009 г. наблюдались определенные погодные аномалии. Аномально теплой была 1 декада марта с превышением температурной нормы на 1-3°C, 2 декада месяца – аномально холодная, с температурой ниже нормы на 1-4°C, и 3 декада месяца – снова аномально теплая, с превышением температурной нормы на 3-5°C. Необычно ранняя весна 2009 г. сопровождалась превышением температурной нормы в апреле – первой половине мая. Во второй половине мая наблюдалась неустойчивая погода с аномально шквалистыми ветрами, частыми обильными осадками и чередованием волн тепла и холода. В июне отмечено сочетание теплой и влажной первой декады с аномально холодными 2 и 3 декадами. Данное сочетание температур в июне отмечено впервые за 50 лет наблюдений. Температура июня была ниже нормы на 2-3°C, осадки составили 130–200% от нормы (Экологический..., 2010). Климатические показатели в другие месяцы вегетационного периода 2009 г. были в пределах нормы.

В течение всего вегетационного периода 2009 г. в средних образцах листьев растений *H. theinum* в разных фазах сезонного развития (бутонизация, цветение, плодоношение) наблюдались только высокие значения АИТ, превышающие 80 мг/г сухого веса (рис. 11). Повышенные значения АИТ у растений этого вида в течение всего вегетационного периода 2009 г., вероятно, было вызвано аномально резкими колебаниями температуры, что было неоднократно отмечено в начале и середине вегетационного периода 2009 года (Экологический...2010).

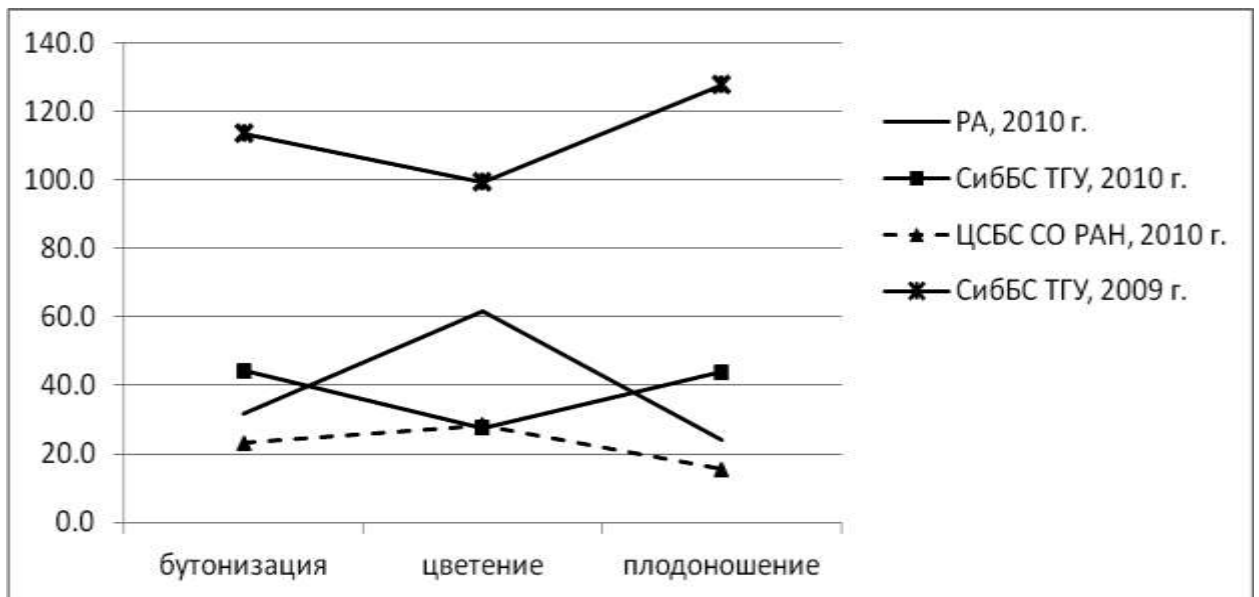


Рис. 11. Годичная изменчивость и сезонная динамика АИТ в средних образцах листьев средневозрастных растений *Hedysarum theinum* в различных эколого-географических условиях, 2009–2010 гг. По оси ординат – средние значения АИТ (мг/г сухого веса), по оси абсцисс – фазы сезонного развития растений.

В 2010 г. в начале весны и лета каких-либо погодных аномалий отмечено не было, что, вероятно, повлияло на растения *H. theinum*, в листьях которых значения АИТ были существенно более низкими, чем в предыдущем году (Экологический...2011).

Таким образом, повышение значений активности ИТ, наблюдавшееся у растений *H. theinum* в культуре в течение всего периода вегетации 2009 г., было обусловлено резкими изменениями погодных условий, которые выразились в аномально резких перепадах температуры. Отличие по уровню АИТ в разные по погодным условиям годы свидетельствует об участии данной группы веществ в процессах адаптации растений к климатическим условиям.

Для практического использования, особенно в кормовых целях, имеет большое значение исследование динамики АИТ в разные фазы сезонного

развития растений, так как надземная часть бобовых растений является основным кормом для животных (Тарасенко и др., 1985). Сезонная динамика АИТ нами изучена, в основном, у представителей рода *Hedysarum*.

У растений редкого для Сибири вида *H. theinum* сезонная динамика АИТ изучена нами в сравнительном плане в природных условиях в РА в 2010 г. (Усть-Коксинский р-н, окр. с. Кайтанак, подножие горы Красная), в культуре в СибБС ТГУ (2010 г.) и в ЦСБС СО РАН (2010, 2014 гг.).

Осуществить исследование в природных условиях в короткие сроки удалось благодаря специфике данного местообитания, которое находится в непосредственной близости от снежника. В результате разной скорости таяния снежников в высокогорье в пределах одного и того же местообитания в один срок наблюдений (26.06. 2010 г.) нами изучены растения, пребывающие в двух фазах сезонного развития – бутонизации и цветения.

В этом же году (08. 2010 г.) в пределах данного местообитания исследованы растения в фазе плодоношения (образцы предоставлены Н.С. Зиннер). Выявлено, что в индивидуальных образцах растений *H. theinum* в данном местообитании значения АИТ в фазе цветения достоверно выше, чем в фазах бутонизации и плодоношения ($P=0.95$) (рис. 12).

Сравнительный анализ АИТ, проведенный в течение периода вегетации 2010 г. в индивидуальных образцах растений *H. theinum* в природных условиях и в культуре показал, что более широким диапазоном изменчивости и более высокими значениями АИТ характеризовались растения в культуре (СибБС ТГУ) (рис. 12). АИТ у растений *H. theinum* в природных условиях и в культуре в начале периода вегетации в фазе бутонизации достоверно не отличалась. В фазе цветения данная группа веществ играла более активную роль у растений *H. theinum* в природных условиях, по сравнению с условиями культуры. Так, в фазе цветения в РА, АИТ была достоверно выше, по сравнению со значениями признака в фазах бутонизации и плодоношения

($P=0.95$) и по сравнению со значениями этого признака в культуре в этой фазе сезонного развития растений.

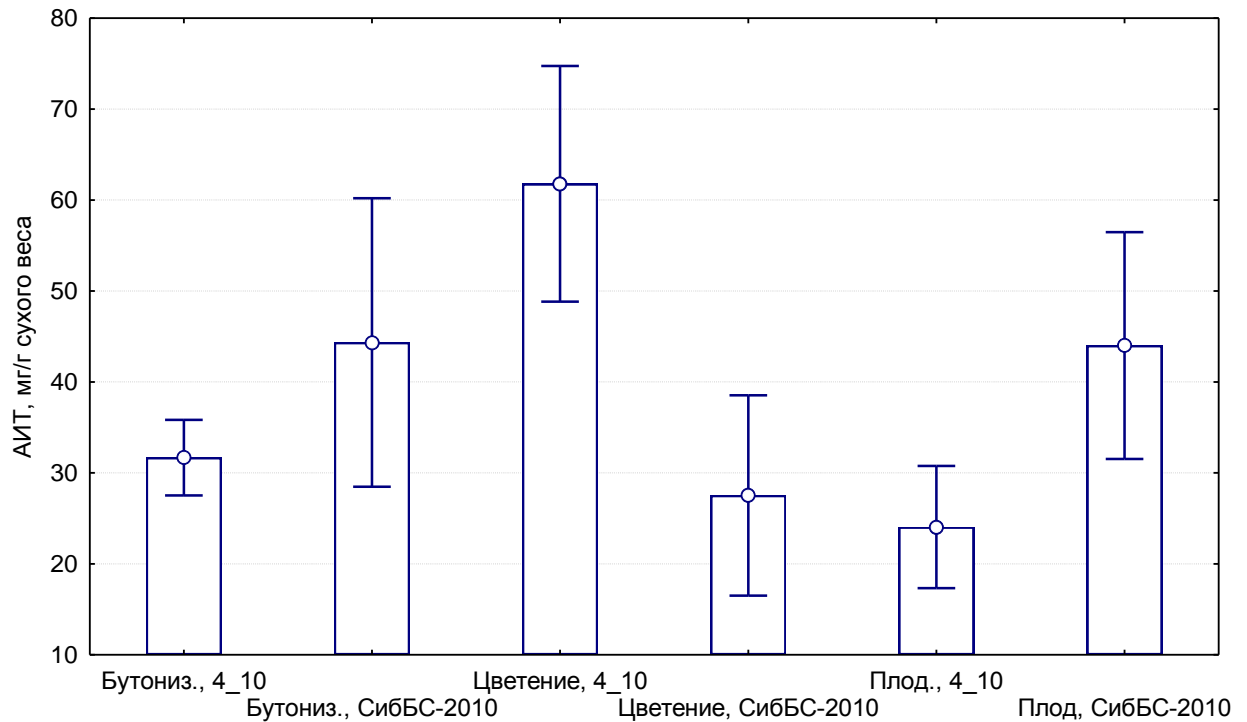


Рис. 12. Значения АИТ в листьях у растений *Hedysarum theinum* в разные фазы сезонного развития в 2010 г. в природных условиях (РА, Усть-Канский р-н, окр. с. Кайтанак, подножие г. Красной, ЦП № 4_10) и в культуре (СибБС ТГУ). По оси ординат – средние значения АИТ (мг/г сухого веса) с 95% доверительным интервалом, по оси абсцисс – фазы сезонного развития («Бутониз.» – бутонизация; «Плод.» – плодоношение) и местонахождение.

В листьях *H. theinum* в фазе цветения в культуре (СибБС ТГУ, 2010 г.) зафиксированы, в среднем, несколько более низкие значения АИТ в растениях, чем в фазах бутонизации и плодоношения. Возможно, понижение активности ИТ в июле 2010 г. в г. Томске связано с наблюдаемой погодной аномалией, когда среднемесячная температура отмечена ниже нормы на 2–3 °С, что было зафиксировано впервые за последние 50 лет (Зиннер, 2011;

Экологический...., 2011). Тем не менее, некоторое снижение АИТ, наблюдаемое в фазе цветения в условиях культуры, не является достоверным, и средние значения АИТ у растений *H. theinum* в течение вегетационного периода 2010 г. в культуре характеризовались как высокие и достоверно не отличались в разные фазы сезонного развития растений.

В фазе плодоношения активность ИТ в природных условиях и в культуре снизилась до уровня значений, отмеченных в фазе бутонизации (рис. 12). В культуре в СибБС ТГУ в фазе плодоношения АИТ была достоверно выше, чем в природных условиях ($P=0.95$). Возможно, повышенный уровень активности ИТ у растений *H. theinum* в данной фазе сезонного развития мог быть связан с необычно теплой погодой, наблюдавшейся осенью в 2010 г. в г. Томске. Так, в сентябре этого года был перекрыт абсолютный температурный максимум, равный $+31.7^{\circ}\text{C}$ (вместо прежнего $+27.8$, наблюдавшегося в 1966 г.); средняя температура в сентябре – октябре была выше средней нормы на 2°C (Экологический..., 2011). Возможно, повышенные, по сравнению с природными условиями, значения АИТ у растений данного вида в фазе плодоношения в культуре, наблюдаемые в условиях долгой теплой осени, связаны с некоторым замедлением процессов трансформации ИТ в запасные белки семян, что отразилось в более высокой активности ИТ в листьях в конце вегетационного периода, по сравнению с растениями из естественных условий. В природных местообитаниях снижение АИТ у растений было более заметным, что, вероятно, связано с особенностями укороченного вегетационного периода, характерного для горных условий.

Таким образом, в культуре в СибБС ТГУ у растений *H. theinum* средние значения АИТ в течение вегетационного периода 2010 г. достоверно не изменялись в разные фазы сезонного развития. В природных условиях в этом же году АИТ была достоверно более высокой в фазе цветения растений.

Вероятно, адаптивная роль данной группы веществ в процессах сезонного развития растений вида была более выражена у представителей этого вида в природных условиях.

Исследование АИТ у индивидуальных маркированных растений в культуре в СибБС ТГУ в 2010 г. показало, что сезонная динамика каждой из изученных особей носит индивидуальный характер. Среднее арифметическое значение признака по всем изученным растениям дает возможность изучить тенденцию динамики АИТ в целом для интродукционной популяции. Рассмотрение индивидуальной сезонной динамики АИТ у растений позволяет дать характеристику каждой особи. Так, например, в течение вегетационного периода у особи №4 АИТ плавно снижается от фазы бутонизации к фазе плодоношения в 1.6 раза. У особи №5 АИТ увеличивается в течение вегетационного периода в 2.3 раза к фазе плодоношения (рис. 13).

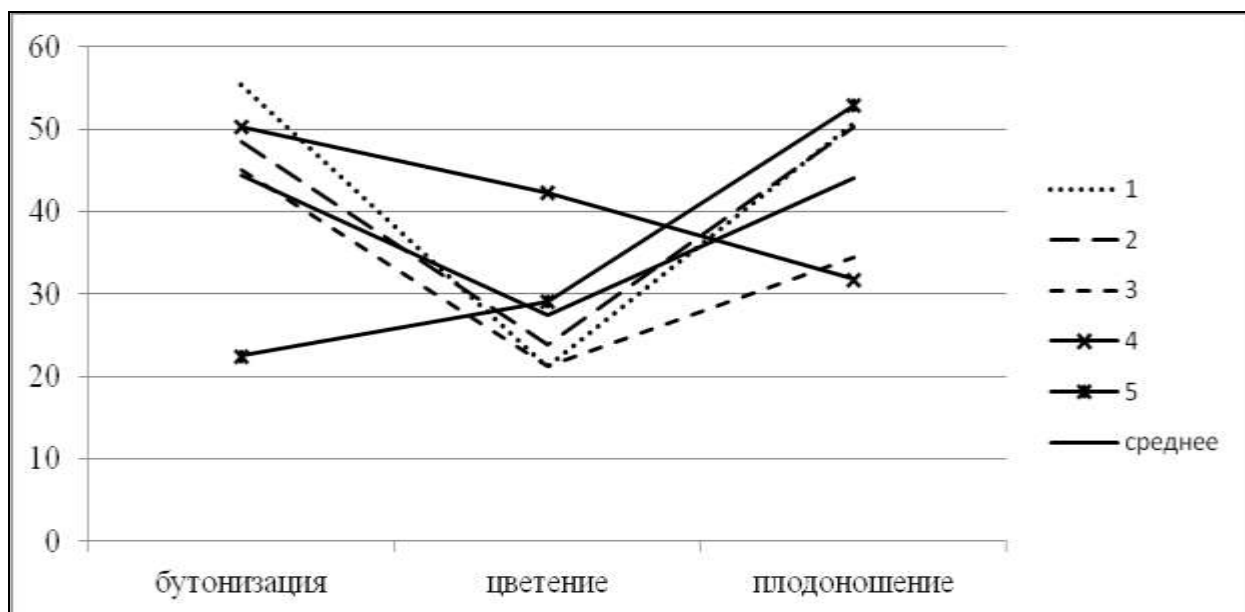


Рис. 13. Динамика АИТ в листьях у растений *Hedysarum theinum* в условиях интродукции в СибБС ТГУ (2010 г.): индивидуальная изменчивость значений АИТ у маркированных растений. Обозначения: 1-5 – номера особей *H. theinum*. По оси ординат – АИТ (мг/г сухого веса), по оси абсцисс – фазы сезонного развития.

В данном эксперименте показано, что у части особей (40%) характер сезонной изменчивости признака отличается от тенденции, выявленной, в среднем, для большинства особей. Данный факт служит основанием для изучения сезонной динамики АИТ у индивидуальных растений при отборе форм в практических целях.

Сезонная динамика АИТ, изученная в культуре в средних образцах листьев растений (СибБС ТГУ, 2009 г.), несколько отличалась у растений *H. theinum* разного возраста (4 года и 17 лет). Растения находились в молодом генеративном и старом генеративном онтогенетических состояниях, соответственно. Высокие значения признака в листьях отмечены у представителей обеих возрастных групп, по сравнению с другими исследованными видами в культуре и природе. У растений молодого онтогенетического состояния выявлено увеличение значения АИТ в фазе цветения растений. У представителей старого генеративного онтогенетического состояния (17 лет) АИТ характеризуется некоторым увеличением значений в листьях в фазе плодоношения (рис. 14).

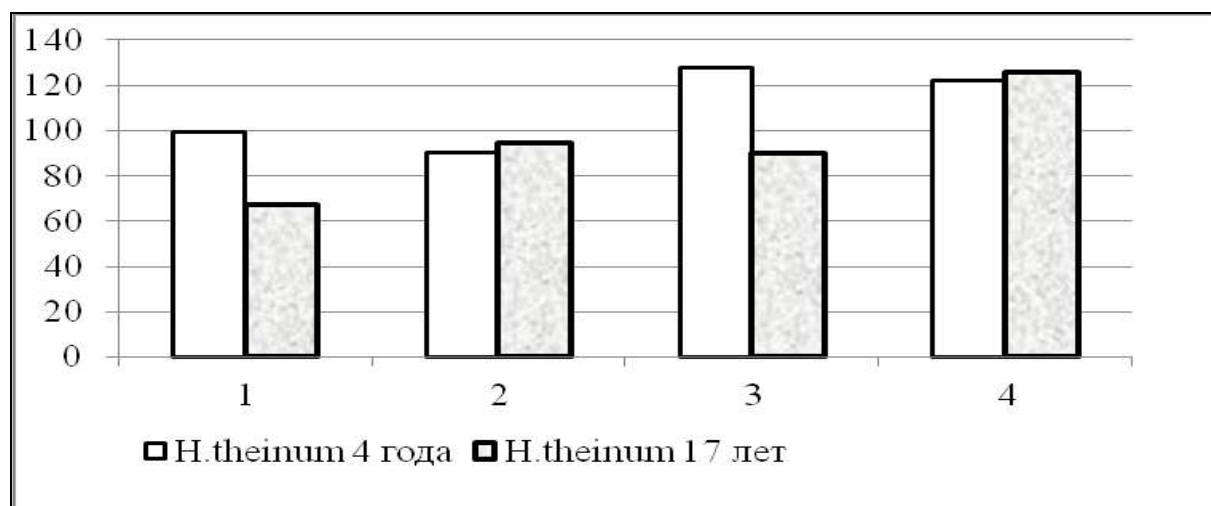


Рис. 14. Сезонная динамика АИТ в средних образцах листьев растений *Hedysarum theinum* разного возраста в культуре (СибБС ТГУ, 2009 г.). По оси ординат – АИТ (мг/г сухого веса), по оси абсцисс – фазы сезонного развития растений: 1 – вегетация; 2 – бутонизация; 3 – цветение; 4 – плодоношение.

В ЦСБС СО РАН АИТ исследована у нескольких (1-5) особей *H. theinum* в 1999–2014 гг. В 1999 г. АИТ изучена у одной зрелой особи (приложение 1). Изучение АИТ продолжено у растений этого вида в 2010 году (посев проведен в 2000 г. семенами, собранными с этого растения). Значения АИТ в средних образцах листьев у зрелых растений *H. theinum* в 1999 и 2010 гг. были средними (32.7 мг/г и 28.3 мг/г сухого веса, соответственно). В 2014 г. у маркированных растений *H. theinum* того же происхождения нами проведено сравнение индивидуальной изменчивости АИТ в фазах цветения и плодоношения. У растений в фазе цветения выявлены достоверно более высокие значения АИТ (рис. 15).

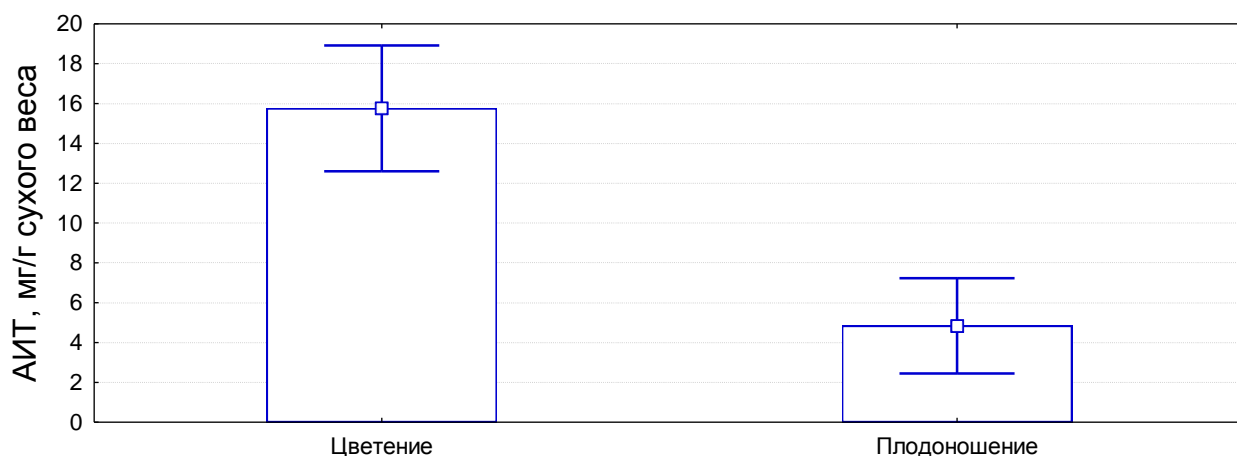


Рис. 15. Динамика значений АИТ у маркированных растений *Hedysarum theinum* в фазах цветения и плодоношения в культуре (ЦСБС СО РАН, 2014 г.). По оси ординат – АИТ (мг/г сухого веса) с 95% доверительным интервалом, по оси абсцисс – фазы сезонного развития растений.

У растений *H. alpinum* разного возраста, изученных в культуре (СибБС ТГУ, 2009 г.), выявлены некоторые отличия в сезонной динамике АИТ в средних образцах листьев. Сравнение показало, что высокие значения АИТ обнаружены у растений 5-летнего возраста. Растения других возрастных

групп (4, 6 и 7 лет жизни) характеризуются средней величиной АИТ. В средних образцах листьев у растений 4-5 – летнего возраста максимальные значения АИТ зафиксированы в фазе цветения, у растений 6 – летнего возраста выявлено некоторое увеличение значения этого признака в фазе плодоношения, а у растений 7 – летнего возраста – уменьшение в 1.5 раза величины признака в фазе плодоношения по сравнению с максимальной величиной, выявленной у растений этой возрастной группы в фазе бутонизации (рис. 16).

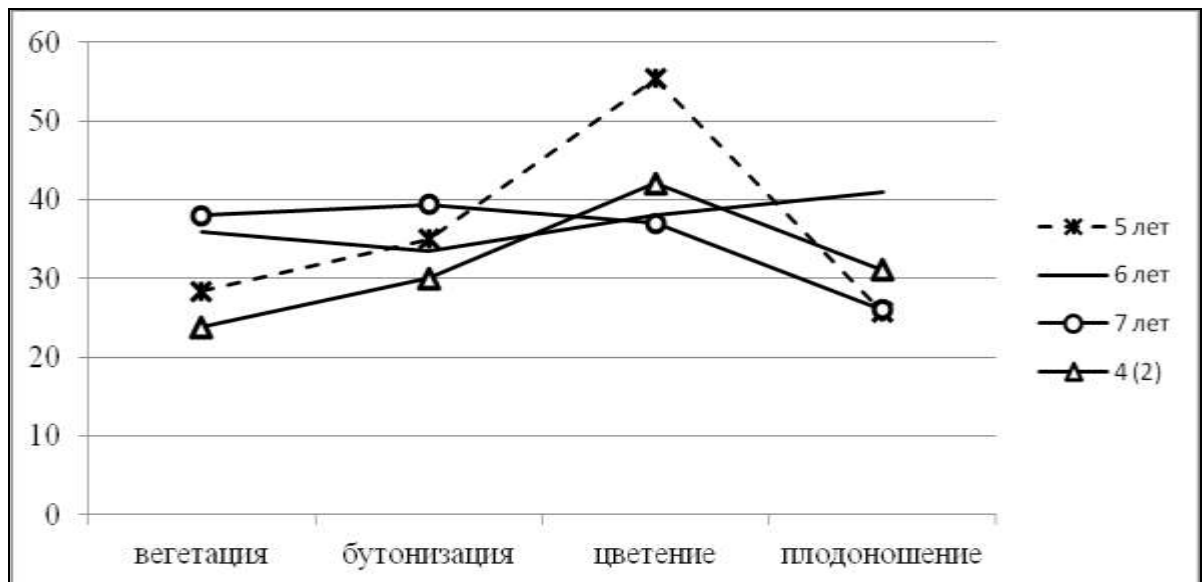


Рис. 16. Сезонная динамика АИТ в средних образцах листьев разновозрастных растений *Hedysarum alpinum* в СибБС ТГУ (2009 г.). По оси ординат – АИТ (мг/г сухого веса), по оси абсцисс – фазы сезонного развития растений.

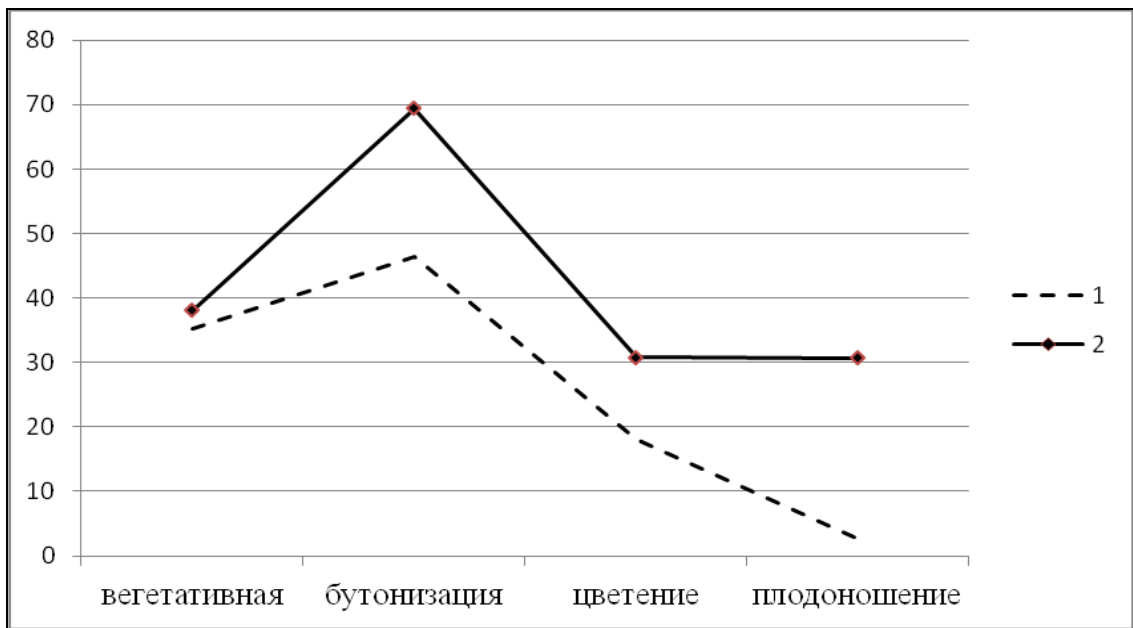
Сравнительное исследование сезонной динамики АИТ в растениях *H. alpinum* в культуре в СибБС ТГУ и ЦСБС СО РАН показало, что характер динамики признака, выявленный у средних образцов листьев *H. alpinum* в 2009 году в СибБС ТГУ, отличается от динамики значений АИТ у растений этого и других изученных видов, в ЦСБС СО РАН. Так, в средних образцах

листьев у представителей трех возрастных групп вида (4–6 лет) в СибБС ТГУ некоторое увеличение значений АИТ отмечено в фазе цветения растений.

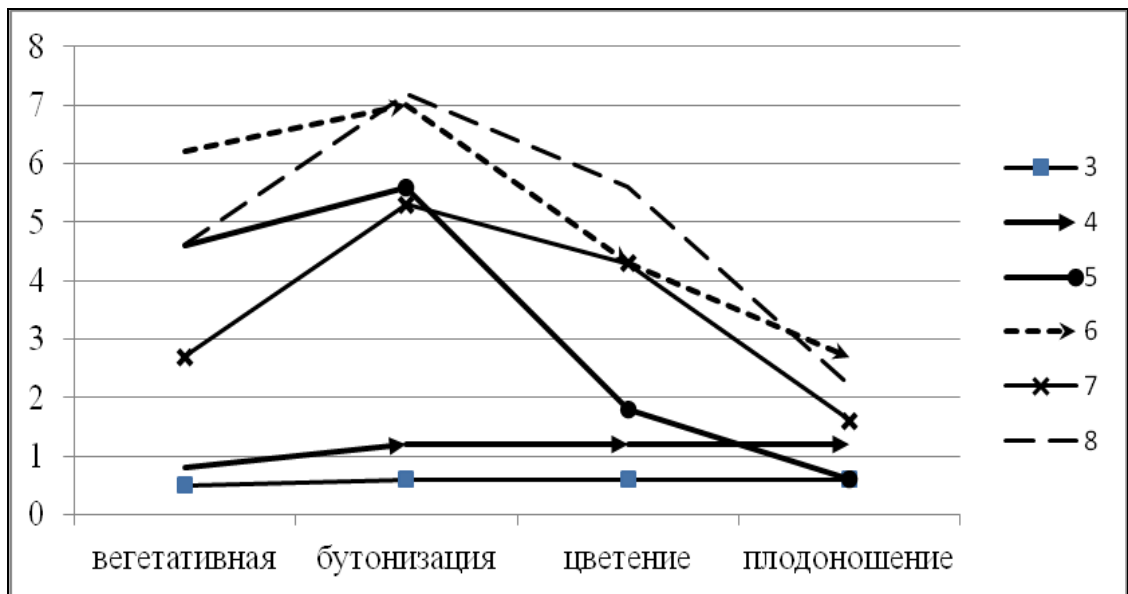
В культуре в ЦСБС СО РАН сезонная динамика АИТ изучена у 6 видов бобовых растений: (*Hedysarum alpinum*, *H. flavescens*, *H. theinum*, *Trifolium pannonicum*, *Vicia biennis* и *Lathyrus sylvestris*) (рис. 17). Практически во всех исследованных средних образцах этих видов АИТ достигает максимальных значений в фазе бутонизации. Затем, в фазе цветения, наблюдается ее снижение, и в фазе плодоношения активность ИТ минимальна. Средние и высокие значения признака обнаружены у интродуцированных растений *H. alpinum* и *H. flavescens* (рис. 17 А). Наибольшее различие (в 17 раз) по активности ИТ между фазами бутонизации и плодоношения отмечено у растений *H. alpinum*, в то время как у растений *H. flavescens* в этих же фазах развития АИТ различается только в 2.3 раза. В образцах других изученных видов выявлены невысокие значения АИТ. В образцах *V. biennis* с низкой АИТ значение признака изменяется несущественно (рис. 17Б). (Дорогина, Жмудь, 2010 (2))

Как видно из приведенных данных, динамика АИТ у растений *H. alpinum* в культуре отличается по характеру, так как максимальные значения признака, например, у средневозрастных растений *H. alpinum* в условиях ЦСБС СО РАН отмечены в фазе бутонизации, а в СибБС ТГУ – в фазе цветения.

Более высокая активность ИТ, наблюдавшаяся в фазе бутонизации у большинства из изученных видов бобовых растений в культуре в ЦСБС СО РАН, очевидно, играет адаптивную роль. Известно, что дифференциация генеративных органов сопровождается деградацией биополимеров, при которой увеличивается формирование мономерных соединений и происходит синтез белков формирующихся генеративных структур.



А



Б

Рис. 17. Динамика АИТ у растений семейства Fabaceae, интродуцированных в ЦСБС СО РАН, в разные фазы сезонного развития: А) №1 – *Hedysarum alpinum*, №2 – *H. flavescens*; Б) №3 – *Vicia biennis* с низкой АИТ*; №4 – *V. biennis* с высокой АИТ*; №5 – *Lathyrus sylvestris* с низкой АИТ*; №6 – *L. sylvestris* с высокой АИТ*; №7 – *Trifolium pannonicum* (уральский образец); №8 – *T. pannonicum* (румунский образец). По оси абсцисс – фазы сезонного развития растений; по оси ординат – АИТ (мг/г сухого веса). Примечание: *– данные д.б.н. О.В. Дорогиной.

Повышение активности ИТ, возможно, направлено на регуляцию процессов ограниченного протеолиза и обеспечения клеток необходимым для дифференциации новых структур количеством низкомолекулярных соединений, входящих в состав белковых макромолекул (Блехман, Шеламова, 1992; Бурень, 1984, 1985).

Изменения АИТ, которые выявлены у изученных видов в разные по погодным условиям годы и в течение сезонного развития, очевидно, способствуют адаптации растений к условиям среды.

3.2.2. Изменчивость АИТ в разновозрастных растениях Fabaceae в культуре и у растений разных онтогенетических состояний в природе

Устойчивость растений к различным стрессовым воздействиям в онтогенезе может меняться: особенно чувствительны к стрессорам растения в ювенильном возрасте (при прорастании), а также при цветении и плодоношении, а наиболее устойчивы – в состоянии покоя (семена, клубни и другие запасные органы растений) (Чиркова, 2002; Жученко, 2004).

Онтогенетическая изменчивость АИТ в надземной части дикорастущих бобовых растений ранее не изучалась. Ее сравнительное исследование имеет большое значение для выявления адаптивной роли этих веществ в процессе индивидуального развития у особей разных родов и видов. Изменчивость АИТ в онтогенезе изучена у 5 видов бобовых растений в природных условиях и в культуре в 2011–2012 гг.

АИТ в средних образцах листьев у растений разных онтогенетических состояний *Hedysarum alpinum* и *H. theinum* в условиях культуры (СибБС ТГУ) характеризуется некоторыми отличиями (рис. 18, рис. 19).

Так, у растений *H. alpinum* отмечены сравнительно более высокие значения АИТ в средних образцах у виргинильных особей. У ювенильных и зрелых растений отмечены несколько более низкие значения АИТ (рис. 18).

У представителей редкого для Сибири *H. theinum* в культуре (СибБС ТГУ) максимальные значения активности ИТ выявлены у растений молодого генеративного онтогенетического состояния, минимальные – у ювенильных особей (рис. 19). Общей тенденцией для обоих видов в условиях культуры явились относительно невысокие значения АИТ у ювенильных растений и близкие значения АИТ у зрелых и старых генеративных особей. У растений обоих видов выявлена высокая активность ИТ в виргинильном онтогенетическом состоянии. В генеративном периоде активность ИТ у представителей *H. alpinum* несколько снижается, а у растений *H. theinum* увеличивается и достигает максимума у молодых генеративных растений.

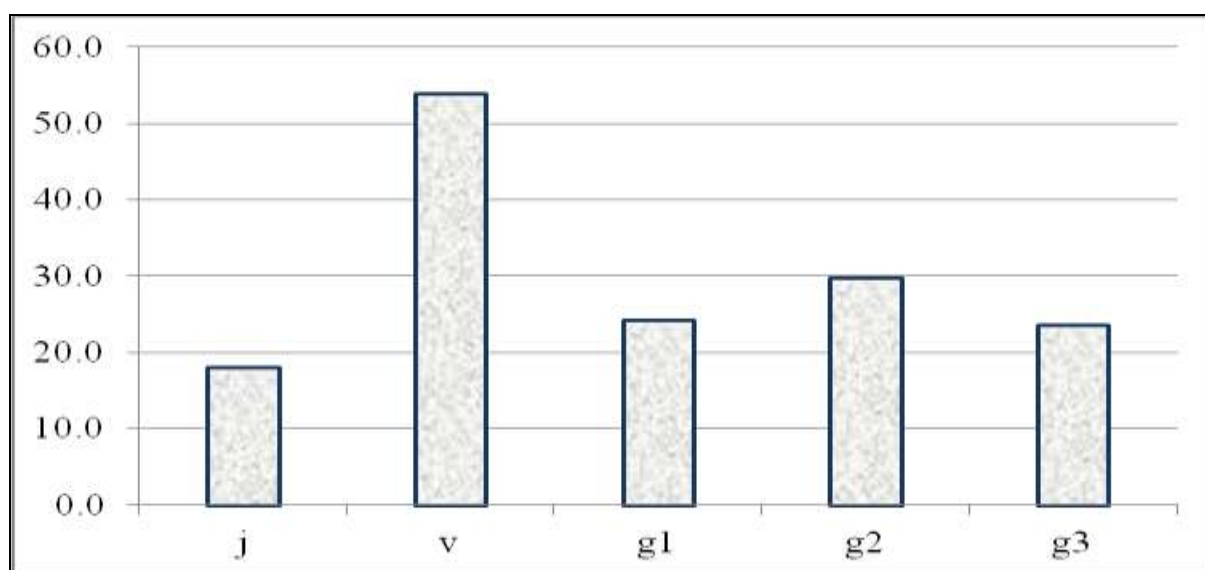


Рис. 18. АИТ у *Hedysarum alpinum* в средних образцах листьев растений разных онтогенетических состояний в условиях интродукции в СибБС ТГУ (2009 г.). По оси ординат – АИТ (мг/г сухого веса); по оси абсцисс – обозначения разных онтогенетических состояний растений (обозначения см. в списке сокращений).

АИТ нами изучена у трех видов бобовых растений в природных условиях в индивидуальных образцах растений разных онтогенетических состояний у редкого для Сибири вида *Astragalus sericeocanus* (см.

приложение 1), эндемичного *Hedysarum austrosibiricum* (приложение 4) и лесостепного вида *H. gmelinii*. Средние значения АИТ в индивидуальных образцах растений разных онтогенетических состояний у *A. sericeocanus* были низкими, сопоставимыми со значениями признака у другого представителя рода (секция *Cenantrum*), *A. mongholicus*, и составили 0.2–0.8 мг/г сухого веса. Выявлено, что АИТ у зрелых генеративных растений несколько выше по сравнению со значениями признака у растений других онтогенетических состояний (рис. 20).

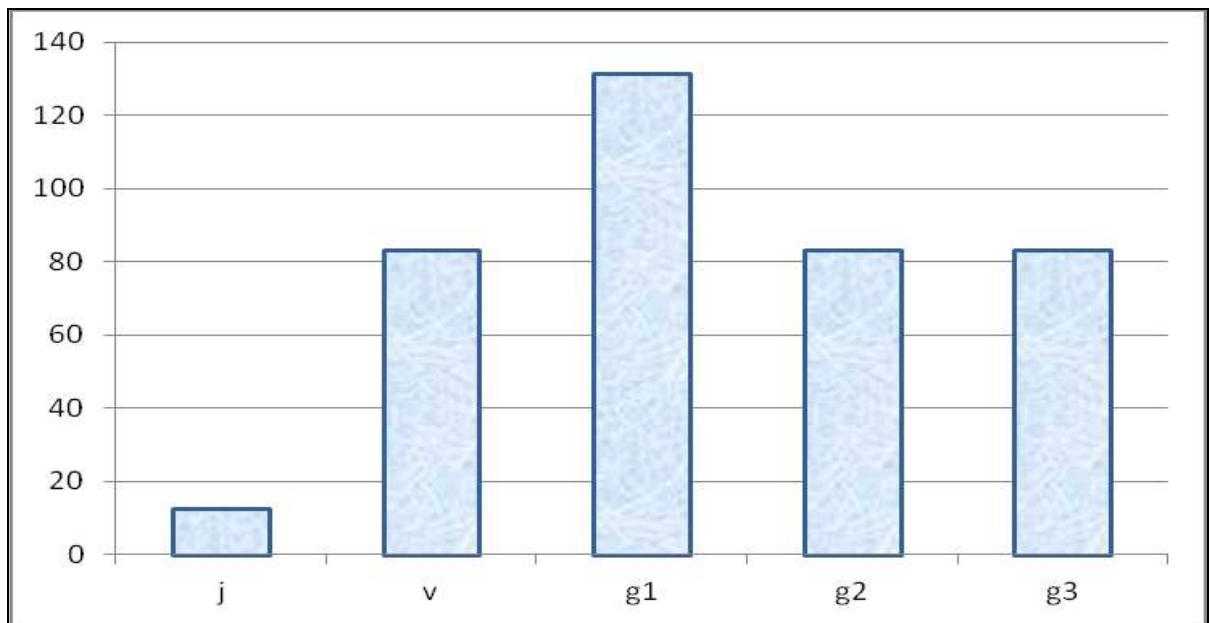


Рис. 19. АИТ в средних образцах листьев у растений *Hedysarum theinum* разных онтогенетических состояний в культуре в СибБС ТГУ (2009 г.). По оси ординат – АИТ (мг/г сухого веса); по оси абсцисс – обозначения разных онтогенетических состояний растений (обозначения см. в списке сокращений).

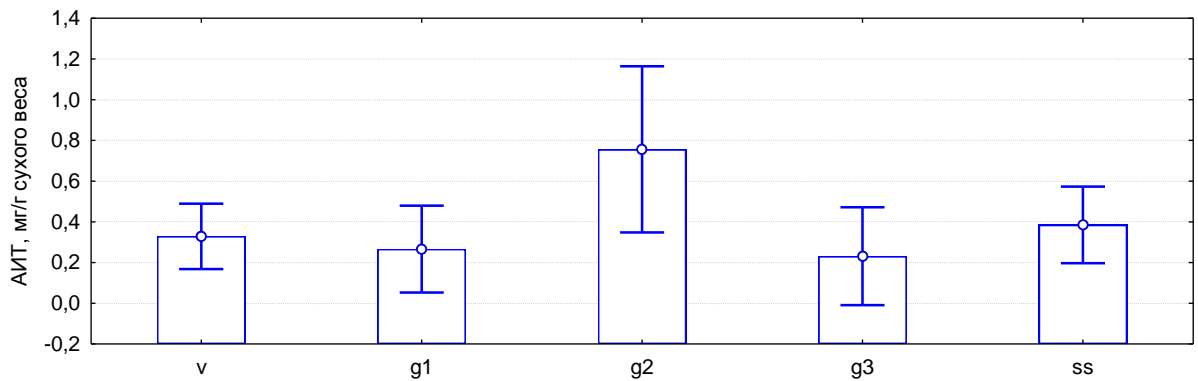


Рис. 20. Значения АИТ *Astragalus sericeocanus* у растений разных онтогенетических состояний (24.07.2011 г.; приложение 1). По оси ординат – АИТ (мг/г сухого веса) с 95% доверительным интервалом; по оси абсцисс – обозначения растений разных онтогенетических состояний (обозначения см. в списке сокращений).

У растений разных онтогенетических состояний генеративного периода *H. austrosibiricum* значения АИТ характеризовались средней величиной. Сравнение показало, что у обоих видов не найдено отличий по значениям АИТ у растений изученных онтогенетических состояний (рис. 20, рис. 21).

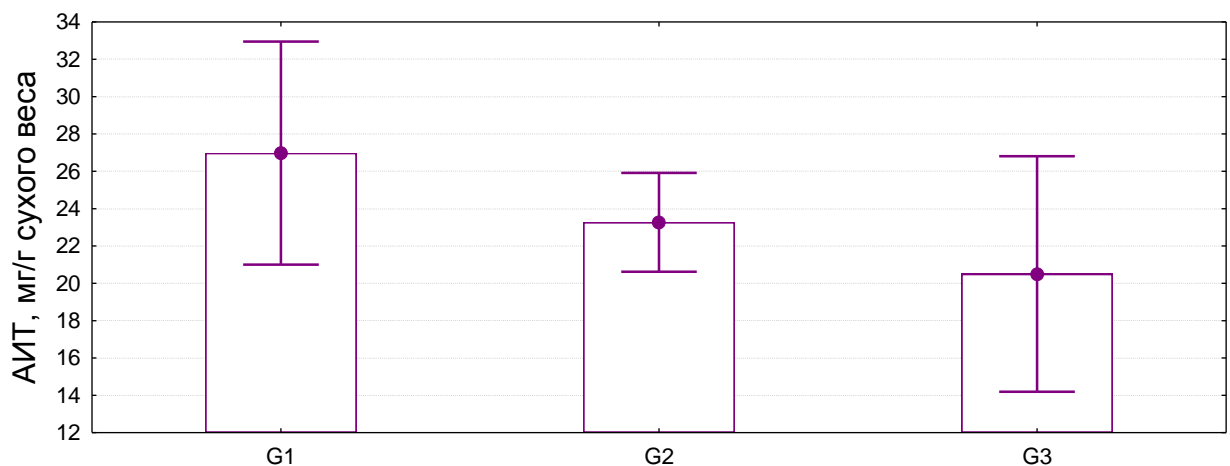


Рис. 21. АИТ в листьях у растений *Hedysarum austrosibiricum* разных онтогенетических состояний (генеративный период) (30.06.2012 г.; приложение 4). По оси ординат – АИТ (мг/г сухого веса) с 95% доверительным интервалом; по оси абсцисс – обозначения растений разных онтогенетических состояний (обозначения см. в списке сокращений).

У растений разных онтогенетических состояний *Hedysarum gmelinii* (ЦП № 4_11; приложение 1) нами обнаружены статистически достоверные отличия значений АИТ. Так, в пре- и постгенеративном периоде (у имматурных и субсенильных особей) значения АИТ в листьях были достоверно ниже, чем в листьях генеративных растений ($P=0.95$) (рис. 22). В образцах у растений *H. gmelinii* разных онтогенетических состояний, находящихся в генеративном периоде, отличий по АИТ не обнаружено. Анализируя данные по динамике активности ИТ у изученных в природе трех видов, можно обоснованно делать вывод о более высоких значениях признака в генеративном периоде развития только у растений *H. gmelinii*, вида с широким экологическим диапазоном.

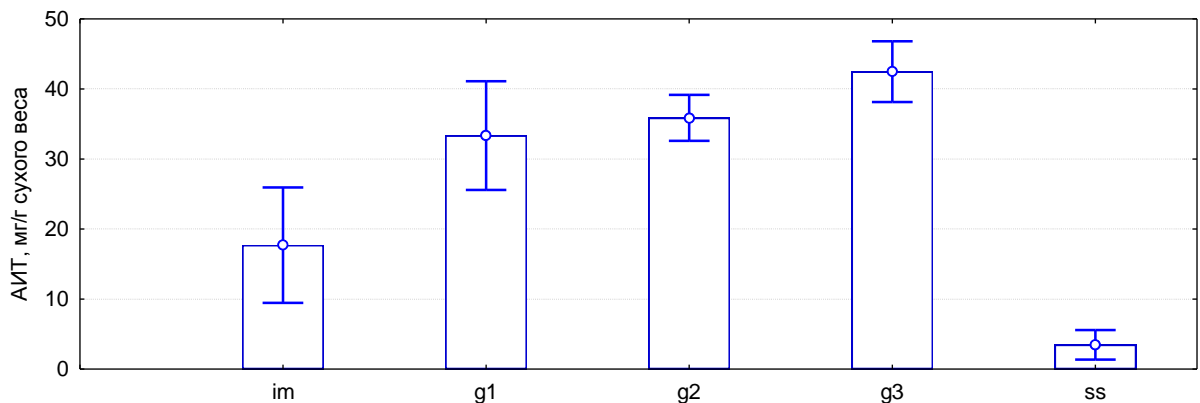


Рис. 22. АИТ в листьях у растений разных онтогенетических состояний *Hedysarum gmelinii* (РА, ЦП 4_11, 2011 г., приложение 1). По оси ординат – АИТ (мг/г сухого веса) с 95% доверительным интервалом; по оси абсцисс – обозначения растений разных онтогенетических состояний (обозначения см. в списке сокращений).

Таким образом, у редкого для Сибири вида *Astragalus sericeocanus* в растениях разных онтогенетических состояний, принадлежащих к трем периодам онтогенетического развития, не выявлено достоверных отличий по значениям АИТ. Возможно, это связано с наличием каких-либо других

адаптивных приспособлений, способствующих устойчивости вида к повреждениям, патогенам, вредителям или другим неблагоприятным факторам среды. Например, растения *A. sericeocanus* отличаются густым опушением, которое, возможно, препятствует механическому повреждению листовых пластинок в условиях произрастания на песчаных дюнах (перевеваемых песках). Наличие густого опушения – это один из эффективных способов избегания растениями стрессовых воздействий, например, ветра, избыточной инсоляции или песчаных бурь (Нахуцришвили, 1974; Чиркова, 2002; Жученко, 2004).

Таким образом, изучение АИТ у индивидуальных особей трех видов, находящихся в разных онтогенетических состояниях (*Hedysarum austrosibiricum*, *H. gmelinii* и *Astragalus sericeocanus*) в конкретных ценопопуляциях показало, что у генеративных растений этих видов значения АИТ стабильны и в фазе цветения не отличаются.

3.2.3. Моделирование стрессового воздействия и динамика АИТ у представителей рода *Hedysarum* при искусственной дефолиации

Бобовые травы, как показано рядом исследований, являются источником растительного белка и биологически активных веществ (Пленник, 1976; Шурова, Сыева, 2007; Свиридова, Зиннер, 2007; Сыева и др., 2008; Свиридова, Зиннер, 2008; Высочина и др., 2011; Жмудь, Зиннер, 2011). Поэтому целесообразно обратить внимание на процессы, происходящие в надземной части растений в связи с их использованием. Нарушение целостности растений происходит при сборе в лекарственных целях, при скашивании или поедании животными. К подавляющему большинству патогенов у растений имеется врожденный иммунитет. Почти непреодолимым барьером для многих патогенов служат покровы и клеточная стенка. И только их повреждение может открыть паразиту доступ к

внутренним тканям. Поранение является необходимым условием проникновения патогенов (Шакирова, 2001).

Увеличение активности ингибиторов протеиназ сопровождается репаративными процессами, происходящими в растениях, вследствие воздействия какого-либо стрессора – повреждающих температур, насекомых, патогенов и т.д. (Блехман, Шеламова, 1992). При стрессах, в том числе при механическом повреждении тканей растения, вследствие воздействия комплекса факторов иммунитета, в число которых входят ингибиторы трипсина, происходит повышение неспецифической устойчивости растений (Ryan, 1978; 1992; Brown, Ryan, 1984). Поэтому в качестве модели для изучения реакции растений на стресс нами проведены исследования динамики АИТ при дефолиации – искусственном удалении листьев.

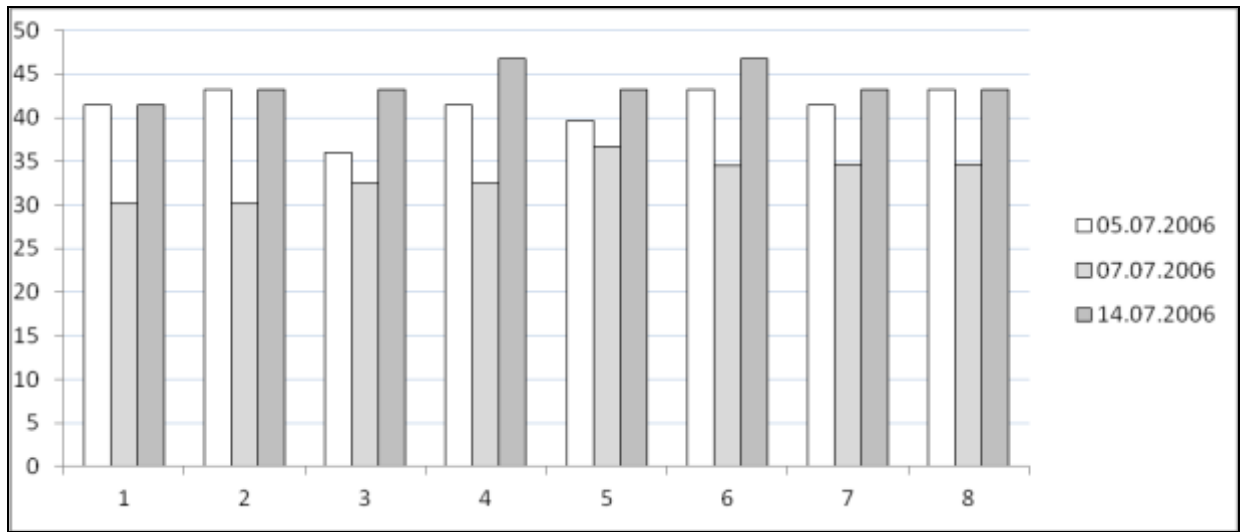
По литературным данным, растения в большинстве случаев первоначально реагируют на стрессовые воздействия (например, на засоление и другие) не активацией, а снижением своей функциональной активности. Предположительно, это происходит в результате воздействия ингибиторов и переключения энергетических ресурсов на преодоление стрессовых воздействий (Полевой 1989; Cusido et al., 1987).

Первый эксперимент проведен нами в ЦСБС СО РАН в 2006–2007 гг. в фазе цветения у зрелых живых генеративных растений *Hedysarum alpinum* в два этапа. На первом этапе проведено изучение индивидуальной реакции на удаление листьев у маркированных растений *H. alpinum* спустя сутки и через 10 дней от начала эксперимента (Жмудь и др., 2008). В качестве основного критерия мы проводим сравнение АИТ в начале (контрольные значения) и в конце проведения эксперимента по удалению листьев, что позволяет определять активность этой группы веществ в листьях в сравнительном плане у растений разных видов.

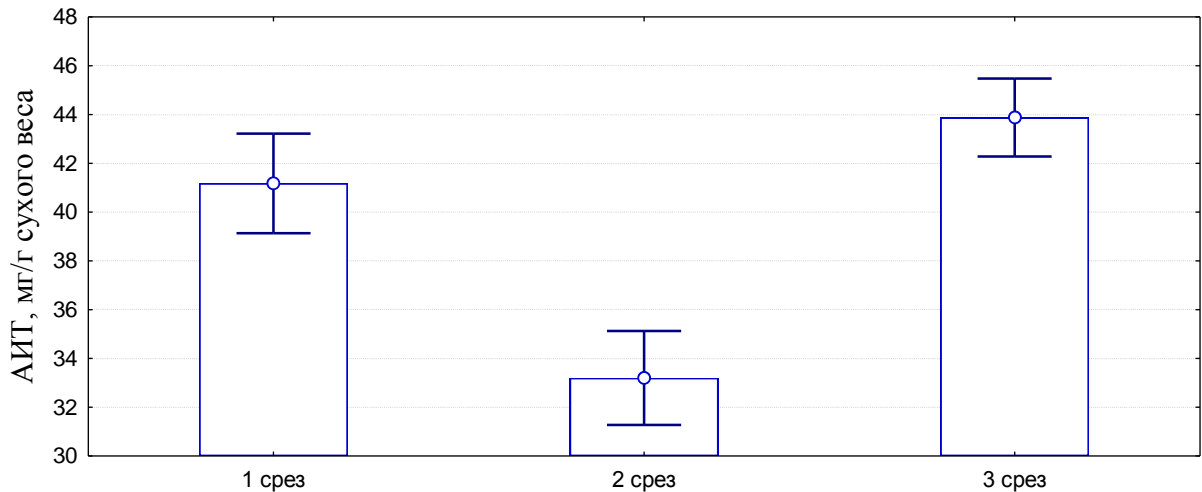
Сравнение индивидуальной изменчивости модельных маркированных растений *H. alpinum*, проведенное в культуре (ЦСБС СО РАН, 2006 г.), показало, что средние значения АИТ в фазе цветения растений были высокими (43.6 ± 1.3 мг/г сухого веса). Эта величина явилась контролем. У 10 изученных особей значения признака изменялись в пределах 36.0-43.2 мг/г сухого веса. Через сутки после проведения дефолиации побегов (удаляли по одному листу из срединной части генеративного осевого побега) практически у всех растений наблюдалось достоверное снижение АИТ, в среднем, в 1.2 раза ($P=0.999$) (рис. 23А). На десятые сутки после удаления листьев значения АИТ возвратились практически к исходным и составили 43.9 ± 1.2 мг/г сухого веса, что не отличается от контрольного уровня (рис. 23Б).

Впоследствии, в 2007 году, нами была изучена АИТ при искусственной дефолиации в средней пробе листьев у растений *Hedysarum alpinum* через более короткие интервалы времени. В результате проведения экспериментов выявлено, что через 1 минуту после начала дефолиации побегов у растений происходит повышение значений АИТ в 1.7 раза. Через 5 минут этот показатель оказался более высоким по сравнению с первоначальным значением в 1.8 раза (рис. 24). Затем уровень активности снизился, и в листьях, удаленных через 15 минут, в конце проведения эксперимента, наблюдался уровень АИТ несколько ниже исходного значения, наблюдавшегося в контроле.

Таким образом, нами обнаружено изменение уровня АИТ в средних образцах листьев у растений *H. alpinum* в ответ на искусственную дефолиацию, что подтверждает участие ингибиторов трипсина в защитных реакциях у растений при повреждении. Очевидно, у изученных растений дефолиация вызывает индукцию синтеза различных факторов иммунитета, в число которых, как нам удалось выявить, входят ингибиторы трипсина.



А



Б

Рис 23. АИТ при искусственной дефолиации у растений *Hedysarum alpinum* (ЦСБС СО РАН, фаза массового цветения, 2006 г.). А) Индивидуальная динамика АИТ; Б) средние значения АИТ у выборки. По оси ординат – АИТ, мг/г сухого веса с 95% доверительным интервалом; по оси абсцисс – варианты опыта. Обозначения вариантов: 1 срез (контроль) – дефолиация 05.07.2006 г.; 2 срез – 07.07.2006 г.; 3 срез – 14.07.2006 г.

Для раскрытия особенностей адаптации при повреждении у отдельного растения необходимо исследование реакции у каждого из индивидуальных образцов. Учет этих данных целесообразен при использовании растений в практических целях.

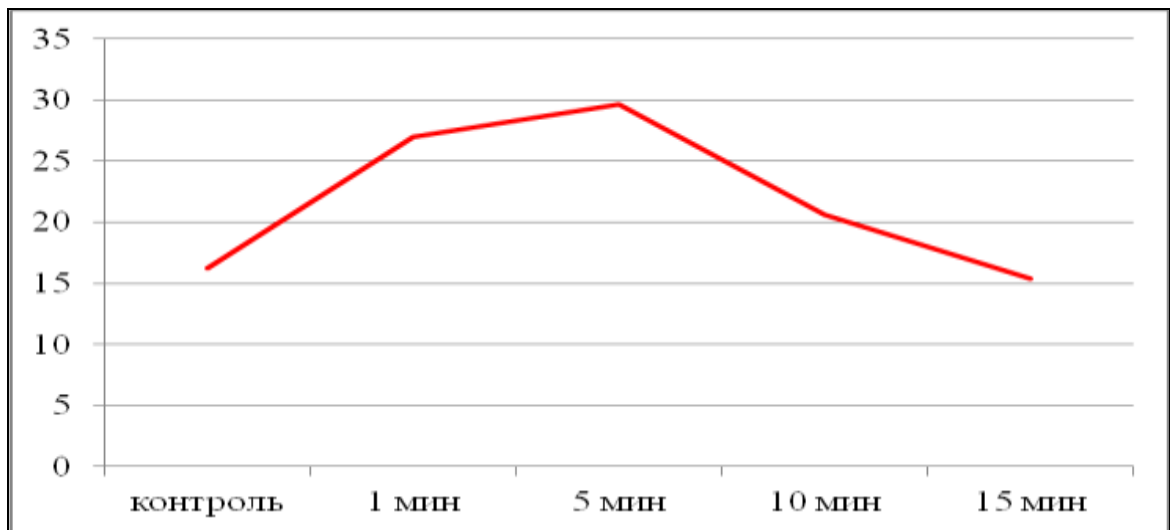


Рис. 24. Динамика АИТ у растений *Hedysarum alpinum* при искусственной дефолиации (фаза цветения, средняя проба листьев) в культуре (ЦСБС СО РАН, 2007 г.). По оси ординат – АИТ, мг/г сухого веса; по оси абсцисс – варианты опыта (время в минутах после удаления первого листа на побеге).

Для выявления антистрессовой роли ИТ исследована динамика АИТ при дефолиации в разных фазах сезонного развития у индивидуальных растений *H. theinum* в культуре и в природных условиях.

В культуре (СибБС ТГУ, 2010 г.) изучена динамика АИТ при дефолиации у модельных растений *Hedysarum theinum* в фазе бутонизации. Для этого проведено поочередное удаление 4–5 листьев с одного генеративного побега у модельного растения с определенными промежутками времени (1–5 минут, по секундомеру). В эксперименте одновременно участвовали 4–5 растений. Выявлено, что у четырех растений из пяти в фазе бутонизации значения АИТ возрастают в течение 1 мин. в 1.1–2.4 раза по сравнению с контролем; через 5 минут АИТ остается на уровне выше контрольных в 1.3–2.9 раза, затем активность снижается и через 15 минут после удаления первого листа ее значения остаются либо на несколько меньшем (у растения №1), либо на более высоком уровне, который

составляет величину в 1.3–1.9 раза выше контрольных значений (рис. 25). У растений №№ 2–4 динамика АИТ более единообразна. Так, через 5 минут после удаления первого листа, у этих растений АИТ увеличивается в 1.4 раза и впоследствии остается на близком уровне. У растения №5 АИТ через минуту после удаления первого листа возрастает в 2.4 раза, а к 5-й минуте – в 2.9 раза. Затем АИТ снижается и через 15 минут после удаления первого листа остается на уровне выше контрольного значения в 1.9 раза. Общим для всех растений, кроме №1, является увеличение АИТ через 5 минут после удаления первого листа и сохранение повышенных, по сравнению с исходными, значений АИТ в течение эксперимента.

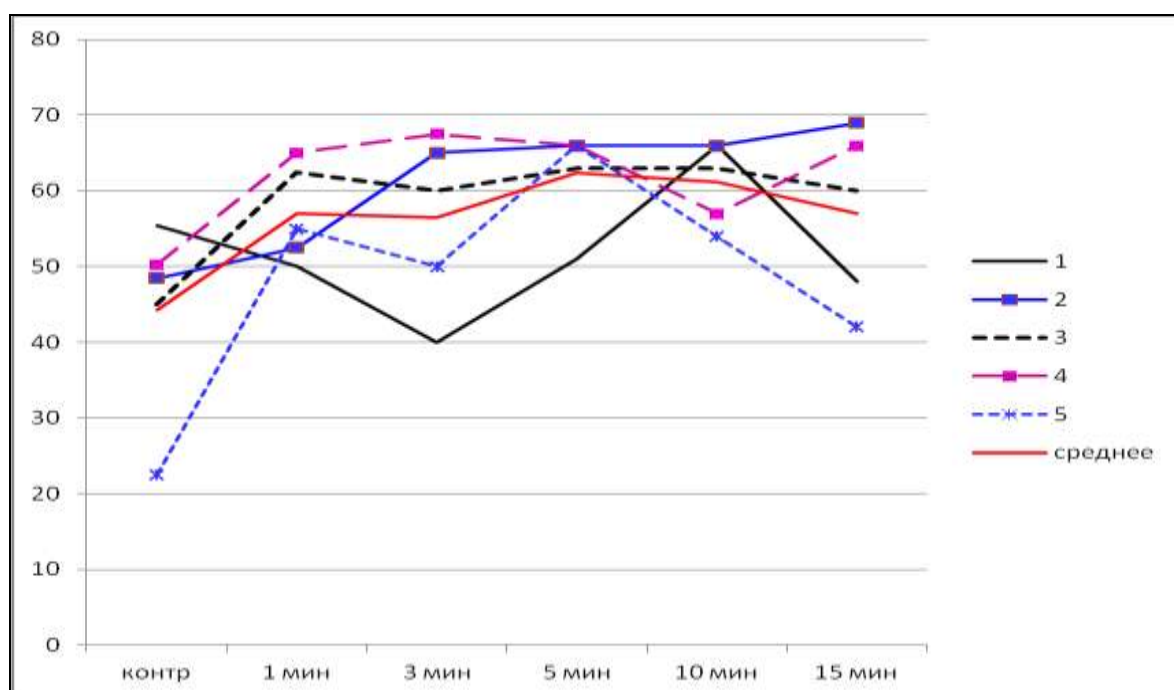


Рис. 25. Динамика АИТ при удалении листьев у отдельных особей *Hedysarum theinum* (СибБС ТГУ, 2010 г.; фаза бутонизации). Условные обозначения: 1-5 – номера растений. По оси ординат – АИТ, мг/г сухого веса; по оси абсцисс – варианты опыта (время в минутах после удаления первого листа (контроль)).

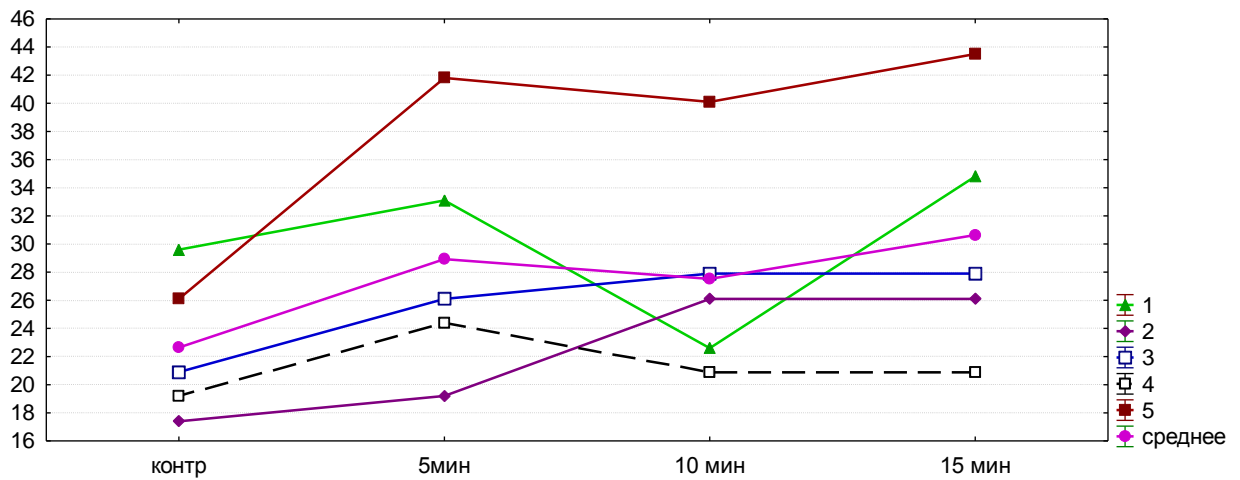
Таким образом, у растений *H. theinum* в фазе бутонизации в культуре в 4 случаях из 5 отмечено повышение значений АИТ через 5 минут после первого удаления листьев и сохранение их через 15 минут на уровне в 1.3–1.9 раза выше контрольных значений.

В природных условиях в фазе бутонизации (ЦП № 4_10, приложение 1) динамика АИТ при дефолиации у растений *H. theinum* носит сходный характер с динамикой признака в культуре (рис. 26А и 26Б).

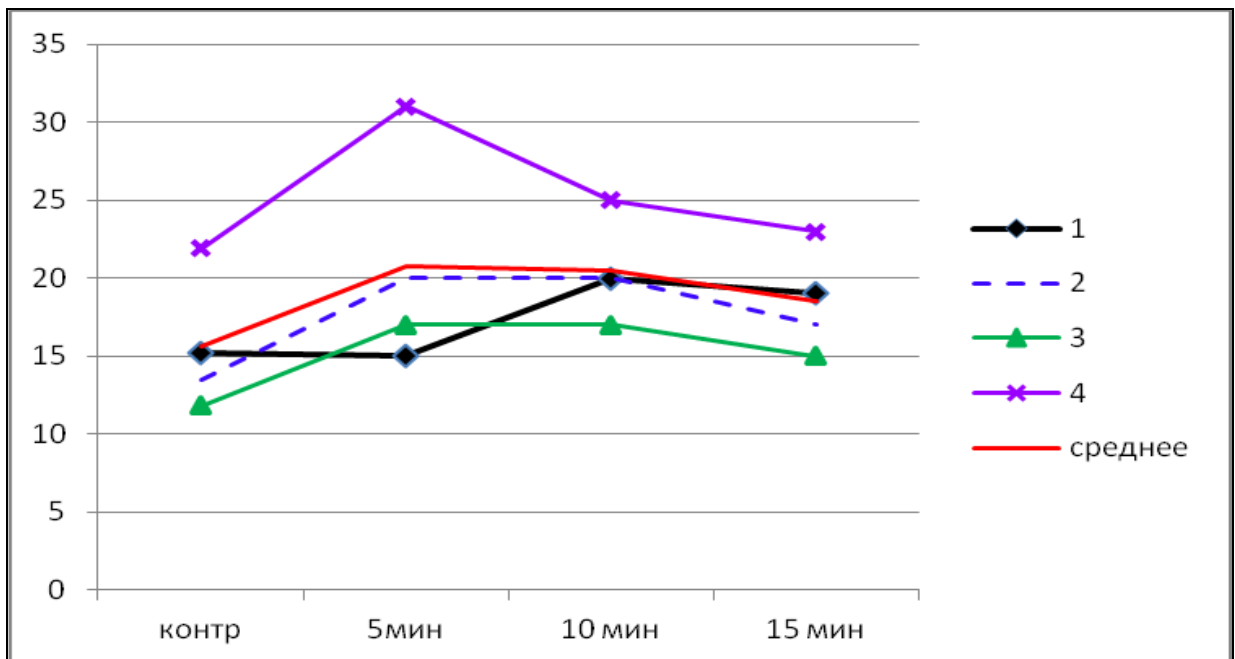
Изменения АИТ при искусственной дефолиации в этой фазе сезонного развития изучены в 2013 году у растений ЦП №№ 12_13 и 13_13 в пределах одного и того же местообитания, но в разных фитоценозах (рис. 26А и 26Б).

У большинства растений ЦП № 12_13 (на берегу озера) отмечено увеличение АИТ через 5 минут после удаления первого листа в 1.2–1.6 раза. Затем, через 10 минут, происходит либо ее снижение (у №1), либо значения остаются на близком к контрольному уровне (у №4), или выше него в 1.3–1.5 раза (№ № 2, 3, 5). Через 15 минут после удаления первого листа у всех растений этой ЦП значения АИТ увеличиваются в 1.2–1.7 раза, по сравнению с контрольными. Так, у растений №№ 2, 3, 4 значения АИТ остаются такими же, какими были после удаления 2-го и 3-го листьев, то есть через 10 минут, что составляет величину выше контрольных значений в 1.1–1.5 раза. У растения №5 АИТ через 15 минут после удаления первого листа была увеличена в 1.7 раза, по сравнению с контрольным значением (рис. 26А).

У растений ЦП № 13_13 динамика значений АИТ при удалении листьев выглядит более единообразной. У особи №1 АИТ увеличилась только после удаления второго листа т.е. через 10 минут после удаления первого листа. У трех особей из этой ЦП (№№ 2–4) через 5 минут после удаления первых листьев значения АИТ увеличиваются в 1.4–1.5 раза. Таким образом, после удаления первого листа у этих трех растений, значения АИТ увеличиваются в 1.1–1.3 раза по сравнению с контрольными (рис. 26Б).



А



Б

Рис. 26. Динамика АИТ при дефолиации у индивидуальных образцов растений *Hedysarum theinum* в фазе бутонизации в природных условиях (РА, Усть-Канский район, окр. п. Кайтанак, подножие г. Красная; А) ЦП № 12_13; берег ледникового озера; Б). Там же, ЦП № 13_13, на поляне в кедрово-лиственничном редколесье. Обозначения: 1-4(5) – номера растений; по оси абсцисс – интервалы времени в минутах после удаления первого листа; по оси ординат – АИТ, мг/г сухого веса.

Эксперимент показал, что через 15 минут после удаления первого листа у растений из ЦП № 13_13 значения АИТ остаются в 1.1–1.3 раза выше первоначального уровня.

Таким образом, выявлено, что в 2013 г. динамика признака в фазе бутонизации при искусственной дефолиации у растений *H. theinum* носит сходный характер в обеих изученных выборках из природных ЦП, расположенных в пределах одного местообитания, но в разных фитоценозах. У большинства изученных в природе особей в фазе бутонизации после удаления первого листа через 5–10 минут значения АИТ увеличиваются и остаются на близком уровне после удаления второго и последующего листьев. В данных условиях наблюдается сходная динамика значений признака, но наблюдаемое в конце опыта увеличение значений АИТ относительно первоначального уровня у растений ЦП № 12_13 составляет несколько большую величину по сравнению с АИТ у растений ЦП № 13_13. Средние значения АИТ у растений природных ЦП №№ 12_13 и 13_13 не отличались.

Таким образом, при проведении дефолиации у большинства растений *H. theinum* в условиях культуры в данной фазе сезонного развития через 15 минут после удаления первого листа наблюдается увеличение АИТ в несколько большей степени (в 1.3–1.9 раза), чем у растений этого вида в природных условиях. Возможно, некоторое отличие по уровню АИТ через 15 минут после удаления первого листа у образцов в культуре и природе заключается в том, что у растений в культуре удаляли большее количество листьев (по 6), тогда как в природных условиях регистрировали значения АИТ после удаления, в общей сложности, 4 листьев.

Помимо исследований растений в фазе бутонизации, такой же эксперимент проведен в сравнительном плане в фазе цветения у трех видов бобовых растений в природных условиях (4 ЦП) и в культуре.

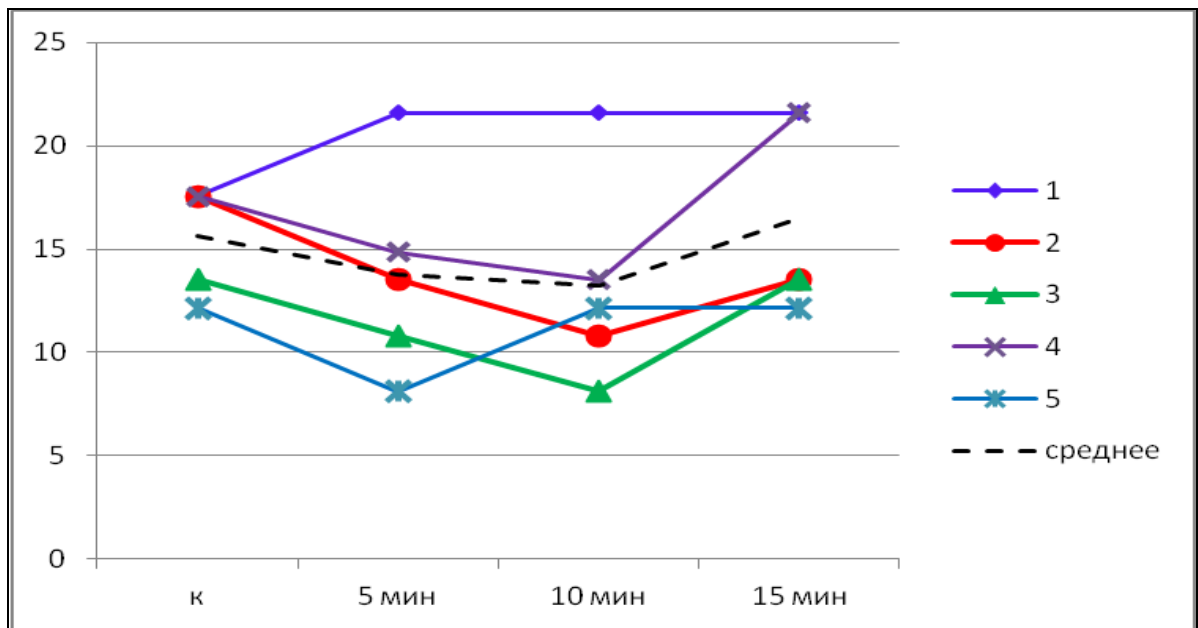
Динамика АИТ при дефолиации побегов у растений в фазе цветения изучена у *Hedysarum theinum* в культуре (ЦСБС СО РАН, 2014 г.) и в природных условиях (ЦП № 1_14 и ЦП № 5_14, приложение 1). Также в фазе цветения – в выборках у *H. gmelinii* (ЦП № 6_14, приложение 1) и у *H. austrosibiricum* (ЦП № 3_14, приложение 4).

Нами установлено, что у растений *H. theinum* в фазе цветения в культуре исходные значения АИТ у 5 изученных особей составили 12.2–17.6 мг/г сухого веса (рис. 27А). Значения АИТ у растений №№ 2–5 снизились в первые 5 минут после начала опыта. У растений №№ 2–4 они уменьшились до минимума в течение 10 минут после начала опыта, уменьшившись, соответственно, в 1.6, 1.7 и 1.3 раза. АИТ в листьях растения №1 повысилась в течение 5 минут после удаления первого листа и ее значения не изменились в течение дальнейшего наблюдения, оставаясь на уровне выше исходного в 1.2 раза. АИТ в листьях растения №5 достигла минимального значения в течение 5 минут, уменьшившись в 1.5 раза, затем ее значение восстановилось до первоначального уровня. Среднее для выборки значение АИТ несколько уменьшается по сравнению с контрольным через 5 минут после начала опыта и затем восстанавливается. Динамика АИТ, полученная при изучении среднего арифметического значения для выборки, недостаточно полно отражает характер индивидуальной изменчивости этого признака. Таким образом, при проведении искусственной дефолиации у большинства растений *H. theinum* в культуре (ЦСБС СО РАН) после снижения, произошедшего в течение 5 минут после удаления первого листа, значения АИТ восстанавливаются через 15 минут. Так, у растений № 1 и № 4 значения АИТ к концу проведения эксперимента остаются на уровне выше исходного в 1.2 раза, у растений № 3 и № 5 – восстанавливаются до первоначального уровня. У растения № 1 АИТ возрастает через 5 минут и в дальнейшем, во время проведения опыта, не снижается. У растения № 2 значения АИТ через

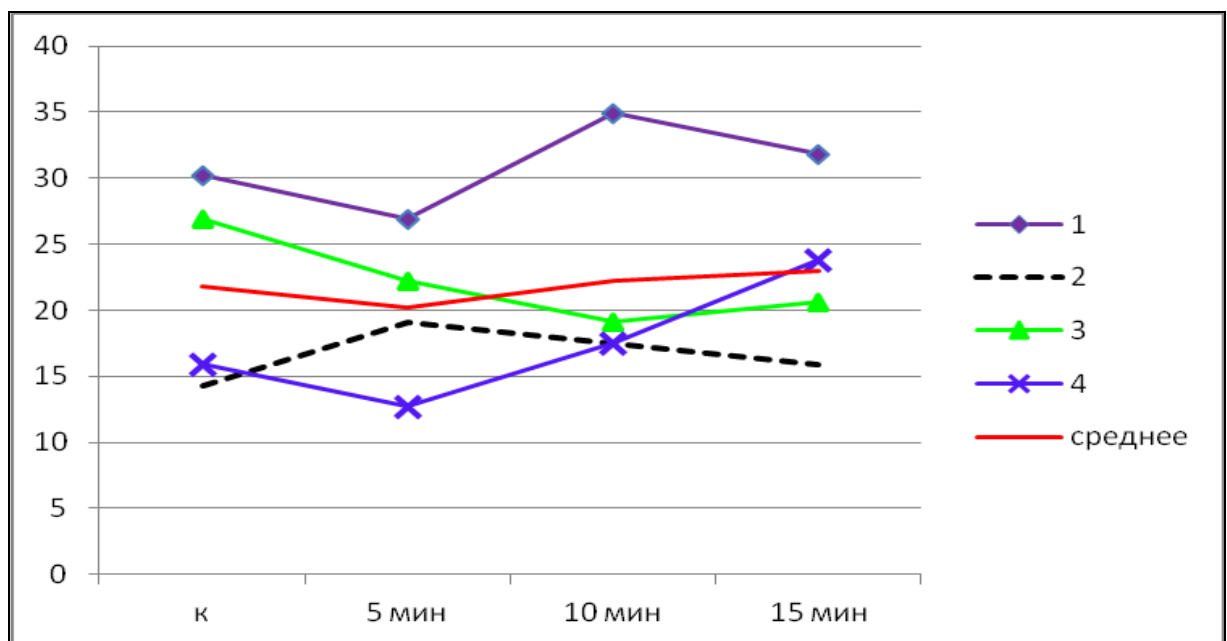
15 минут не восстанавливаются до исходного уровня, оставаясь ниже него в 1.6 раза (рис. 27А).

Исходные значения АИТ у *H. theinum* (ЦП № 1_14, приложение 1) в фазе цветения изменялись в более широких пределах – от низких до средних, по сравнению с интродуцированными, и составили 15–30 мг/г сухого веса. При проведении искусственной дефолиации через 5 минут после удаления первого листа у трех растений из четырех значения АИТ уменьшились, у одного растения – увеличились. Через 15 минут после начала эксперимента у этих трех растений значения АИТ, соответственно, либо восстанавливаются до первоначального уровня (№1), либо остаются ниже этого уровня в 1.3 раза (№ 3), либо выше него – в 1.5 раза (№4). Значения АИТ у растения №2 повышаются через 5 минут после начала опыта, затем, через 15 минут, восстанавливаются до уровня, чуть превышающего исходный (рис. 27Б).

АИТ у *H. theinum* в другом местообитании (ЦП № 5_14, приложение 1) также в фазе цветения, характеризуется сходными значениями с АИТ описанных выше растений, изученных в этом же году в культуре и природных условиях (15–28 мг/г сухого веса). Проведение эксперимента показало, что у двух растений из пяти в ЦП № 5_14 (№1 и № 4) через 5 минут после удаления листьев значения АИТ несколько понижаются, у двух – №3 и №5 – несколько повышаются, у одного растения (№ 2) остаются на уровне исходного значения. Через 15 минут после начала проведения опыта у первых двух растений отмечено, соответственно, некоторое повышение в 1.2 раза и понижение в 1.3 раза значений АИТ. Значения АИТ у растений № 3 и № 5 повышаются через 5 минут после удаления первого листа и через 15 минут проведения эксперимента значения АИТ несколько превышают исходные в 1.05–1.10 раза. Значения АИТ в листьях у растений №2 из данной ЦП существенно не изменяются в течение проведения опыта (рис. 27В).

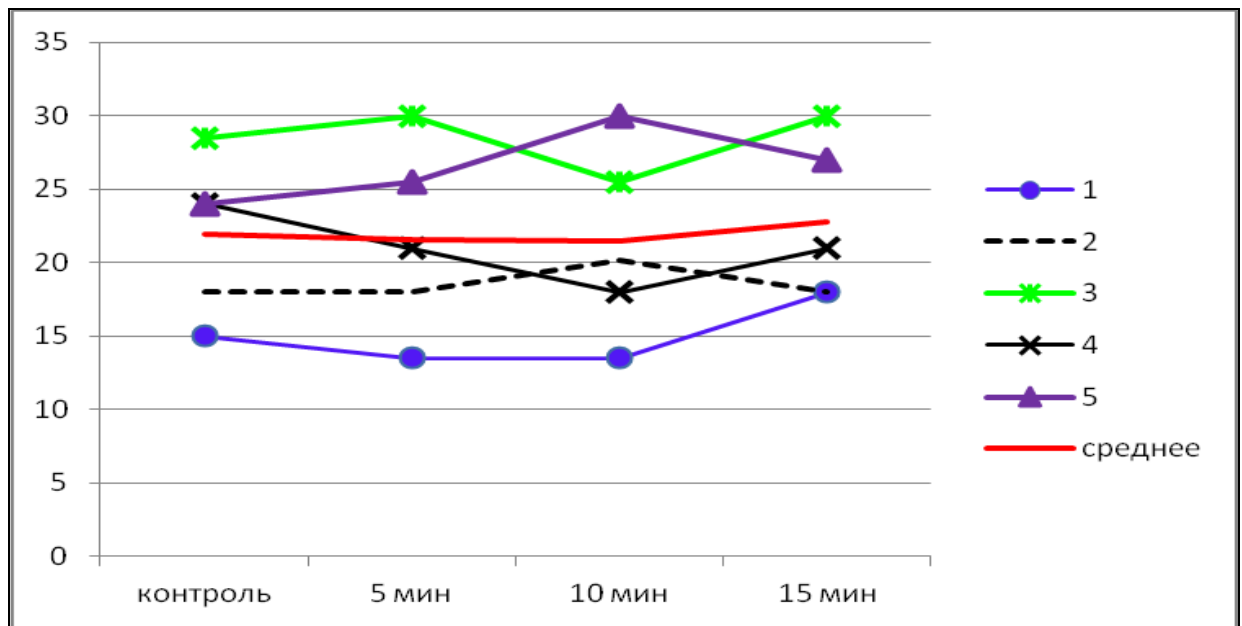


А



Б

Рис. 27. Динамика АИТ при искусственной дефолиации у растений *Hedysarum theinut* в фазе цветения, 2014 г.: А) ЦСБС СО РАН; Б) ЦП № 1_14, (РА, Онгудайский район, перевал Семинский).



В

Рис. 27 (продолжение). Динамика АИТ при искусственной дефолиации у растений *Hedysarum theinum* в фазе цветения, 2014 г.: В) ЦП № 4_14 (РА, Усть-Коксинский район, окр.п. Кайтанак). Обозначения: 1-4(5) – номера растений. По оси ординат – АИТ (мг/г сухого веса); по оси абсцисс – время в минутах после удаления первого листа (контроль).

У эндемичного вида *Hedysarum austrosibiricum* (ЦП № 3_14; приложение 4) при дефолиации, проведенной в фазе цветения, АИТ также изменяется в течение проведения эксперимента (рис. 28). Через 5 минут после удаления первого листа значения АИТ у трех из четырех растений (№№ 1-3) уменьшаются в 1.1–1.2 раза. У растения №4 значение АИТ увеличивается в 1.1 раза. В дальнейшем, значения АИТ восстанавливаются до первоначального уровня у растения №2, тогда как у трех других растений через 15 минут после удаления первого листа значения АИТ остаются на уровне в 1.1–1.2. раза меньше исходного уровня (рис. 28).

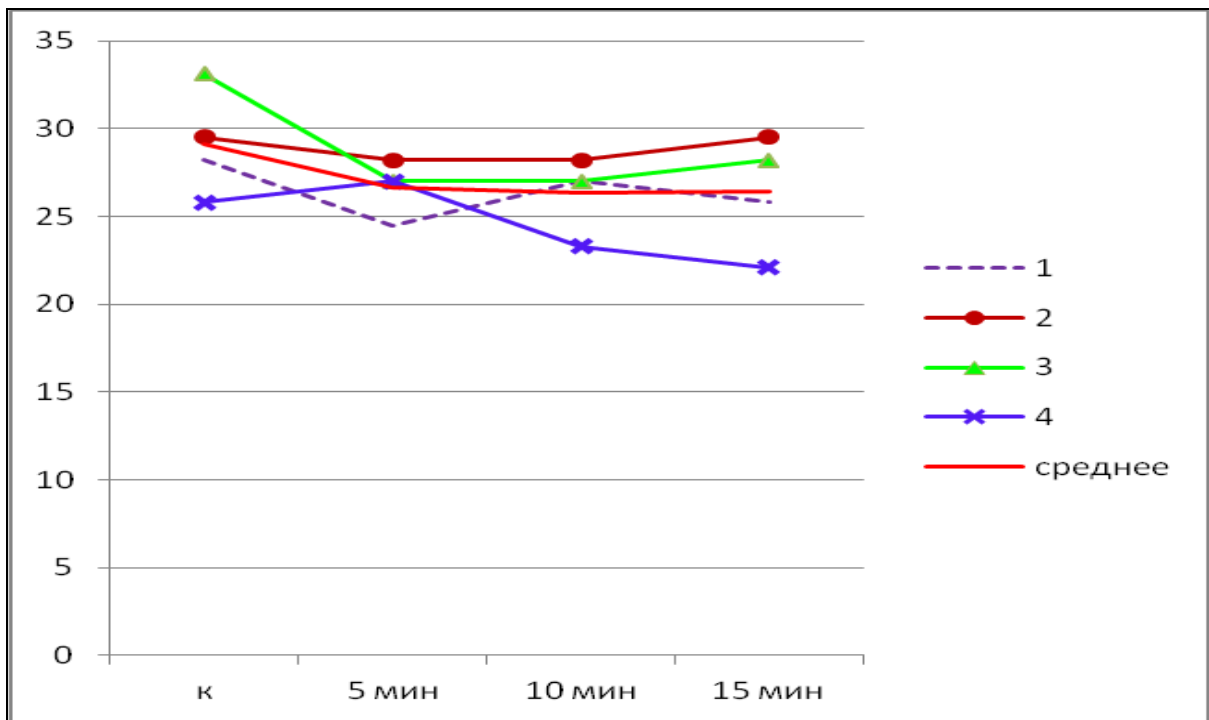


Рис. 28. Динамика АИТ при искусственной дефолиации в фазе цветения у растений *Hedysarum austrosibiricum*, 2014 г. (ЦП № 3_14, приложение 4). Обозначения: 1-4 – номера растений; по оси ординат – АИТ, мг/г сухого веса; по оси абсцисс время в минутах после удаления первого листа (контроль).

У растений *Hedysarum gmelinii* при удалении листьев на побегах в фазе цветения также наблюдается определенная динамика изменения индивидуальных значений признака (ЦП № 6_14, приложение 1). У всех изученных растений этого вида через 5 минут после удаления первого листа происходит снижение значений АИТ в 1.1–1.5 раза. При этом у растения №1 значения АИТ достигают минимального уровня через 5 минут и к концу 15-минутного интервала после удаления первого листа остаются на уровне в 1.1 раза меньше, чем исходный. АИТ в листьях у растений №№ 2 и 4 через 10 минут после удаления первого листа достигает максимальных значений, увеличиваясь в 1.5–1.6 раза, соответственно. К концу опыта, через 15 минут после удаления первого листа, АИТ у всех растений *H. gmelinii* остается на

уровне ниже исходного в 1.1–1.4 раза. Как видно на рисунке, у двух растений данного вида через 10 минут после начала опыта значения АИТ возрастают, у одного растения (№1) заметна тенденция к восстановлению АИТ до первоначального уровня, у одного растения (№4) на протяжении опыта АИТ понижается в 1.4 раза (рис. 29).

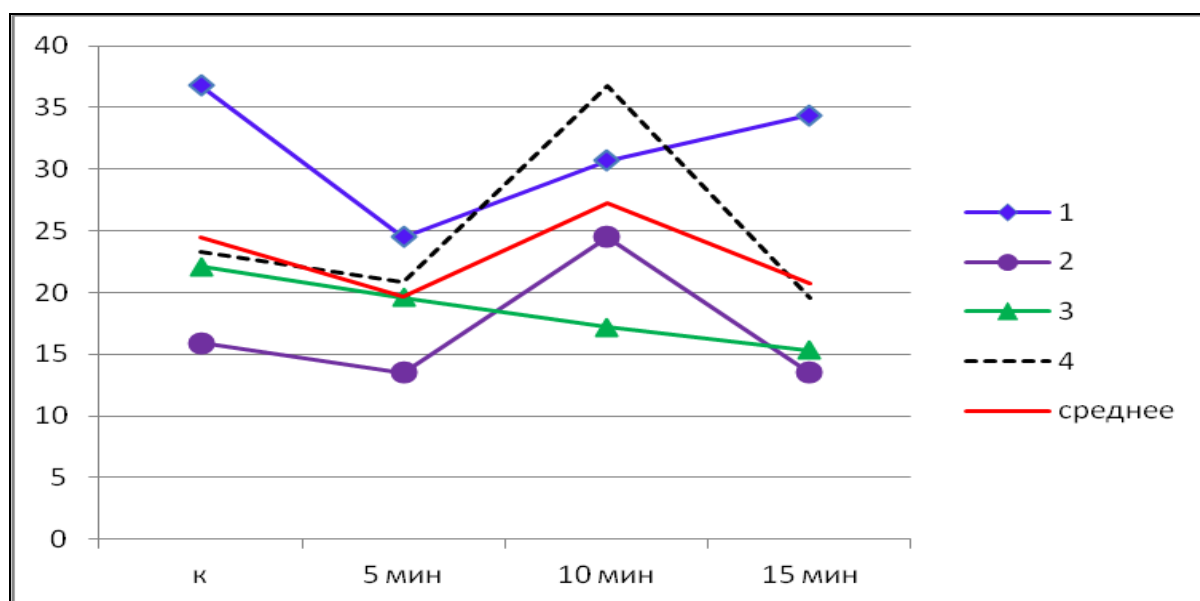


Рис. 29. Динамика АИТ у растений *Hedysarum gmelinii* при искусственной дефолиации в фазе цветения (ЦП № 6_14, приложение 1). Обозначения: 1-4 – номера растений; по оси абсцисс – время, мин; по оси ординат – АИТ (мг/г сухого веса).

Таким образом, выявлено, что в фазе цветения у изученных растений редкого для Сибири вида *Hedysarum theinum* в природе и культуре отмечена похожая динамика значений АИТ при проведении искусственной дефолиации. В первые 5 минут после начала опыта у большинства изученных растений повышения значений АИТ не отмечено. В культуре у большинства изученных особей *H. theinum* (80%) значения АИТ восстанавливаются до первоначального уровня, а у 20 % особей АИТ в конце 15-минутного интервала после удаления первого листа остается пониженной, по сравнению

с контролем. В природных условиях АИТ у растений *H. theinum* возвращается к контрольному уровню или несколько выше него также у большей части особей вида (70–85%); значения АИТ у 20–25 % особей к концу 15–минутного интервала остаются пониженными.

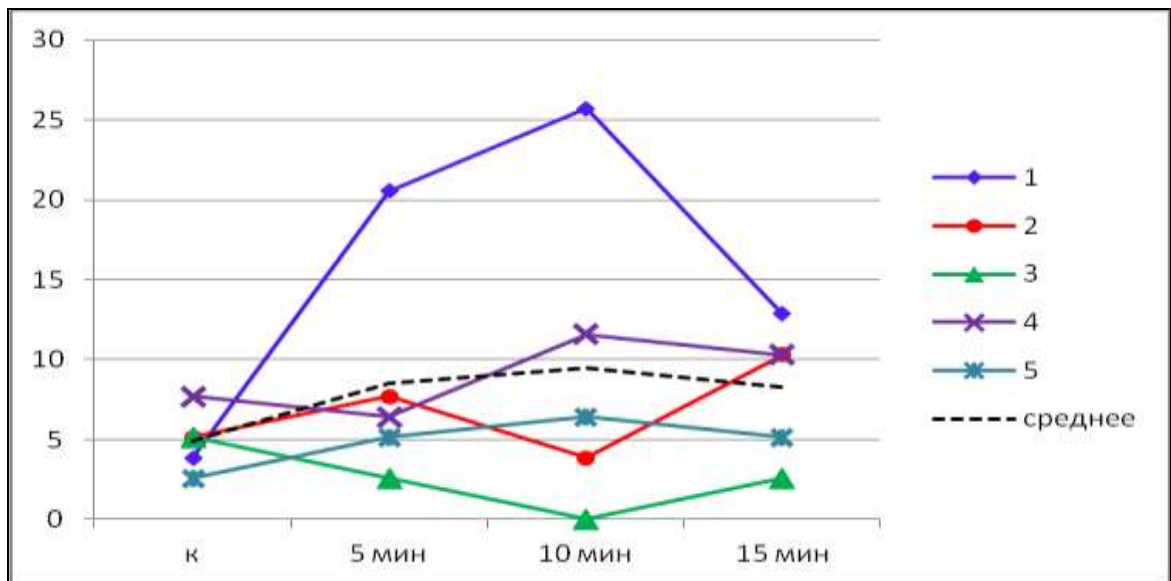
У большинства растений эндемичного вида *H. austrosibiricum* значения АИТ в конце 15–минутного интервала после удаления первого листа остаются на более низком уровне по сравнению с первоначальным, а у одного растения восстанавливаются до этого уровня. У растений *H. gmelinii* значения АИТ у всех изученных особей остаются в конце 15–минутного интервала после удаления первого листа на более низком уровне, чем первоначальный.

В фазе плодоношения нами проведена дефолиация у растений редкого для Сибири вида *H. theinum* в культуре (ЦСБС СО РАН, 2014 г.) и в природных условиях (ЦП № 4_10; РА, Усть-Коксинский район, окр.п. Кайтанак, 2010 г.). В фазе плодоношения в культуре удаление листьев изучено у тех же маркированных растений, которые были изучены в фазе цветения. Опыт показал, что через 5 минут после удаления первого листа АИТ повышается у трех растений (№№ 1, 2, 5), соответственно, в 5.3, 1.5 и 2.0 раза. У растений №№ 3 и 4 значения АИТ понижаются в 2.0 и 1.2 раза, соответственно. Через 10 минут после удаления первого листа АИТ снижается до нуля у растения №3 (рис. 30 А). Минимального значения АИТ достигла также у растения №2, снизившись в 1.3 раза, а у растений №№ 1, 4 и 5 значения достигли максимума, увеличившись, соответственно, в 6.7, 1.5 и 2.5 раза. Через 15 минут после начала опыта значения АИТ остались на уровне более высоком, чем первоначальный, у большинства растений. Так, значения АИТ у особей №№ 1, 2, 4 и 5 были выше исходного уровня, соответственно, в 3.3, 3.0, 1.3 и 1.9 раза. У растения №3 значение АИТ оставалось к концу проведения эксперимента в 1.9 раза меньше данного

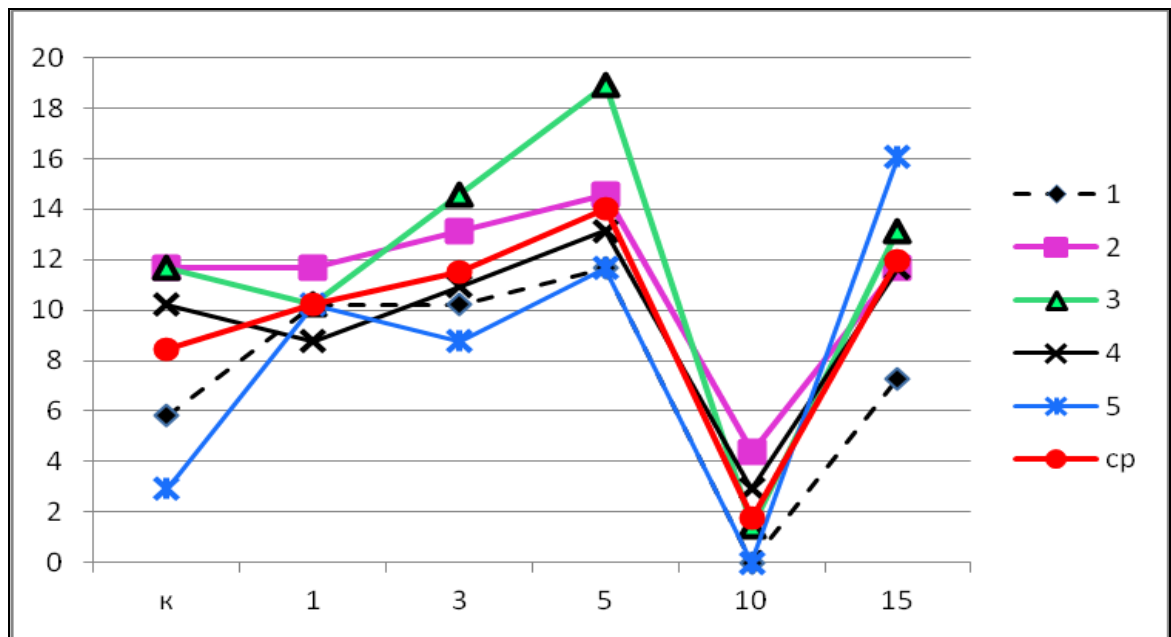
уровня. Таким образом, в условиях культуры в фазе плодоношения значения АИТ увеличиваются у большинства изученных растений *H. theinum* не только через 10 минут после удаления первого листа, но и к концу 15-минутного интервала (рис. 30 А).

В природных условиях у растений *H. theinum* (ЦП № 4_10, приложение 1) в фазе плодоношения характер изменения значений признака при удалении листьев отличается от динамики, зафиксированной у растений этого вида в фазе плодоношения в культуре (ЦСБС СО РАН, 2014 г.). В этом случае, АИТ в течение минуты после удаления первого листа возрастает в двух растениях из пяти в 1.7 и 3.5 раза, а в трех других растениях не изменяется. Через 5 минут в листьях всех исследуемых особей происходит увеличение АИТ в 1.2–4 раза. К десятой минуте после удаления первого листа значения признака уменьшаются у всех изученных растений в 1.3–7.8 раза, а у особей №№ 1 и 5 – до нуля. Через 15 минут АИТ у растения №2 восстанавливается до первоначального уровня, а у большинства изученных растений отмечено увеличение значений признака в 1.1–5.5 раза выше по сравнению с контрольными (рис. 30Б).

Таким образом, установлено, что в фазе плодоношения в природных условиях у растений *H. theinum* при удалении листьев через 5 минут происходит повышение значений АИТ, а через 10 минут – значительное снижение АИТ, в двух случаях до нуля (растения №№ 1 и 5), в трех случаях – в 2.7–7.9 раза. Как в культуре, так и в природных условиях, после повышения и последующего снижения АИТ, наступающего в различные интервалы времени после удаления первого листа, значения данного признака в данной фазе сезонного развития растений восстанавливаются до уровня, превышающего исходный.



А



Б

Рис. 30. Динамика АИТ при дефолиации у растений *Hedysarum theinum* в фазе плодоношения; А) ЦСБС СО РАН, 2014 г.; Б). ЦП № 4_10, 2010 г. (РА, Усть-Коксинский район, окр.п. Кайтанак, подножие г. Красная.). Условные обозначения: 1-5 – АИТ в листьях у отдельных особей и средние значения признака у пяти растений; по оси абсцисс – время в минутах после удаления первого листа (контроль); по оси ординат – АИТ (мг/г сухого веса).

В целом, в результате проведения экспериментов по искусственной дефолиации выявлено, что у большей части растений *H. theinum* в фазах бутонизации и плодоношения значения АИТ через 5 минут повышаются, а через 15 минут после начала проведения эксперимента остаются на более высоком уровне по сравнению с первоначальным, что указывает на активное участие ингибиторов трипсина в защитных реакциях растений. Уменьшение АИТ, которое наблюдается у *H. theinum* при искусственной дефолиации в фазе плодоношения через 10 минут после начала проведения эксперимента, свидетельствует об определенном снижении защитных сил растений, наступающее в конце вегетационного периода. Невысокая активность ИТ в этот период сезонного развития растений может отражать процесс трансформации этой группы веществ в запасные белки семян, который происходит в фазе плодоношения. Для многих растений процессы синтеза и накопления ингибиторов в запасяющих органах, сопровождающиеся снижением АИТ, связаны с вступлением в состояние покоя. Например, в семенах злаковых и бобовых культур ингибиторы протеиназ накапливаются параллельно процессу их созревания (Пыльнева, Левицкий, 1982; Вовчук, и др., 1983; Исмагилов, Ибрагимов, 1986; Ямалеев, Ибрагимов, 1986; Carasco, Xavier-Filcho, 1981).

В фазе цветения при искусственной дефолиации у большинства растений *H. gmelinii*, *H. theinum* и *H. austrosibiricum* значения АИТ через 5 минут после начала эксперимента снижаются, затем несколько увеличиваются и к концу эксперимента остаются на уровне первоначальных или несколько выше, а у некоторой части растений АИТ в конце 15-минутного интервала не восстанавливается до исходного значения. У изученных представителей *H. gmelinii* при удалении листьев в фазе цветения значения АИТ к концу эксперимента не восстанавливаются до начального уровня, несмотря на некоторое увеличение активности ИТ в процессе его

проведения. Это связано, возможно, с меньшей устойчивостью растений данного вида, которая отмечается у различных видов растений в период репродуктивного развития (Чиркова, 2002). В данном случае, растения *H. gmelinii* изучены на пастбище, их побеги были повреждены стравливанием. Эксперимент проведен во время цветения, когда растения наиболее уязвимы и их устойчивость к стрессовым воздействиям снижена. Данный этап развития растений рядом исследователей характеризуется как критический (Жученко, 2004). Кроме того, согласно некоторым исследованиям, растения в большинстве случаев первоначально реагируют на стрессовые воздействия не активацией, а снижением своей функциональной активности (Cusido et al., 1987). Происходит это, возможно, в результате переключения энергетических ресурсов на преодоление стрессовых воздействий (Полевой, 1989).

Таким образом, в растениях *H. theinum* в разных фазах сезонного развития растений после удаления листьев отмечена неодинаковая динамика АИТ, что свидетельствует об индивидуальных особенностях в процессе их приспособления к повреждению в течение периода вегетации. Каждое растение характеризуется индивидуальной исходной устойчивостью, которая в значительной мере определяет степень восприятия организмом той или иной "дозы" неблагоприятного воздействия. Характер реакции каждого из растений на эти воздействия не однотипен и судить о процессах восстановления целостности организма по уровню значений признака, определенных для средней пробы листьев, не вполне корректно. Проведение эксперимента показало, что искусственная дефолиация является адекватной моделью для изучения приспособительной роли АИТ у изученных видов растений на индивидуальном уровне.

АИТ у исследованных растений после удаления листьев полностью восстанавливается в фазах бутонизации и плодоношения, что является,

вероятно, компенсаторным механизмом адаптации к механическим повреждениям и выражается в восстановлении уровня АИТ до исходных значений. Как уже упоминалось, в период цветения растения наиболее уязвимы к внешним воздействиям (Жученко, 2004). Возможно, это служит причиной, из-за которой полное восстановление биохимических изменений до исходного уровня в данной фазе сезонного развития в ряде случаев происходит более медленно.

По литературным данным, применительно к растениям стрессовые реакции разделяются на следующие периоды, отражающие фазы Селье: 1. Первичная стрессовая реакция. 2. Адаптация. 3. Истощение ресурсов надежности. Поэтапное проявление триады Селье возможно при длительных воздействиях сильных (патологических) стрессоров. В отношении менее сильных и кратковременных воздействий картина может быть иной. Например, слабые стрессоры способны индуцировать усиление восстановительных процессов, приводящих к формированию длительной неспецифической устойчивости. Физиологический стресс, индуцируя избыточную активацию метаболизма, может повышать общие адаптивные механизмы растений и способствовать его преадаптации к другим возможным стрессовым воздействиям, увеличению его неспецифической устойчивости (Шакирова, 2001).

3.3. Инактивация ингибиторов трипсина у некоторых видов семейства Fabaceae

Снижение активности ИТ в кормовых бобовых растениях проводится по двум направлениям. Одно из них – получение сортов растений, например, сои, с пониженной активностью ИТ в семенах (Кочегура, 2012). Другое направление в использовании растений с высокой активностью ИТ в листьях в кормовых целях – инактивация до значений, соответствующих нормам

потребления, что составляет от 1 до 8 мг/г сухого вещества (Доморощенко, 2012). К норме содержания ИТ при использовании в пищевых целях, в ряде случаев используется уровень содержания ИТ относительно содержания общего белка в продукте, равный 10% (Соловьева, 2003). В тех случаях, когда содержание активного ингибитора в сырье для пищевых целей выше данного критерия, при использовании в пищевых целях зернобобовых культур (soя, фасоль и др.), проводят инактивацию ИТ различными способами – автоклавированием, обработкой растворами органических и неорганических кислот и щелочей, экструдированием и т.д.

Для кормовых целей многие виды бобовых растений используются, как правило, в виде свежих кормов или сена. Кроме этого, многие бобовые травы применяются в качестве лекарственных растений. Поэтому сведения об устойчивости ингибиторов трипсина к тепловой обработке у определенных видов полезны для их инактивирования в надземной части бобовых растений.

Известно, что тепловая обработка – наиболее простой и доступный метод инактивации ИТ. Данный метод широко используется для обработки семян бобовых растений (Pazlopez, 2012). Для приготовления гранулированных или брикетированных кормов тепловой обработке подвергают зеленую массу (Тарасенко и др., 1985). Согласно этим данным, для установления влияния на АИТ различных температурных воздействий, зеленую массу растений *Vicia biennis* и *Lathyrus sylvestris* (перспективных для использования в кормовых целях) подвергали нагреванию в сушильном шкафу при 120°C в течение 15, 30 и 60 минут (табл. 7). ИТ у изученных растений характеризуются разной устойчивостью к нагреванию. У растений *V. biennis* при нагревании их зеленой массы на 120°C в течение 30 минут АИТ уменьшилась на 73% в образцах с низкой активностью и на 71.5% в образцах с высокой активностью, при этом у обоих образцов после нагревания их в течение 60 минут активность практически не

обнаруживалась. АИТ в зеленой массе образцов *L. sylvestris* с низкой активностью уменьшилась на 79.9%, а в образцах с высокой активностью – только на 67.7%, при этом в обоих образцах при нагревании их зеленой массы в течение 60 мин АИТ сохранялась (табл. 7).

Таблица 7

Влияние тепловой обработки на АИТ в средних образцах зеленой массы некоторых представителей сем. Fabaceae

| ОБРАЗЕЦ | | АИТ, мг/г сухого веса | | | |
|----------------------------------|-----------------------|-----------------------|----------------------|---------|-----------------|
| | | До обработки | После термообработки | | |
| | | | 15 мин. | 30 мин. | 60 мин. и более |
| <i>Vicia biennis</i> * | с низкой АИТ | 0.6 | 0.5 | 0.2 | следы |
| | с высокой АИТ | 1.1 | 0.9 | 0.3 | следы |
| <i>Lathyrus sylvestris</i> * | с низкой АИТ | 5.6 | 4.4 | 3.3 | 1.1 |
| | с высокой АИТ | 7.0 | 6.2 | 4.8 | 2.3 |
| <i>Hedysarum alpinum</i> , отвар | до обработки кипятком | 43.4 | - | 2.1 | - |
| <i>H. neglectum</i> , настой | до обработки кипятком | 29.6 | - | - | 5.0 |

Примечание: * – данные любезно предоставлены О.В. Дорогиной

Тепловая обработка *H. alpinum* и *H. neglectum* основана на способах приготовления лекарственных средств народной медицины из надземной части этих лекарственных растений (Растительные..., 1987). Из зеленой массы *H. alpinum* готовят отвар согласно традиционным рецептам (Ибрагимов, Ибрагимов, 1960; Крылов, 1972; Куликов, 1975). При его приготовлении в зеленой массе у растений данного вида нами отмечено снижение АИТ в 20.7 раза. Из зеленой массы растений *H. neglectum* готовят настой. Для этого ее помещают в кипящую воду и затем выдерживают в горячей воде в течение 8 часов. При этом способе АИТ в зеленой массе

растений уменьшается в 6 раз (см. табл. 7). Таким образом, при данных способах приготовления, отвар надземной части *H. alpinum* обладает вдвое меньшей АИТ по сравнению с настоем надземной части *H. neglectum*. Выдерживание зеленой массы растений *H. neglectum* в горячей воде в течение 8 часов привело к уменьшению АИТ на 82.5%, тогда как кипячение в течение 5 минут настоя зеленой массы *H. alpinum* привело к инактивации ИТ на 95.2%.

Полученные нами результаты согласуются с литературными данными. Нагревание зеленой массы при $t = 120^{\circ}\text{C}$ в течение 30 и 60 минут и выдерживание ее в горячей воде, приводит к значительному уменьшению АИТ в листьях исследованных образцов бобовых растений.

Исходя из результатов наших исследований, можно заключить, что уменьшение АИТ в зеленой массе кормовых бобовых растений возможно достичь следующим образом:

1. В результате отбора природных и интродуцированных популяций с наименьшей АИТ.
2. Путем скашивания на корм растений в тех фазах сезонного развития, когда величина АИТ минимальна (например, в культуре (ЦСБС СО РАН) это фазы цветения и плодоношения).
3. Перед использованием зеленой массы на корм животным подвергать ее нагреванию при $t = 120^{\circ}\text{C}$ в течение 30 и 60 минут или выдерживанию в горячей воде в течение 8 часов, предварительно погрузив ее в кипящую воду.

Таким образом, в результате проведения исследований выявлена межвидовая и внутривидовая изменчивость АИТ у изученных бобовых растений, что позволяет отобрать формы из природных популяций, АИТ которых различается в десятки раз. Для эффективного отбора форм исследование АИТ необходимо проводить в индивидуальных образцах растений. Небольшие пределы изменчивости по АИТ у интродуцированных

растений по сравнению с природными популяциями связаны, возможно, с ограниченной по числу популяций выборкой.

У представителей рода *Hedysarum* выявлена достоверно более высокая (в среднем, в 39.6 раза) АИТ в листьях по сравнению с исследованными видами рода *Astragalus*.

Проведенное исследование показало, что АИТ у изученных растений родов *Astragalus* и *Hedysarum* изменяется в процессе их развития.

АИТ у изученных видов характеризуется разной сезонной динамикой в зависимости от района проведения исследования. Так, в культуре в ЦСБС СО РАН максимум сезонной активности ИТ отмечен в у растений в фазе бутонизации, а в условиях СибБС ТГУ – в фазе цветения растений. У редкого для Сибири вида *H. theinum* в 2010 году в культуре (СибБС ТГУ) не отмечено достоверного изменения активности ИТ в разные фазы сезонного развития, а в природных условиях в этот же год выявлено достоверное увеличение АИТ в фазе цветения растений. Данные факты свидетельствуют об участии водорастворимых ИТ в процессах сезонной адаптации растений к климатическим условиям, которые влияют на развитие растений в различных местообитаниях.

Изучение годичной изменчивости признака показало, что в разные годы в пределах одних и тех же местообитаний у растений *A. austrosibiricus* и у трех видов рода *Hedysarum*, *H. gmelinii*, *H. theinum* и *H. austrosibiricum*, значения активности ИТ могут отличаться. Так, у растений *A. austrosibiricus*, а также редкого и эндемичного видов рода *Hedysarum*, эти отличия составили 1.3–3.0 раза, у полиморфного *H. gmelinii* – 1.5–5.8 раза. Данные факты свидетельствуют об участии данной группы веществ в приспособительных реакциях растений в пределах каждой из ценопопуляций к климатическим условиям разных лет наблюдений.

Выявлено, что у растений полиморфного вида *H. gmelinii* значения АИТ в генеративном периоде достоверно выше, чем у особей этого вида в пре- и постгенеративном периоде. У *Astragalus sericeocanus* и *Hedysarum austrosibiricum* достоверных отличий по значениям АИТ у растений разных онтогенетических состояний нами не обнаружено. У изученных видов значения АИТ в каждой из ценопопуляций не отличаются у цветущих растений разных онтогенетических состояний генеративного периода.

Нами экспериментально показано участие водорастворимых ИТ в ответе растений рода *Hedysarum* на стресс (искусственную дефолиацию). В ходе проведения эксперимента выявлено, что у растений редкого для Сибири вида *H. theinum* в фазах бутонизации и плодоношения значения АИТ у большинства растений увеличиваются в первые 5 минут после удаления первого и второго листа и затем восстанавливаются до первоначального уровня. В фазе цветения у большинства растений этого и двух других изученных видов (*H. austrosibiricum* и *H. gmelinii*) значения АИТ не изменяются или снижаются в первые 5 минут после начала эксперимента и, в конце проведения эксперимента, нередко остаются на пониженном, относительно исходных значений, уровне. При этом динамика АИТ индивидуальна у каждого изученного растения. Средние арифметические значения АИТ отражают только общую тенденцию изменения признака после проведения дефолиации и слабо отражают характер реакции каждой особи. Поэтому в процессе отбора форм для практического использования целесообразно изучение индивидуальной изменчивости.

Из-за высокой АИТ у видов рода *Hedysarum* в кормовых целях необходимо использовать перспективные формы с низкими значениями АИТ, а в лекарственных целях эти растения можно применять в качестве дополнительного источника биологически активных веществ после тепловой обработки.

Глава 4. ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ И АИТ У РАСТЕНИЙ РОДА *HEDYSARUM*

4.1. Характеристика морфологических признаков и АИТ у растений *Hedysarum gmelinii* Ledeb. в разных эколого-географических условиях Южной Сибири

Представители рода *Hedysarum*, в частности, *H. gmelinii*, широко изучены в пределах Южной Сибири. Исследованы онтогенез и структура ценопопуляций, определены жизненные формы сибирских представителей вида, изучено анатомическое строение листа и биометрические показатели надземной части растений из ЦП различного эколого-географического происхождения (Сыева и др., 2008; Карнаухова, 2009). Для растений разных ЦП этого вида определено содержание белка, золы, жира, клетчатки, некоторых макро– и микроэлементов в надземной части (Сыева и др., 2008). Выявлено, что «фитоценозы с присутствием представителей рода *Hedysarum* в Горном Алтае, в основном, используются как естественные пастбища. Их травостой может быть источником биологически активных веществ и биогенных элементов» (Сыева и др., 2008).

H. gmelinii – стержнекорневой многоглавый каудексовый базисимподиальный травянистый поликарпик с монокарпическими полурозеточными побегами (рис. 31). Вегетативная часть растения представлена укороченными междоузлиями с низовыми и срединными листьями. Генеративная часть особи представлена побегами с удлиненными междоузлиями со срединными листьями. Годичный побег одноосный моноподиальный. Выявлено, что вид несет в себе и мезоморфные, и ксероморфные черты. Занимает местообитания с периодическим или постоянным небольшим недостатком увлажнения. Он отличается большой пластичностью и полиморфизмом (Карнаухова, 2009; Сыева и др., 2008).



А



Б

Рис. 31. *Hedysarum gmelinii* в Республике Алтай: А) общий вид растений в сообществе; Б) соцветие.

По литературным данным, растения *H. gmelinii* отзывчивы на хорошее увлажнение. В условиях наибольшего увлажнения – у арыков, подножий гор – растения становятся мощнее, но характер их жизненной формы не изменяется (Кузнецова, Пленник, 1975). У растений данного вида в процессе ветвления главной оси образуются ветви обогащения, увеличивающие число ассимилирующих и цветonoсных побегов на растении. Авторы отмечают, что заложившиеся в конце лета соцветия на побегах обогащения почти никогда не образуют полноценных семян, что связано с коротким вегетационным периодом. Развитие частично заложенных с осени генеративных органов и образование новых происходит весной в почках возобновления открытого типа. Отсюда – наиболее затяжное цветение и созревание семян, а также слабовыраженная вторая генерация листьев, иногда зимующая, а чаще отмирающая при перезимовке. Фазы развития у растений вида сокращаются за счет более дружного цветения у представителей вида из популяций, поднимающихся выше типичных (на высотах более 1800 м н. ур. м.). Авторы отмечают некоторую разницу по высоте побегов растений данного вида в зависимости от условий местообитания (Кузнецова, Пленник, 1975).

По литературным данным, наибольшими значениями биомассы надземной части, диаметра каудекса, числа генеративных побегов и листьев отличались растения *H. gmelinii*, произраставшие в условиях кустарниково-разнотравно-злаковых степей на террасах Катуня и Шавлы, либо на остепненных лугах без пастбищной нагрузки и в поймах горных рек. Выявлено, что наименьшими размерами характеризовались растения из ЦП с остепненных лугов с высокой пастбищной нагрузкой (Сыева и др., 2008). Эти растения, обитающие в пределах сухих остепненных местообитаний, имеют ксерофильные черты. В этом случае они низкорослые, малопобеговые. Их листья более узкие и гуще опушены. Это очень полиморфный вид, варьирует по степени выраженности стеблей и размерам различных морфологических

признаков. В Горном Алтае вид имеет кормовое значение. Хорошо поедается овцами и лошадьми, хорошо или удовлетворительно поедается крупным рогатым скотом на ранних фазах вегетации (Ларин и др., 1951; Сыева и др., 2008).

Характеристика морфологических признаков у растений

Hedysarum gmelinii

H. gmelinii играет заметную фитоценотическую роль в сообществах Горного Алтая, произрастая в различных эколого-географических условиях. В пределах ареала *H. gmelinii* обычен и встречается в обилии сор1-сор2 в различных типах лесостепных фитоценозов (Пленник, 1971).

Результаты проведенных нами исследований показали, что *H. gmelinii* произрастает на абсолютных высотах от 300 до 2200 м н. ур. м. и обладает широким высотным диапазоном.

H. gmelinii – это лесостепной вид, встречающийся, в основном, в пределах среднегорной умеренно-теплой лесостепи, согласно классификации лесостепей, проведенной Н.И. Макуниной (2011). В пределах предгорной лесостепи (в Хакасии) выявлена изменчивость морфологических признаков растений одной ЦП. Большинство выборок из ЦП изучены в РА (23 ЦП). Здесь в низкогорной умеренно-теплой лесостепи изучены морфологические признаки у растений выборок из трех ЦП, в среднегорной умеренно-теплой лесостепи – растения 17 ЦП, в среднегорной умеренно-холодной лесостепи – особи трех ЦП и в пределах высокогорной холодной лесостепи – растения двух ЦП *H. gmelinii*. Вид изучен нами, в основном, в Центральном Алтае (Онгудайский, Чемальский, Улаганский районы), в Юго-Западном (Усть-Канский р-н) и Юго-Восточном Алтае (Кош-Агачский р-н) (приложение 1).

Особенности растений *H. gmelinii*, которые встречаются в широком высотном диапазоне, позволяют исследовать этот вид в обширном спектре эколого-географических условий, в том числе изучить варьирование

морфологических признаков на разной абсолютной высоте над уровнем моря и провести анализ их изменчивости по грациям данного фактора. По нашим данным, наиболее часто вид встречается на высотах от 900 до 1100 м н. ур. м. К этим высотам приурочены растения 14 ЦП вида (Жмудь, 2014).

У растений *H. gmelinii* исследования в природных ЦП проведены в ряде случаев с ограниченным числом особей в связи с небольшим количеством зрелых генеративных растений вида, изученных в определенных местообитаниях. Несмотря на то, что растения вида в фазе цветения представляли в сообществе аспект, в пределах двух местообитаний *H. gmelinii*, исследовано 6 и 9 особей, находящихся в зрелом онтогенетическом состоянии, (приложение 2). Основная часть в таких местообитаниях представлена молодыми или старыми генеративными растениями, что согласуется с литературными данными (Карнаухова, 2009).

Исследованные в 2000–2012 гг. выборки растений *H. gmelinii* характеризуются большой вариабельностью морфологических признаков. Изменчивость растений изучена в ЦП в пределах разных типов лесостепи в Республике Алтай (РА) и Республике Хакасия (РХ) в различных эколого-географических условиях.

Ранее нами были проведены исследования биолого-морфологических признаков у растений 11 ценопопуляций растений *H. gmelinii* в различных лесостепных и степных сообществах и на остепненных лугах Центрального Алтая. В 2000–2003 годах маршрутно-полустационарным методом были исследованы растения вида, произраставшие в Центральном и Юго-Восточном районах РА на высотах 650–2200 м н. ур. м (ЦП №№ 1_00, 2a_00, 2b_00, 2c_00, 2b_00, 2c_00, 3_00, 1_01, 1_03, 2_03, 3_03, 4_03, 5_03) (приложение 1). Выявлено, что амплитуда изменчивости 11 метрических морфологических признаков у этих растений оказалась высокой. Так, крайние средние значения длины побегов, диаметра каудекса, длины

соцветий, числа метамеров, листьев, генеративных побегов, соцветий на побеге отличались у растений этих ЦП в 1.8–6.1 раза. Наибольшие отличия между популяциями (8.7 раза) были выявлены для средних значений числа вегетативных побегов (Дорогина и др., 2003; Жмудь и др., 2007).

Проведенное впоследствии изучение выборок из 24 ЦП (в дальнейшем – общая выборка) показало, что растения *H. gmelinii* характеризуются более широкой амплитудой изменчивости морфологических признаков, чем было выявлено ранее при исследовании выборок из 11 ЦП. Значения средних величин признаков у растений конкретных ЦП в общей выборке изменяются в несколько больших пределах. Так, в 2–8 раз отличаются средние значения у 9 морфологических признаков (длина побегов, диаметр каудекса, длина соцветий, число метамеров, листьев, соцветий, цветков в соцветиях и генеративных побегов). В десятки раз отличаются средние значения числа вегетативных побегов в растениях и соотношения числа генеративных и вегетативных побегов (приложение 2). То есть, при увеличении числа исследованных выборок за счет привлечения растений из более широкого спектра эколого-географических условий, кратность крайних средних значений морфологических признаков увеличилась. Это касается, в частности, средних значений числа вегетативных побегов в растениях разных ЦП, кратность которых в выборке большего объема увеличилась в 2.7 раза.

Изучение индивидуальной изменчивости у растений в общей выборке показало, что крайние значения размеров надземной части каудекса и размеров листочков сложного листа, ширины соцветий, числа метамеров и листьев на побеге и общего числа побегов отличаются в 3.8–9.5 раз. В большей степени (в 10–25 раз) отличаются у представителей вида крайние значения длины побегов, соцветий, числа соцветий на побегах и цветков в соцветиях. Самые большие отличия обнаружены по числу генеративных и вегетативных побегов в растениях – в 47 и 61 раз, соответственно (табл. 8).

Исследование варьирования морфологических признаков показывает, что тип варьирования всех признаков для вида в целом определен как высокий и очень высокий (Мамаев, 1975). Высокое варьирование характерно для размеров листочков и ширины соцветий, числа метамеров и листьев. Очень высокое варьирование отмечено у остальных изученных признаков. Это длина побегов, диаметр надземной части каудекса, длина соцветий, число соцветий и цветков в соцветиях, боковых побегов и порядков их ветвления, генеративных и вегетативных побегов в растениях, их соотношение (см. табл. 8).

Таблица 8

Значения морфологических признаков и АИТ у растений *Hedysarum gmelinii*
(2000–2012 гг.) (n=176–307)

| Признаки | M | m | Cv, % | Min–max | Min–max средних* |
|---------------------------------------|------|------|--------|-----------|------------------|
| Длина осевых генеративных побегов, см | 37.5 | 0.9 | 43.3 | 6.5–85.0 | 27.9–55.8 |
| Диаметр каудекса, см | 5.4 | 0.1 | 40.1 | 1.5–13.5 | 2.7–8.4 |
| Длина листочков, см | 1.51 | 0.03 | 35.10 | 0.62–4.54 | 0.9–2.7 |
| Ширина листочков, см | 0.74 | 0.02 | 37.73 | 0.22–1.93 | 0.40–1.11 |
| Длина соцветия, см | 6.1 | 0.2 | 43.9 | 1.3–18.0 | 2.9–10.6 |
| Ширина соцветия, см | 2.24 | 0.03 | 25.72 | 1.12–3.83 | 1.54–3.13 |
| Число метамеров осевого побега | 3.82 | 0.09 | 39.34 | 1.00–9.00 | 1.73–6.52 |
| Порядок ветвления осевого побега | 0.12 | 0.02 | 316.63 | 0–2.00 | 0–1.00 |
| Число боковых побегов | 0.11 | 0.02 | 310.72 | 0–2.00 | 0.11–0.90 |
| Число листьев на побеге | 4.5 | 0.1 | 32.1 | 2.0–11.0 | 3.4–6.6 |
| Число соцветий на осевом побеге | 2.71 | 0.07 | 42.61 | 1.00–6.00 | 1.63–4.21 |
| Число цветков в соцветии | 20.4 | 0.5 | 41.4 | 2.0–50.0 | 11.9–28.8 |
| Число побегов вегетативных | 7.4 | 0.5 | 109.7 | 1.0–61.0 | 0.8–19.0 |
| Число побегов генеративных | 9.9 | 0.5 | 75.1 | 1.0–47.0 | 3.4–28.3 |
| Соотношение побегов** | 3.6 | 0.3 | 155.4 | 0.1–47.0 | 0.5–21.2 |
| АИТ, мг/г сухого веса | 28.3 | 0.8 | 56.1 | 0.7–89.4 | 2.6–71.5 |

Примечания: *– даны граничные межпопуляционные (средние арифметические) значения признаков; **– соотношение числа генеративных и вегетативных побегов у особи. АИТ изучена у 424 растений.

Наиболее высокое варьирование отмечено у значений числа боковых побегов. Так, на осевых побегах растений вида развиваются, как правило, 1–2 побега обогащения. Их развитие отмечено у растений 6 ЦП вида, приуроченных к различным фитоценотическим условиям на высотах от 300 до 1700 м н. ур. м. Такие растения произрастают на хорошо увлажненных местообитаниях. Так, особи популяций 2_03, 2_11 и 3_12 в понижениях северной части макросклона (РА, Онгудайский р-н, перевал Чике-Таман) были изучены в разные годы. Растения популяций 5_09 и 4_12 собраны с затененных опушек парковых лиственничников (РА, Кош-Агачский р-н, берега рек Ак-Туру и Айгулак). Популяция 7_11 изучена на склоне северной экспозиции, отличающемся развитым травостоем, высоким общим проективным покрытием и достаточным увлажнением (Хакасия, берег оз. Инголь; приложение 2).

У особей 18 ЦП *H. gmelinii* ветвления побегов не отмечено. Очень высоким варьированием отличаются, кроме того, признаки числа вегетативных и генеративных побегов и соотношения чисел генеративных и вегетативных побегов у особей, амплитуда значений которых составляет 47 – 61 раз.

В результате корреляционного анализа выявлено наличие значительной степени связи у 9 пар морфологических признаков растений *H. gmelinii* ($0.5 \leq r \leq 0.7$) (Зайцев, 1984). Число листьев и число соцветий на осевых генеративных побегах у растений данного вида определяется числом сформированных метамеров; на высоких побегах формируются более длинные соцветия и листочки. Более крупные листочки отмечены на побегах с большим числом сформированных листьев. Размеры надземной части каудекса и соотношение числа генеративных и вегетативных побегов определяются, главным образом, числом сформированных генеративных побегов у особей, так как эти побеги у растений *H. gmelinii* развиты в

большой степени, чем вегетативные. В значительной степени взаимосвязаны длина и ширина листочков сложного листа (табл. 9).

Результаты нашего исследования показали, что по степени варьирования и детерминированности изученные у растений *H. gmelinii* морфологические признаки следует отнести к двум группам, по классификации Н.С. Ростовской (2002). Эколого-биологическими индикаторами системной адаптивной изменчивости (I группа) являются длина побегов и размер листочков. Другие изученные морфологические признаки относятся к индикаторам экологической изменчивости, происходящей под влиянием воздействия внешних факторов. Вероятно, это, в основном, влияние экологических условий на растения *H. gmelinii* в пределах локальных местообитаний (табл. 10).

При изучении растений в горных условиях нами отмечено явление миниатюризации, особенно заметное в условиях высокогорной холодной лесостепи. По данным дисперсионного анализа, изменчивость всех изученных морфологических признаков у растений *H. gmelinii* в той или иной степени достоверно зависит от фактора высоты н. ур. м.

Таблица 9

Корреляционные связи морфологических признаков у растений *Hedysarum gmelinii* (2000–2012 гг.).

| Признаки | Ls | D | Ll | Wl | Li | Wi | Nm | Nob | Nls | Nl | Nv | Ng | Ni | Nfl | Rs | TIA |
|----------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|------|
| Ls | 1.00 | | | | | | | | | | | | | | | |
| D | 0.25 | 1.00 | | | | | | | | | | | | | | |
| Ll | 0.56 | 0.10 | 1.00 | | | | | | | | | | | | | |
| Wl | 0.49 | 0.29 | 0.70 | 1.00 | | | | | | | | | | | | |
| Li | 0.53 | 0.15 | 0.37 | 0.24 | 1.00 | | | | | | | | | | | |
| Wi | 0.17 | 0.16 | 0.23 | 0.28 | 0.06 | 1.00 | | | | | | | | | | |
| Nm | 0.49 | 0.04 | 0.40 | 0.37 | 0.23 | 0.21 | 1.00 | | | | | | | | | |
| Nob | 0.04 | 0.14 | 0.15 | 0.08 | 0.03 | -0.08 | 0.11 | 1.00 | | | | | | | | |
| Nls | 0.02 | 0.15 | 0.10 | 0.04 | 0.01 | -0.14 | 0.10 | 0.89 | 1.00 | | | | | | | |
| Nl | 0.42 | -0.03 | 0.66 | 0.47 | 0.29 | 0.17 | 0.50 | 0.04 | 0.06 | 1.00 | | | | | | |
| Nv | -0.10 | 0.17 | -0.06 | 0.06 | -0.01 | 0.35 | 0.17 | -0.03 | -0.05 | -0.06 | 1.00 | | | | | |
| Ng | 0.31 | 0.65 | -0.06 | -0.02 | 0.14 | 0.06 | 0.07 | 0.08 | 0.09 | -0.17 | 0.05 | 1.00 | | | | |
| Ni | 0.30 | -0.02 | 0.16 | 0.17 | 0.12 | 0.18 | 0.51 | -0.01 | 0.00 | 0.21 | 0.20 | -0.04 | 1.00 | | | |
| Nfl | 0.35 | 0.19 | 0.14 | 0.08 | 0.40 | 0.08 | 0.21 | 0.01 | 0.00 | 0.06 | 0.00 | 0.17 | 0.15 | 1.00 | | |
| Rs | 0.32 | 0.42 | -0.02 | -0.05 | 0.16 | -0.14 | 0.00 | 0.02 | 0.04 | -0.02 | -0.37 | 0.63 | -0.08 | 0.12 | 1.00 | |
| TIA | -0.17 | -0.12 | -0.05 | -0.16 | -0.14 | -0.04 | 0.16 | -0.03 | -0.01 | -0.14 | 0.08 | -0.13 | 0.06 | -0.17 | -0.24 | 1.00 |

Обозначения: Ls – длина побегов; D – диаметр каудекса; Ll – длина листочков; Wl – ширина листочков; Li – длина соцветий; Wi – ширина соцветий; Nm – число метамеров; Nob – число порядков ветвления; Nls – число побегов обогащения; Nl – число листьев; Nv – число побегов вегетативных; Ng – число побегов генеративных; Rs – соотношение числа генеративных и вегетативных побегов; Ni – число соцветий на побегах; Nfl – число цветков в соцветиях; TIA – АИТ.

Согласно установленной градации фактора (см. гл. 2), в небольшой степени от данного фактора зависит изменчивость значений 10 морфологических признаков. Это диаметр надземной части каудекса, размеры соцветий, число метамеров, боковых побегов и порядков ветвления, числа соцветий на побегах, сформированных цветков в соцветиях и генеративных побегов в растениях, а также соотношение числа генеративных и вегетативных

Таблица 10

Влияние произрастания растений *Hedysarum gmelinii* на разных абсолютных высотах на изменчивость морфологических признаков (h,%); Rch^2 – коэффициент детерминации признаков; № индикаторной группы, R^2 – коэффициент линейной регрессии; (N=150-300).

| Признаки | h, % | Rch^2 | № группы | R^2 |
|---|------|---------|----------|-------------|
| Длина побега | 47.4 | 0.11 | I | 0.25 |
| Диаметр каудекса | 7.9 | 0.05 | IV | - |
| Длина листочков | 48.0 | 0.11 | I | 0.08 |
| Ширина листочков | 42.5 | 0.10 | I | 0.03 |
| Длина соцветий | 18.2 | 0.06 | IV | 0.06 |
| Ширина соцветий | 14.4 | 0.04 | IV | - |
| Число метамеров на побеге | 15.5 | 0.07 | IV | 0.02 |
| Число побегов обогащения на осевом побеге | 23.9 | 0.06 | IV | - |
| Число порядков ветвления осевого побега | 22.0 | 0.06 | IV | - |
| Число листьев на осевом побеге | 36.4 | 0.09 | IV | 0.05 |
| Число соцветий на осевом побеге | 9.0 | 0.03 | IV | 0.01 |
| Число цветков в соцветии | 18.0 | 0.07 | IV | 0.05 |
| Число побегов вегетативных | 25.2 | 0.04 | IV | 0.07 |
| Число побегов генеративных | 10.9 | 0.03 | IV | - |
| Соотношение побегов* | 10.0 | 0.06 | IV | 0.03 |
| АИТ** | 18.0 | 0.01 | IV | 0.01 |

Примечания: * - соотношение числа генеративных и вегетативных побегов у особи;

** - АИТ изучена у 424 особей; прочерк означает отсутствие регрессии; жирным шрифтом выделен пластичный признак.

побегов. В несколько большей мере, то есть в средней степени, зависит от произрастания на разной абсолютной высоте изменчивость значений длины

побегов, размеров листочков и числа листьев на генеративных побегах и числа вегетативных побегов в особях. Подъем растений в горы влияет на изменчивость этих признаков на 25 – 48% (см. табл. 10).

Таким образом, данные дисперсионного анализа подтверждают наличие достоверного влияния фактора приуроченности растений вида к определенным абсолютным высотам на изменчивость значений изученных морфологических признаков.

Проведение регрессионного анализа позволяет выявить наличие линейной компоненты в изменении значений морфологических признаков у растений на разных абсолютных высотах. Нами установлена тенденция изменения значений большинства морфологических признаков (10 из 15) в зависимости от приуроченности растений вида к определенной высоте н. ур. м. (см. табл. 10). У растений *H. gmelinii* при подъеме в горы нами выявлен один пластичный морфологический признак – сокращение длины осевых побегов, в среднем, в 2 раза (рис. 32). Также на рисунке проиллюстрирована линия регрессии средних значений данного признака по градациям фактора абсолютной высоты (рис. 33).

В меньшей степени при увеличении абсолютной высоты произрастания укорачиваются побеги и соцветия, происходит некоторая редукция числа метамеров и соцветий, наблюдается формирование меньшего числа цветков в соцветиях и отмечается уменьшение облиственности осевых побегов. Зависимость изменения значений у данных признаков на разной абсолютной высоте носит недостоверный характер ($R^2 < 0.1$) и проиллюстрирована в приложении 3 (рис. ПЗд-ПЗо). Таким образом, у большинства морфологических признаков *H. gmelinii* отмечена тенденция к уменьшению значений, но достоверная регрессия средних значений по градиенту фактора абсолютной высоты выявлена только для длины осевых генеративных побегов.

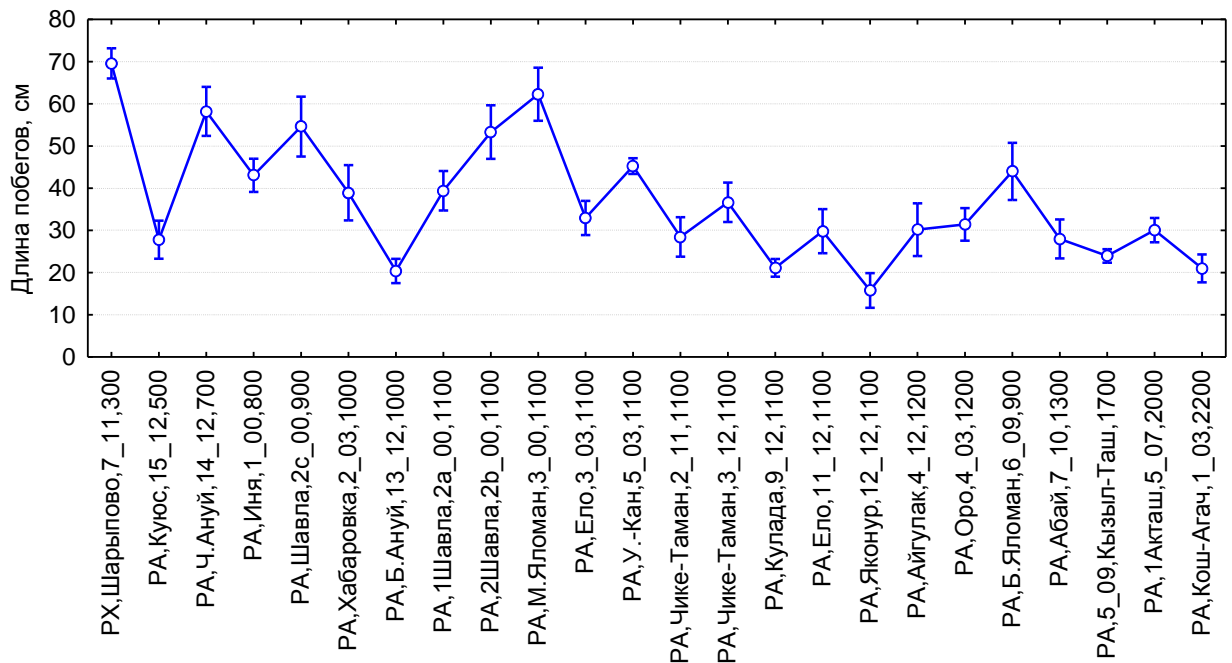


Рис. 32. Изменение длины генеративных осевых побегов (см) у растений *Hedysarum gmelinii* в различных эколого-географических условиях; по оси ординат – средние значения признака с доверительным интервалом (95%), по оси абсцисс – местонахождение, номера популяций и высота н. ур. м. (м) (через запятую).

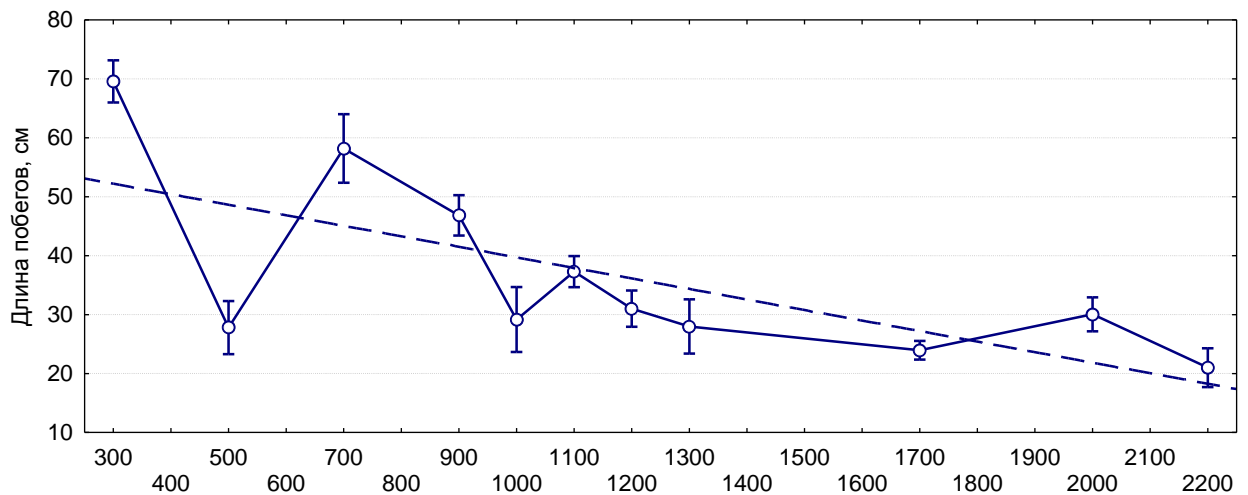


Рис. 33 Регрессия значений длины осевых генеративных побегов у растений *Hedysarum gmelinii* на разной абсолютной высоте; по оси ординат – средние значения признака с доверительным интервалом (95%), по оси абсцисс – высота н. ур. м. (м).

У растений *H. gmelinii* при увеличении абсолютной высоты произрастания отмечено небольшое увеличение числа вегетативных побегов у особей (приложение 3, рис. ПЗн). Данный признак характеризуется недостоверной регрессией. Морфологические признаки, которые в небольшой степени изменяются при подъеме растений в горы, вероятно, в большей степени подвержены влиянию экологических условий в пределах конкретных местообитаний (см. табл. 10).

Нами не обнаружено тенденции изменения диаметра надземной части, числа генеративных побегов и характеристик ветвления у *H. gmelinii* при увеличении абсолютной высоты произрастания растений. Степень влияния данного фактора на изменчивость этих признаков невысока. Несмотря на определенное увеличение числа вегетативных побегов у растений этого вида с увеличением высоты н. ур. м., они не оказывают существенного влияния на размеры надземной части особей, поскольку развиты слабо, по сравнению с генеративными. У *H. gmelinii* при подъеме в горы также не отмечена тенденция к изменению числа побегов обогачения на осевых побегах. Поскольку воздействие фактора абсолютной высоты на изменчивость этих признаков небольшое и линейная регрессия средних для ЦП значений не выявлена, следует предположить, что, вероятно, эти признаки непластичны и характеризуются высокой изменчивостью, которая обусловлена влиянием каких – либо других факторов в пределах микроэкологических условий (приложение 3, рис. ПЗа-ПЗг).

Например, на высоте 2000 м (ЦП №5_07; РА, окр. пос. Акташ) изучены растения, произрастающие в условиях местообитания с повышенным увлажнением (приложение 1). Их побеги отличались крупными размерами. В данных условиях хорошее увлажнение обусловлено, вероятно, достаточным влагозапасом в почве, так как данное местообитание находится в ветровой тени на склоне южной экспозиции, а в период сбора материала отмечено интенсивное таяние снежника, расположенного выше по склону. Особи в

данном местообитании произрастали с подветренной стороны на хорошо освещенном, прогреваемом и увлажненном месте, чем и объясняются их крупные размеры.

Таким образом, при подъеме в горы для растений *H. gmelinii* характерно небольшое недостоверное увеличение числа вегетативных побегов (приложение 3, рис. ПЗн). Большинство изученных морфологических признаков *H. gmelinii* в некоторой степени уменьшаются при увеличении абсолютной высоты их произрастания.

Эти данные не совпадают с приведенными литературными данными для другого вида этого рода. Исследования *Hedysarum caucasicum* в Тебердинском заповеднике в различных экологических условиях показали, что при переносе в новые, менее благоприятные условия альпийской пустоши, у растений *H. caucasicum* число генеративных побегов в растениях в несколько раз уменьшилось по сравнению с исходным местообитанием – гераниево-копеечниковым лугом (Голиков, Онопченко, 1999). Авторы объясняют это более суровыми условиями обитания на альпийских пустошах. При пересадках этого вида в условия альпийского ковра численность его побегов несколько увеличилась. Сравнительный анализ этих и наших данных затруднен вследствие использования авторами метода учетных метровых площадок, на которых проведен подсчет только генеративных побегов растений вида (Волкова, Онопченко, 1999). Однако у растений *H. gmelinii* можно отметить достоверно более высокое число генеративных побегов ($P=0.95$), приуроченных к разнотравно-чирковой и луговой степям, произрастающих на абсолютной высоте 1000 и 1100 м в относительно благоприятных условиях, что согласуется с литературными данными (Сыева, 2008).

Таким образом, при увеличении абсолютной высоты произрастания у *H. gmelinii* отмечены незначительные изменения морфоструктуры побегов. В условиях высокогорий сохраняется число и размер основных метамерных

структур годичного осевого побега – листьев, соцветий и побегов обогащения. В этих условиях наблюдается достоверная тенденция сокращения длины побегов. Уменьшение длины побегов обусловлено неполной реализацией меристематического потенциала метамеров вследствие торможения интеркалярного роста и отражает приспособление растений к высокогорным условиям.

АИТ в ценопопуляциях у растений *Hedysarum gmelinii*

Литературные сведения об уровне активности ИТ у представителей рода *Hedysarum* до начала проведения наших исследований нами не найдены. В связи с этим, исследования АИТ в листьях *H. gmelinii* были проведены в несколько этапов. Как уже упоминалось в главе 3, первоначально изучение АИТ у представителей рода и, в частности, у растений *H. gmelinii*, проведено в средних образцах листьев, взятых у растений из пяти ЦП. Были исследованы средние образцы, полученные путем отбора листьев в фазе массового цветения со средневозрастных растений из ценопопуляций, произраставших в различных эколого-географических условиях в РА в 2000 году. Было выявлено, что значения АИТ в средних образцах листьев из каждой ЦП изменялись в пределах 5.1 – 51.6 мг/г сухого веса, что составило 10-кратную величину (Дорогина и др., 2003).

Дальнейшие исследования показали наличие определенной разницы значений АИТ, полученных путем изучения среднего образца из ЦП и средней арифметической величины АИТ, полученной путем изучения индивидуальной изменчивости признака у растений. Так, например, АИТ в среднем образце ЦП № 3_00 составила 51.6 мг/г, а у растений ЦП № 2a_00 – 19.1 мг/г, что превышает значения средних арифметических величин, полученных путем изучения индивидуальной изменчивости признака у растений этих ЦП, в 1.6 и 3.2 раза, соответственно. То есть, значения АИТ у среднего образца листьев растений оказываются завышенными, по сравнению со средними значениями признака для ЦП, полученными путем изучения индивидуальных образцов

листьев с каждого растения (Дорогина и др., 2003). Так, проведение исследований индивидуальной изменчивости у растений 11 ЦП в 2000–2003 гг. показывает, что средние арифметические значения АИТ у растений *H. gmelinii* отличаются в 24.2 раза (Жмудь и др., 2007). Как обсуждалось выше, представители вида – полиморфные растения, характеризующиеся широким экологическим ареалом и высотным диапазоном, что отражается на варьировании значений морфологических признаков. Значения АИТ также отличаются высокой изменчивостью (см. табл. 8).

Сравнительные исследования изменчивости АИТ и морфологических признаков проведены нами в 2000–2003 годах у выборок растений из 11 ценопопуляций *H. gmelinii* в различных лесостепных и степных сообществах и на остепненных лугах Центрального и Юго-Восточного Алтая (Жмудь и др., 2007). Растения изучены в различных поясах растительности (Огуреева, 1980) и на различных абсолютных высотах от 650 до 2200 м над уровнем моря. Выявлено, что каждая популяция характеризуется определенной изменчивостью морфологических признаков и АИТ. Отмечена высокая амплитуда изменчивости 11 метрических морфологических признаков у растений этих ЦП. Так, длина побегов у растений между крайними значениями отличается в популяциях в 2.9 раза, диаметр каудекса – в 3.6 раза, длина соцветия – в 1.8, число междоузлий – в 3.6 раза, листьев – в 3.9 раза, вегетативных побегов – в 8.7 раз, генеративных – в 6.1 раза, число соцветий на побеге – в 4.4 раза.

Нами проведен кластерный анализ 11 морфологических признаков и АИТ у представителей этих 11 ЦП. По значениям изменчивости признаков растения *H. gmelinii* распределились по двум группам сходства. Первую из групп сходства представляют растения, приуроченные, в основном, к степному поясу растительности и абсолютным высотам 800–1200 м н. ур. м. Это растения из популяций №№ 1_00, 2a_00, 2b_00, 2c_00, 3_00 и 3_03 (приложение 1). Они отличаются высокими средними значениями длины

побегов, изменяющимися в разных популяциях в пределах 39.4–62.3 см, большим числом генеративных побегов (4.6–28.3) и большей амплитудой изменчивости числа метамеров (1.7–6.1 шт.) по сравнению с соответствующими средними величинами этих морфологических признаков в популяциях, принадлежащих к другой группе сходства (приложение 2). Представители популяций первой группы сходства характеризуются также более крупными соцветиями, величина которых, в среднем, составляет 7.2–7.6 см, что выше по сравнению со средними размерами соцветий у особей из второй группы сходства, где их величина изменяется, в среднем, в пределах 4.2–6.3 см. В растениях популяции № 2b_00, принадлежащих к первой группе сходства, развивалось наиболее высокое число генеративных побегов в особи по сравнению с растениями всех остальных изученных популяций, что подтверждается достоверностью отличий по критерию Стьюдента ($P = 0.99$). Растения популяции № 3_00 из этой же группы характеризуются наиболее высокими побегами, в отличие от представителей большинства других популяций (приложение 2).

Во вторую группу сходства вошли растения, приуроченные к абсолютным высотам от 650 до 2200 м н. ур. м. (рис. 34). В лесостепном поясе изучены особи из популяций №№ 1_01, 1_03 и 2_03, 4_03, 5_03. Для растений, отнесенных к этой группе сходства, характерен, в среднем, более крупный каудекс, диаметр которого изменялся в широких пределах (3.8–11.3 см), большее число вегетативных побегов (5.6–19.0 шт. у особи) и большее число соцветий на побеге (1.5–7.5 шт.). Средние значения длины побегов изменяются у представителей этой группы сходства в пределах 21.0–45.3 см, генеративных побегов – 4.4–12.0 шт., что составляет несколько меньшую величину по сравнению с амплитудой изменчивости этих признаков у растений первой группы сходства; число метамеров составляет, в среднем, 2.7–4.9 шт. на особь. В другой группе популяций оно, в среднем, несколько выше (приложение 2).

Растения популяции № 1_03 приурочены к условиям горной опустыненной лесостепи на высоте 2200 м н. ур. м. Особи этой ЦП отличаются наиболее короткими побегами и соцветиями (приложение 2). В пределах данного местообитания на растения *H. gmelinii*, повлияли крайне суровые условия существования, так как они находятся в области недостаточного увлажнения и относятся к внутригорным районам исключительной сухости. Здесь растения произрастают в суровых климатических условиях повышенной континентальности и низких температур на фоне общей значительной приподнятости горной территории (Огуреева, 1980). Растения ЦП № 2_03, принадлежащие к данной группе сходства, достоверно отличались от представителей восьми других популяций наиболее крупным каудексом, высокой облиственностью и наибольшим числом вегетативных побегов у особей. У растений из трех ЦП этой же группы сходства, приуроченных к луговым степям Центрального Алтая (№№ 2_03, 4_03 и 5_03), отмечены, в среднем, более крупные размеры надземной части каудекса, более высокая облиственность и большее число вегетативных побегов (приложения №№ 1, 2) (Жмудь и др., 2007).

Проведенный нами кластерный анализ с учетом морфологических признаков и АИТ показал, что растения распределились по совокупности 11 морфологических признаков и АИТ практически в те же группы сходства, по которым они сгруппированы только по морфологическим признакам (рис. 35). В растениях первой группы сходства средние значения АИТ изменялись в пределах 2.7–35.2 мг/г сухого веса. Минимальные и максимальные средние значения АИТ отличаются здесь в 13 раз. У растений, вошедших во вторую группу сходства, значения АИТ отличаются в три раза, хотя средние значения были выше и изменялись от 20.3 до 65.4 мг/г у представителей разных ЦП.

Таким образом, при проведении исследований с помощью кластерного анализа, показано, что изученные растения распределились в две большие группы по сходству значений морфологических признаков и АИТ. В одну

вошли растения из ЦП, приуроченные к высотам 800–1200 м н. ур. м. и, в основном, к степному поясу растительности, в другую – растения, произраставшие на разных абсолютных высотах. К первой отнесены растения с большей длиной побегов, крупными соцветиями, высоким числом метамеров и генеративных побегов, сравнительно более низкими значениями АИТ и более высокой амплитудой их межпопуляционной изменчивости. Во вторую группу сходства сгруппированы растения с крупным размером надземной части каудекса, большим числом вегетативных побегов и соцветий на побеге, а также более высокими значениями АИТ и небольшой амплитудой межпопуляционных отличий средних значений этого признака.

В результате проведения кластерного анализа нами выявлено следующее:

1. Микроэкологические условия влияют на величину изменчивости морфологических признаков у растений *H. gmelinii*, что согласуется с литературными данными (Сыева и др., 2008).
2. Проведение кластерного анализа позволяет выявить наличие некоторой связи в совместном распределении по группам растений с определенными значениями морфологических признаков и АИТ в различных эколого-географических условиях.

К недостаткам данного метода относятся:

1. необходимость рассмотрения комплекса морфологических признаков растений, что сопровождается усреднением результатов. Также при использовании данного метода требуется сравнение значений выборок, полученных из образцов одинакового объема, что ведет в ряде случаев к существенной потере части исследуемого материала.
2. При использовании данного метода анализа нет возможности охарактеризовать конкретные изменения морфоструктуры растений и пластичность морфологических признаков в различных эколого-

географических условиях при увеличении абсолютной высоты произрастания растений *H. gmelinii* в горных условиях.

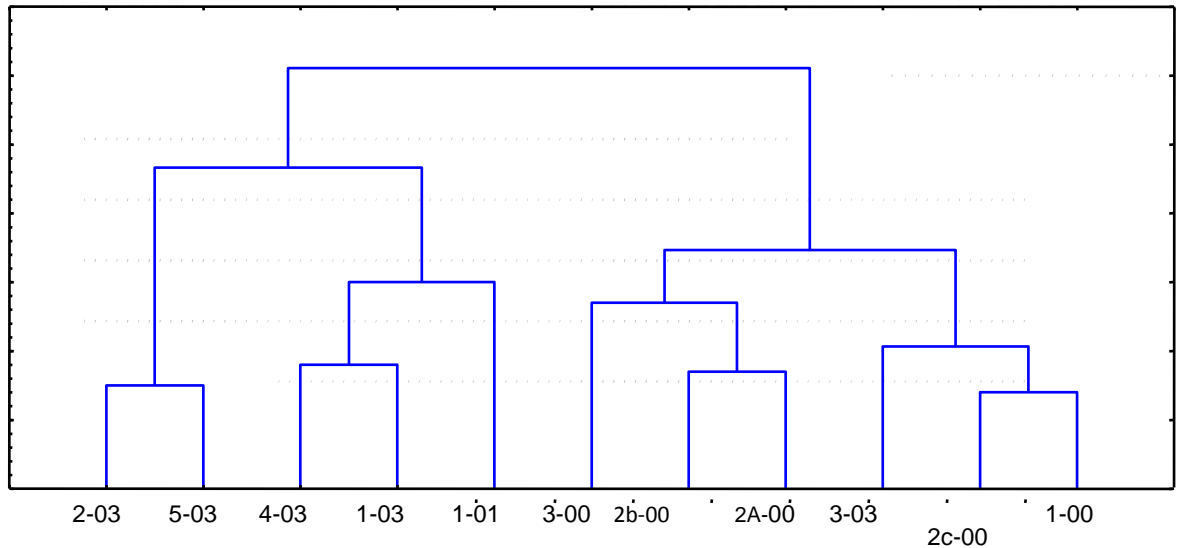


Рис. 34. Группы сходства морфологических признаков у растений 11 ЦП *Hedysarum gmelinii* в РА.

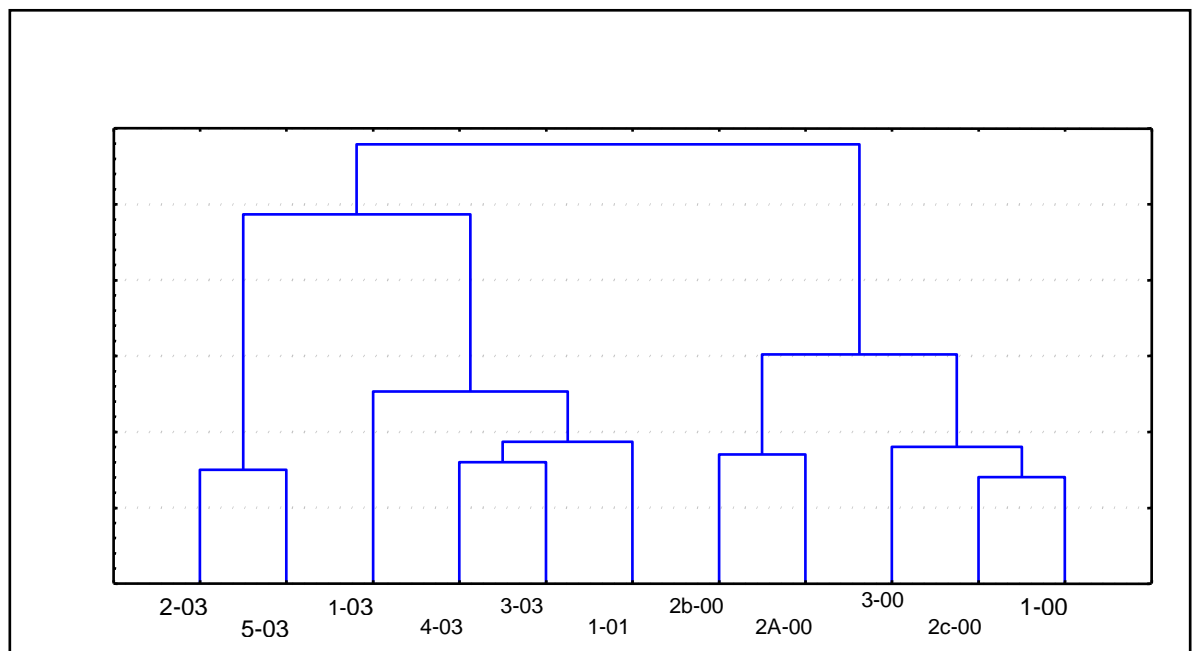


Рис. 35. Группы сходства морфологических признаков и АИТ у растений 11 ЦП *H. gmelinii* в РА.

В настоящее время изучена индивидуальная изменчивость АИТ в выборках растений из 36 ЦП *H. gmelinii* (424 особи), приуроченных к

различным абсолютным высотам в различных районах Южной Сибири – АК, РА, РХ и ИО (приложение 1). Средние значения АИТ у растений из ИО достоверно выше, чем у растений этого вида, изученных в других районах (рис. 36). Изменчивость АИТ наиболее широка у растений, изученных в АК.

По полученным нами данным, средние арифметические значения АИТ у представителей изученных 36 ЦП отличаются в 27.5 раз, то есть в большей степени, чем выявлено ранее, при изучении выборок меньшего объема (табл. 11). Варьирование значений АИТ у растений *H. gmelinii* очень высокое, сопоставимое с варьированием значений общего числа побегов у особей (см. табл. 8).

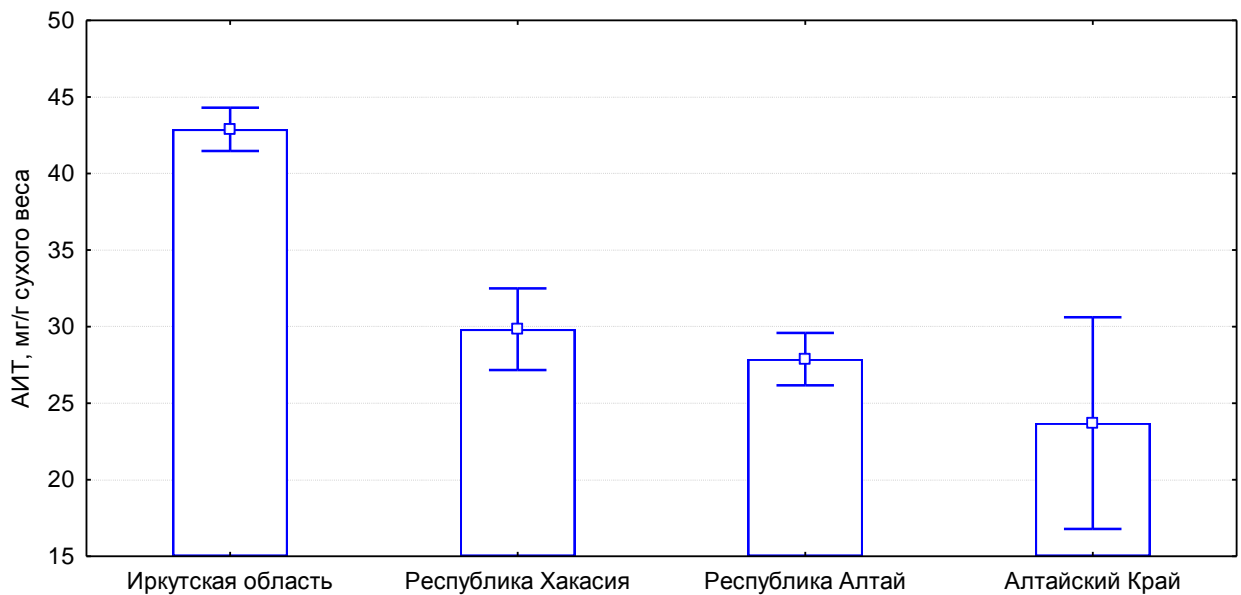


Рис. 36. АИТ у растений *Hedysarum gmelinii* в разных географических районах. По оси ординат – средние значения АИТ (мг/г сухого веса) с 95% доверительным интервалом; по оси абсцисс – районы проведения исследований.

По частоте встречаемости все значения АИТ у изученных растений *H. gmelinii* разделены нами на 10 классов (рис. 37). Крайние низкие значения признака относятся к первому классу (I), крайние высокие значения – к шестому – десятому классам (VI–X). Крайние минимальные и максимальные

значения АИТ этих классов не включаются в пределы $M \pm \sigma$ (26.8 ± 15.9 мг/г сухого веса) (Зайцев, 1984). Согласно данному критерию, такие значения в общей выборке из ЦП качественно отличаются от значений АИТ, характерных для большинства особей в ЦП вида. В данном случае, крайними минимальными значениями АИТ характеризуются около 40 особей (10 % от общей выборки). К VI–X классам отнесены высокие значения АИТ, составляющие, соответственно, от 40 до 90 мг/г сухого веса. Эти значения отмечены более чем у 30 особей (12% от выборки из всех ЦП). У растений *H. gmelinii* наиболее распространенными являются средние значения АИТ (от 20 до 40 мг/г сухого веса) (IV–V класс распределения). Такие значения АИТ характерны для большинства особей изученных ЦП из общей выборки, что составляет 57% от объема всех изученных растений (всего 242 особи) (рис. 37).

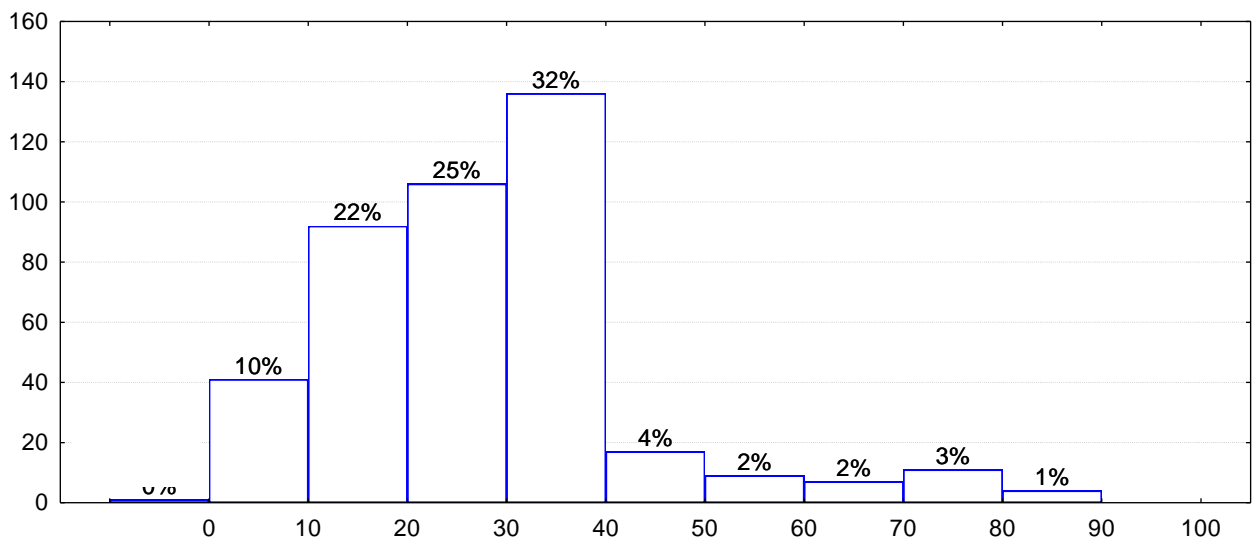


Рис. 37. Частота встречаемости значений АИТ у растений *Hedysarum gmelinii* (n=424). По оси ординат – число особей; по оси абсцисс – значения АИТ (мг/г сухого веса).

Из этих данных можно заключить, что для большинства особей изученной выборки из 36 ЦП *H. gmelinii*, значения АИТ в пределах от 20 до 40

мг/г сухого веса, которые характеризуются как средние, встречаются наиболее часто.

Таким образом, в результате анализа выявлено, что относительно небольшими значениями АИТ характеризуется треть изученных особей *H. gmelinii*, а у большинства изученных представителей данного вида (69 %) в листьях у растений выявлены средние и высокие значения АИТ, превышающие 20 мг/г сухого веса.

По данным изучения индивидуальной изменчивости, значения АИТ у растений общей выборки из ЦП вида отличаются в 120.7 раз. Внутрипопуляционная изменчивость значений АИТ у растений в разных ЦП составляет величину 1.2–20.4 раза.

Минимальная внутрипопуляционная разница значений АИТ (в пределах 1.2 раза) отмечена у растений в ЦП №№ 11_09 и 11_10 (приложение 1). У этих растений средние значения АИТ довольно высоки и принадлежат к VI и IX классам распределения (см. табл. 11, рис. 37). Растения ЦП № 11_09 произрастали на влажном лугу (Иркутская обл., окр. с. Сарма, берег оз. Байкал). Растения ЦП № 11_10 приурочены к остепненному каменистому склону берега реки (РА, Онгудайский р-н, окр. с. Купчегень). Максимальная внутрипопуляционная разница значений АИТ, равная 20.4 раза, отмечена у растений ЦП № 14_10, изученных под пологом редкостойного сосняка (см. табл. 11, приложение 1). Средние значения АИТ у растений данной ЦП принадлежат к III классу по частоте встречаемости (см. рис. 37).

У растений *H. gmelinii* с минимальной внутрипопуляционной изменчивостью значений признака обнаружена, соответственно, их небольшая вариабельность. Так, нами отмечены 10 ЦП, в которых разница граничных значений активности ИТ отмечена в пределах 2 – кратной величины.

Таблица 11

Изменчивость значений АИТ (мг/г сухого веса) у растений 36 ЦП *Hedysarum gmelinii* в различных эколого-географических условиях

| № п/п | Происхождение, № ЦП, абсолютная высота (м) | n | M | m | Cv,% | min | max |
|-------|--|----|------|-----|------|------|------|
| 1 | РХ, Шарыпово, 7_11, 300 | 20 | 26.2 | 1.9 | 33.0 | 7.9 | 34.9 |
| 2 | АК, Чинета, 2_10, 400 | 10 | 23.7 | 3.1 | 40.8 | 12.0 | 40.5 |
| 3 | РА, Чемал, 14_10, 600 | 10 | 19.0 | 3.0 | 50.8 | 1.6 | 32.7 |
| 4 | РХ, Иткуль, 9_11, 500 | 10 | 32.6 | 2.6 | 25.6 | 15.8 | 39.4 |
| 5 | РХ, Сон, 10_11, 500 | 10 | 34.3 | 1.1 | 10.5 | 24.8 | 36.9 |
| 6 | РА, Куюс, 15_12, 500 | 15 | 35.5 | 1.3 | 14.2 | 18.8 | 38.7 |
| 7 | ИО, Сарма, 11_09, 600 | 10 | 42.9 | 0.6 | 4.6 | 39.7 | 46.0 |
| 8 | РА, Коо, 1_01, 650 | 12 | 65.5 | 2.9 | 15.3 | 50.9 | 78.3 |
| 9 | РА, Черный Ануй, 14_12, 700 | 10 | 19.0 | 2.4 | 39.7 | 9.7 | 31.9 |
| 10 | РА, Купчегень, 11_10, 700 | 5 | 71.0 | 2.0 | 6.3 | 65.4 | 76.7 |
| 11 | РА, Онгудай, 7_09, 800 | 11 | 23.7 | 3.4 | 47.5 | 6.4 | 39.7 |
| 12 | РА, Онгудай, 12_10, 800 | 5 | 54.0 | 5.5 | 22.6 | 34.1 | 65.4 |
| 13 | РА, Иня, 1_00, 800 | 20 | 17.9 | 1.7 | 41.6 | 5.3 | 38.6 |
| 14 | РА, Шавла, 2с_00, 900 | 10 | 16.4 | 2.7 | 52.2 | 4.5 | 24.7 |
| 15 | РА, Большой Яломан, 6_09, 900 | 10 | 35.1 | 1.0 | 9.1 | 29.6 | 39.8 |
| 16 | РА, Хабаровка, 2_03, 1000 | 9 | 26.7 | 2.1 | 23.8 | 18.0 | 36.0 |
| 17 | РА, Белый Ануй, 13_12, 1000 | 10 | 12.2 | 1.2 | 31.1 | 2.6 | 15.4 |
| 18 | РА, Белый Ануй, 9_10, 1000 | 10 | 71.5 | 5.9 | 26.0 | 26.1 | 89.4 |
| 19 | РА, Чике-Таман, 8_09, 1100 | 10 | 30.2 | 1.8 | 18.6 | 19.8 | 37.8 |
| 20 | РА, Чике-Таман, 2_11, 1100 | 10 | 17.0 | 2.4 | 45.4 | 6.2 | 29.3 |
| 21 | РА, Чике-Таман, 3_12, 1100 | 10 | 27.6 | 2.0 | 23.2 | 15.4 | 35.9 |
| 22 | РА, 1Шавла, 2а_00, 1100 | 10 | 6.0 | 1.0 | 54.2 | 3.5 | 11.7 |
| 23 | РА, 2Шавла, 2б_00, 1100 | 14 | 2.6 | 0.4 | 57.5 | 0.7 | 4.9 |
| 24 | РА, Малый Яломан, 3_00, 1100 | 9 | 33.1 | 4.7 | 42.3 | 20.4 | 64.2 |
| 25 | РА, Ело, 3_03, 1100 | 20 | 22.3 | 1.9 | 39.1 | 7.0 | 37.6 |
| 26 | РА, Ело, 11_12, 1100 | 10 | 33.7 | 1.1 | 10.1 | 27.0 | 37.8 |
| 27 | РА, Усть-Кан, 5_03, 1100 | 21 | 20.4 | 1.0 | 22.1 | 10.0 | 26.0 |
| 28 | РА, Кулада, 9_12, 1100 | 15 | 34.6 | 1.3 | 14.3 | 24.7 | 39.9 |
| 29 | РА, Яконур, 12_12, 1100 | 9 | 20.8 | 4.2 | 59.9 | 8.9 | 41.1 |
| 30 | РА, Айгулак, 4_12, 1200 | 10 | 35.7 | 0.7 | 6.6 | 31.3 | 38.4 |
| 31 | РА, Оро, 4_03, 1300 | 20 | 37.4 | 0.9 | 11.0 | 25.5 | 42.0 |
| 032 | РА, Абай, 7_10, 1300 | 10 | 25.2 | 3.7 | 46.3 | 9.5 | 39.7 |
| 33 | РА, Кызыл-Таш, 5_09, 1700 | 9 | 21.7 | 1.5 | 20.9 | 11.1 | 26.2 |
| 34 | РА, 2Акташ, 5_07, 2000 | 11 | 24.2 | 3.5 | 48.4 | 6.0 | 38.0 |
| 35 | РА, 2Акташ, 15_10, 2000 | 12 | 23.2 | 1.6 | 23.9 | 15.2 | 36.0 |
| 36 | РА, Кош-Агач, 1_03, 2200 | 17 | 27.0 | 1.5 | 23.6 | 16.5 | 39.0 |

Варьирование значений признака у растений этих ЦП не превысило 15.3 %. Особи из данных ЦП приурочены к области низкогорной и среднегорной умеренно-теплой лесостепи. Отмечено, что значения АИТ у особей в этих ЦП достаточно высоки и изменяются в пределах 33.7–71.0 мг/г сухого веса.

Внутривидовой анализ варьирования значений признака показал, что в низких и средних пределах (до 21 %) варьируют значения АИТ у растений из 11 ЦП, что составляет около трети от числа изученных ЦП. Соответственно, в пределах высоких и очень высоких величин варьируют значения АИТ у большинства выборок из 36 ЦП, что составляет 69.5 %.

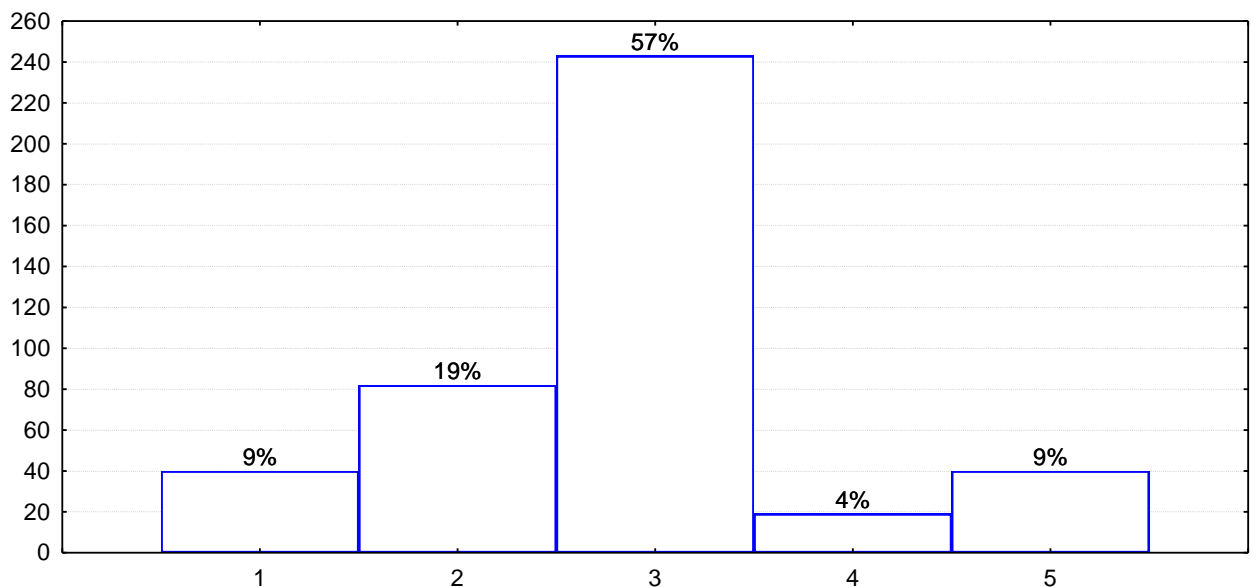


Рис. 38. Распределение изученных по значениям АИТ особей 36 ЦП *Hedysarum gmelinii* в различных типах лесостепи (n=424). По оси ординат – число изученных особей, по оси абсцисс – типы лесостепи. Обозначения типов лесостепи: 1 – предгорная; 2 – низкогорная умеренно-теплая; 3 – среднегорная умеренно-теплая; 4 – среднегорная умеренно-холодная; 5 – высокогорная холодная.

АИТ у растений *H. gmelinii* изучена нами в различных типах лесостепи (рис. 38). Согласно нашим данным, представители вида исследованы, в основном, в пределах горной лесостепи (Макунина, 2011). В предгорной лесостепи

изучены растения 3 ЦП, в низкогорной умеренно-теплой – 11 ЦП, в среднегорной умеренно-теплой лесостепи исследованы значения АИТ у растений 19 ЦП, в среднегорной умеренно-холодной лесостепи изучены 2 ЦП, в высокогорной холодной лесостепи в РА – растения 3 ЦП (приложение 1). Таким образом, большая часть растений исследована в пределах умеренно-теплых типов лесостепи, низкогорной и среднегорной, расположенных на абсолютных высотах от 400 до 1200 м н. ур. м. (см. рис. 38).

Число растений, изученных в высокогорной холодной лесостепи, сопоставимо с числом растений, изученных в условиях предгорной лесостепи, что в совокупности составляет 16.5 %, или около одной шестой части из выборок изученных растений.

Таким образом, большая часть растений приурочена к местообитаниям в пределах двух умеренно теплых типов лесостепи – низкогорной и среднегорной (рис. 38). Вероятно, здесь растения *H. gmelinii* находятся в наиболее благоприятных климатических условиях. Сравнение средних значений АИТ у растений в пределах разных типов лесостепи показывает неоднородность их распределения. Более высокие средние значения признака характерны для растений *H. gmelinii*, приуроченных к низкогорной умеренно-теплой лесостепи ($P=0.99$). Средние значения АИТ в четырех других типах лесостепи достоверно не отличаются между собой (рис. 39). Таким образом, выявлено, что значения АИТ достоверно выше в условиях низкогорной умеренно-теплой лесостепи, по сравнению со значениями признака у растений в пределах четырех других типов лесостепи.

У растений 24 ЦП *H. gmelinii* нами проведен корреляционный анализ значений морфологических признаков и АИТ. Он показал отсутствие сильных взаимосвязей значений АИТ и морфологических признаков (см. табл. 9).

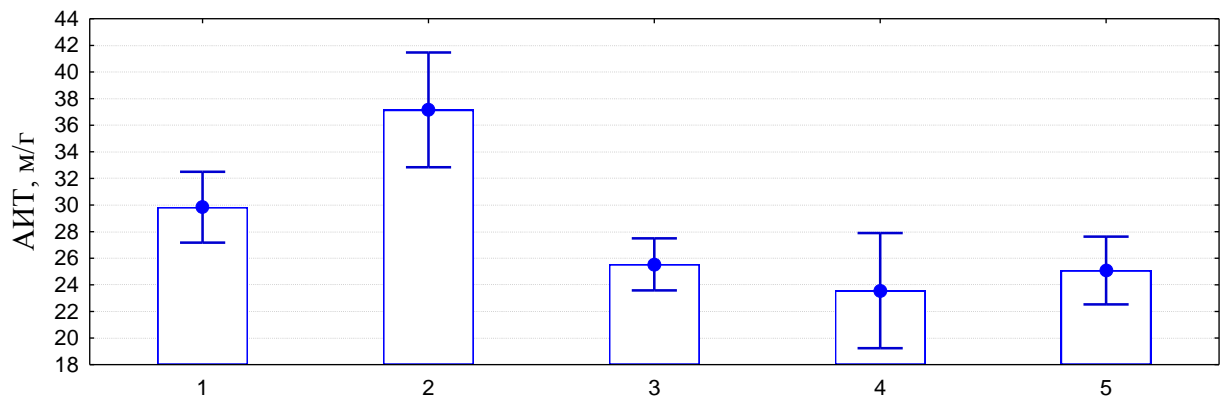


Рис. 39. АИТ у растений *Hedysarum gmelinii* из различных типов лесостепи. По оси ординат – средние значения признака (мг/г сухого веса) с 95% доверительным интервалом. 1–5 – обозначения типов лесостепи; в скобках даны средние значения АИТ (мг/г сухого веса): 1 – предгорная (28.3 мг/г); 2 – низкогорная умеренно-теплая (36.9 мг/г); 3 – среднегорная умеренно-теплая (25.5 мг/г); 4 – среднегорная умеренно-холодная (23.6 мг/г); 5 – высокогорная холодная (25.1 мг/г).

Уровень значимых умеренных взаимосвязей находится в интервале значений от $r \geq 0.14$ (95 %) и выше при числе измерений $n > 200$ (Зайцев, 1984). Достоверные слабые отрицательные корреляции отмечены между значениями АИТ и шестью морфологическими признаками. Это длина побегов, ширина листочков, длина соцветий и число сформированных цветков, число листьев и соотношение числа генеративных и вегетативных побегов в растениях. Положительная связь с АИТ отмечена только у числа метамеров осевого генеративного побега. Исходя из этих данных, можно заключить, что более низкие значения АИТ отмечены у растений *H. gmelinii* с более длинными побегами, широкими листочками, небольшим числом метамеров в побегах, более длинными соцветиями и большим числом сформированных цветков в соцветиях, большим числом листьев и большим соотношением числа генеративных и вегетативных побегов в особях (уровень значимости 95 %). Это соответствует габитусу растений в условиях достаточно увлажненных местообитаний. Например, минимальными значениями АИТ характеризуются листья у растений ЦП №№ 2a_00 и 2b_00. Они приурочены к среднегорной

умеренно-теплой лесостепи и росли на склонах юго-западной экспозиции в разнотравно-злаковой и разнотравно-чирковой степях (РА, террасы р. Шавла, приложение 1).

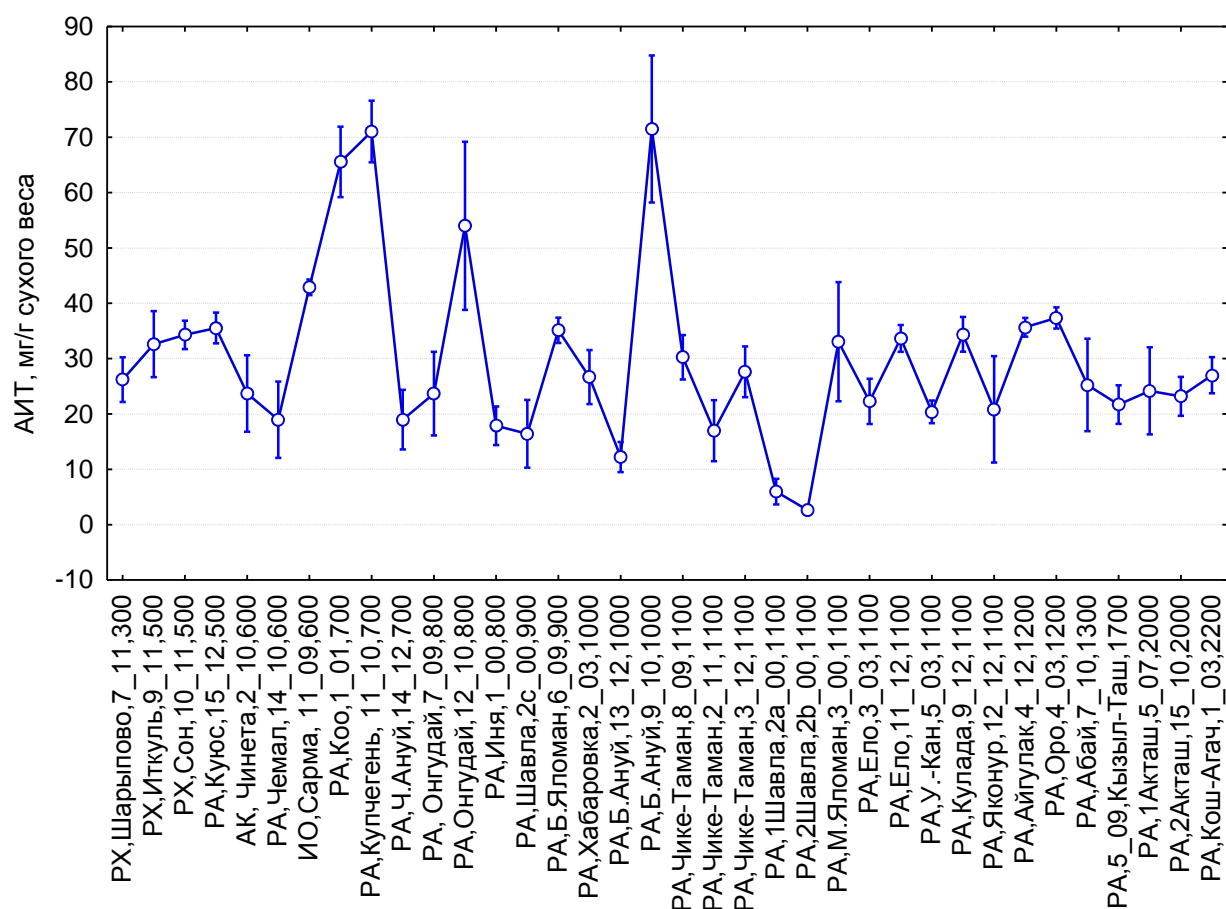
Имеет значение и вероятность уменьшения значений АИТ у растений данного вида к фазе плодоношения, что отмечено, например, у некоторых видов бобовых растений в условиях культуры (см. главу 3). У растений *H. gmelinii* отмечается удлинение соцветий при отцветании, поэтому уменьшение значений АИТ у определенной части растений с более длинными соцветиями и большим числом сформированных цветков представляется естественным процессом, так как у растений этого вида вероятно уменьшение значений АИТ в листьях в процессе сезонного развития от фазы массового цветения к фазе плодоношения.

Соответственно, более высокие значения АИТ отмечены у растений *H. gmelinii* с короткими побегами, большим числом метамеров, узкими листочками, короткими соцветиями с небольшим числом сформированных цветков, небольшой облиственностью и невысокой долей генеративных побегов в растениях. Особи с подобным габитусом приурочены к местообитаниям с наличием выпаса, либо деградированным, или с повышенной сухостью субстрата (№№ 1_01, 9_10, 11_10; приложение 1).

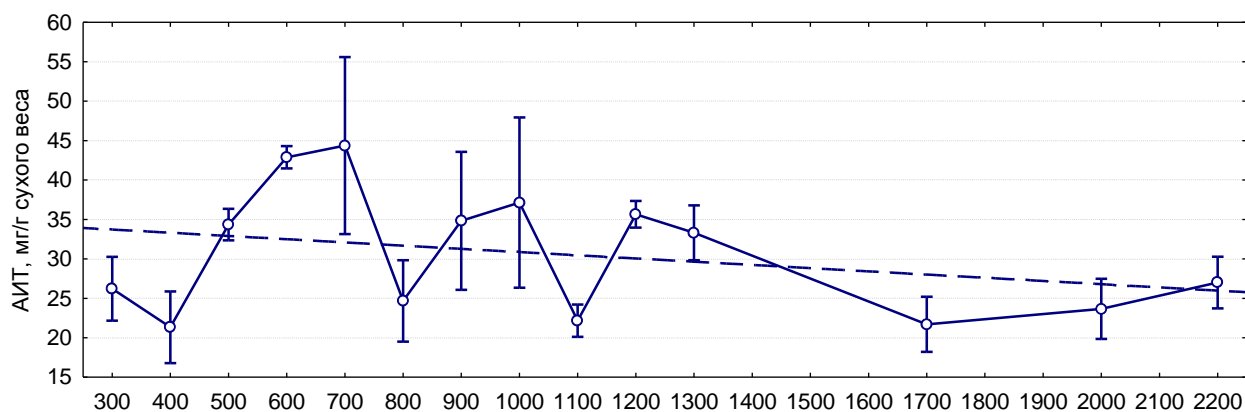
С целью установления возможных отличий в значениях АИТ у здоровых и зараженных растений, нами в 2011 году проведены исследования поврежденных тлей растений зрелого онтогенетического состояния *H. gmelinii* в ЦП № 3_11 (приложение 1). Исследована АИТ у 10 здоровых и 10 пораженных зрелых генеративных цветущих особей, произраставших в пределах одного и того же местообитания. Анализ показал отсутствие статистически достоверной разницы значений АИТ в этих группах у особей *H. gmelinii* (у здоровых особей АИТ составила 26.4 ± 2.4 мг/г; $C_v = 28.6\%$; у поврежденных – 25.9 ± 3.2 мг/г, $C_v = 38.6\%$).

Дисперсионный анализ показал, что значения АИТ в исследованных растениях 36 ЦП *H. gmelinii* достоверно зависят от фактора приуроченности растений к определенной высоте над уровнем моря. Это влияние по принятой нами градации небольшое и составляет 18% ($P = 0.99$) (см. табл. 10). Так, высокие средние значения признака зафиксированы в выборках из ЦП №№ 1_01, 11_09, 9_10, 11_10 и 12_10 (рис. 40 А). Представители этих ЦП произрастали на высоте до 1200 м н. ур. м. в низко – и среднегорной умеренно-теплой лесостепи. Эти местообитания характеризуются рядом особенностей. Листья особей ЦП № 1_01 в значительной степени повреждены, вероятно, личинками долгоносика, о чем свидетельствовал характерный край листовой пластинки. Растения ЦП № 11_09 росли на заболоченном лугу на побережье оз. Байкал. Растения ЦП №№ 9_10, 11_10 и 12_10 изучены в местах проведения регулярного выпаса (РА, окр. сел Белый Ануй, Купчегень и Онгудай). Влияние фактора выпаса или повреждения растений вредителями на значения АИТ в листьях растений требует проведения отдельных исследований, так как при этом имеет значение множество дополнительных условий – интервал между повреждениями, уровень азотного баланса в почве и другие. Анализ показал наличие некоторой тенденции изменения значений АИТ при увеличении абсолютной высоты, что выражается в невысокой (недостоверной) регрессии ($R^2 = 0.01$) (рис. 40 Б).

Очевидно, изменчивость значений АИТ у растений данного вида зависит от нескольких факторов среды, при этом комплекс климатических условий на разной абсолютной высоте не является основным фактором, влияющим на изменчивость признака. Коэффициент линейной регрессии значений АИТ у выборок растений 36 ЦП *H. gmelinii* близок по значению к аналогичным показателям, отмеченным у признаков числа метамеров и соцветий на осевых генеративных побегах (см. табл. 10).



А



Б

Рис. 40. Значения АИТ в листьях у растений *Hedysarum gmelinii* А) в различных эколого-географических условиях; по оси ординат – значения АИТ (мг/г сухого веса) с 95% доверительным интервалом; по оси абсцисс – местонахождение, номер ЦП и абсолютная высота (м) (через запятую); Б) регрессия средних значений признака на разной высоте над уровнем моря. По оси ординат – значения признака с 95% доверительным интервалом; по оси абсцисс – высота н. ур. м. (м).

В целом, исследования показали, что варьирование значений АИТ в листьях у растений *H. gmelinii* высокое, связь с морфологическими признаками и линейная регрессия признака по отношению к абсолютной высоте недостоверны (см. табл. 10). Таким образом, изменчивость значений данного признака можно охарактеризовать как экологическую, определяющуюся исключительно воздействием внешних условий. Изменения данного биохимического и большинства изученных морфологических признаков у растений *H. gmelinii* являются экологическими индикаторами изменчивости и их изменения зависят даже от относительно слабых внешних воздействий (Ростова, 2002).

Выводы. Таким образом, растения *H. gmelinii* изучены нами в пределах двух типов и пяти подтипов лесостепи в Алтайском Крае, Республиках Алтай и Хакасия, и Иркутской области на высотах 300–2200 м н. ур. м., что свидетельствует о его широком высотном диапазоне. Приспособительные особенности к повышению абсолютной высоты у растений *H. gmelinii* проявляются, главным образом, в укорочении надземной части осевых генеративных побегов, обусловленной угнетением интеркалярного роста меристем у метамеров.

Известно, что растения с высокой морфологической пластичностью в зависимости от типа местообитания, способны менять тип пространственной стратегии или жизненную форму (Волков, 2001). У растений *H. gmelinii* морфоструктура генеративных осевых побегов и их биохимический статус при увеличении абсолютной высоты произрастания в горах не претерпевают существенной трансформации. Небольшое увеличение числа вегетативных побегов в растениях при подъеме в горы, выполняет, вероятно, резервную функцию. Выявленные изменения генеративной части побегов представляют собой комплекс морфологических приспособлений к воздействию на растения *H. gmelinii* биотических и абиотических факторов, что, наряду с биохимическими изменениями и другими адаптивными особенностями,

обеспечивает виду сохранение определенной ценотической роли и репродуктивного потенциала. Таким образом, обнаружено следующее.

1. Большинство особей в выборках из изученных ЦП характеризуются средними и высокими значениями АИТ, превышающими 20 мг/г сухого веса. Значения АИТ у изученных представителей *H. gmelinii* различаются более чем в 100 раз. Средние межпопуляционные значения признака в выборках из ЦП отличаются более чем в 20 раз.
2. Наличие внутривидовой и внутривидовой изменчивости в выборках у растений *H. gmelinii* позволяет отобрать формы из природных популяций, АИТ которых различается в десятки раз.
3. В среднем, значения АИТ у растений *H. gmelinii* выше в условиях степного пояса растительности и ниже в лесостепном поясе.
4. Достоверно более высокие средние значения АИТ отмечены у растений *H. gmelinii* в условиях низкогорной умеренно-теплой лесостепи.
5. Несколько более высокие значения АИТ отмечены у растений *H. gmelinii* с короткими побегами, большим числом метамеров, узкими листочками, короткими соцветиями с небольшим числом сформированных цветков, небольшой облиственностью и невысокой долей генеративных побегов в растениях. Особи с подобным габитусом приурочены к местообитаниям с наличием выпаса, либо деградированным, или с повышенной сухостью субстрата.
6. У *H. gmelinii* отмечено наличие небольшой тенденции к уменьшению значений АИТ у растений при подъеме в горы. Однако отсутствие достоверной регрессии значений позволяет заключить, что на изменение трипсинингибирующей активности у растений этого вида влияют в основном, экологические условия в локальных местообитаниях. Этот признак является экологическим индикатором. Его изменения не связаны с системной изменчивостью растений, и отражают, в основном, воздействие внешних условий.

4.2. Характеристика морфологических признаков и АИТ у растений *Hedysarum austrosibiricum* В. Fedtsch. в разных эколого-географических условиях гор Южной Сибири

Hedysarum austrosibiricum В. Fedtsch. изучен в Республике Алтай (рис. 41), где был исследован онтогенез и некоторые биохимические особенности растений вида в различных микроэкологических условиях (Карнаухова, Сыева, 2002). Авторами выявлено, что изменчивость биоморфологических показателей в значительной степени зависит от различных микроэкологических условий, в основном, отличающихся степенью увлажненности субстрата. Исследовано содержание белка (сырого протеина), его аминокислотный состав, содержание витаминов и вторичных метаболитов в надземной части растений (Сыева и др., 2008). Авторами установлено, что наибольшее количество сырого протеина обнаружено у растений, произраставших на влажных альпийских лугах на высоте 2100–2300 м н. ур. м., наименьшее – у растений вида на альпийском лугу с выходом скал на границе лесного пояса (1900 м н. ур. м.) и на субальпийском лугу на берегу реки. Более высокими значениями диаметра каудекса также отличались растения из сырых альпийских и субальпийских лугов, наименьшими – из более сухих местообитаний (Сыева и др., 2008).

По данным Г.В. Кузнецовой (1970), у растений *H. austrosibiricum* рост и развитие почек возобновления весной начинается в период отрастания, что способствует более раннему развитию и прохождению всех фаз сезонного развития в кратчайшие сроки. Образование почек продолжается до осени, чем и объясняется разнокачественность их внутреннего состояния и размеров. Почки возобновления у вида закрытого типа, вследствие чего для растений характерно развитие одной генерации листьев, весенне–летней. Тем не менее, у растений этого вида отмечено самое полное и качественно однородное состояние внутрпочечных генеративных органов, в результате чего

отмечается наиболее сокращенное по срокам и дружное цветение растений, а также период созревания семян (Кузнецова, 1970). Г.В. Кузнецова и Р.Я Пленник (1975) характеризуют данный вид как экологически консервативный и наиболее специализированный к определенным местообитаниям.

Изменчивость морфологических признаков у растений

Hedysarum austrosibiricum

Исследование изменчивости морфологических признаков *Hedysarum austrosibiricum* было проведено нами в 2009–2013 гг. на перепаде высот 1100 м. Общий вид растений показан на рис. 41 (А, Б). Изучены растения 9 ЦП вида на разных абсолютных высотах. В РХ растения были приурочены к горно-таежному поясу (1200–1300 м н. ур. м.), в РА – к горно-степному поясу (1900–2300 м н. ур. м.) (Седельников, 1988). В РА на высоте 1900 м н. ур. м. нами изучены около 30% ЦП растений вида (приложение 4). По литературными данным, онтогенез и некоторые биохимические особенности в различных микроэкологических условиях у большей части растений вида изучены на близких высотах (2000 м н. ур. м.) (Сыева и др., 2008).

Значения морфологических признаков и АИТ у растений эндемичного вида *H. austrosibiricum* изменяются в широких пределах. Значения признаков со средним варьированием (ширина соцветий, число листьев) отличаются в 2.7 раза. У высоко варьирующих признаков (длины побегов, размеров листочков, диаметра надземной части, числа метамеров, соцветий, числа цветков), кратность различий составляет 3.1–5.0 раз. Признаки с очень высоким варьированием различаются в 7.6–18.7 раза (табл. 12).



А



Б

Рис. 41. *Hedysarum austrosibiricum* в РА: А – общий вид растения; Б – соцветие.

Таким образом, несмотря на приуроченность к достаточно узкому экологическому ареалу, амплитуда морфологических признаков растений данного вида достаточно широка (приложение 5).

Таблица 12

Значения морфологических признаков и АИТ у растений *Hedysarum austrosibiricum*

| Признаки | n | M | m | Cv, % | min | max |
|------------------------------------|-----|------|------|--------|------|------|
| Длина осевых побегов, см | 128 | 33.8 | 0.8 | 26.0 | 19.5 | 65.0 |
| Диаметр каудекса, см | 66 | 6.5 | 0.2 | 26.7 | 3.5 | 11.0 |
| Длина листочков, см | 127 | 1.77 | 0.05 | 29.00 | 0.80 | 4.90 |
| Ширина листочков, см | 127 | 0.73 | 0.02 | 29.72 | 0.40 | 1.80 |
| Длина соцветий, см | 127 | 6.8 | 0.3 | 45.8 | 2.3 | 17.5 |
| Ширина соцветий, см | 126 | 3.1 | 0.1 | 19.3 | 1.7 | 4.6 |
| Число метамеров осевых побегов | 127 | 4.2 | 0.1 | 22.8 | 2.0 | 7.0 |
| Число порядков ветвления | 127 | 0.37 | 0.04 | 131.98 | 0.00 | 1.00 |
| Число боковых побегов | 127 | 0.5 | 0.1 | 155.7 | 0.0 | 4.0 |
| Число листьев на осевых побегах | 127 | 5.4 | 0.1 | 17.4 | 3.0 | 8.0 |
| Число побегов вегетативных у особи | 66 | 1.7 | 0.2 | 106.2 | 0.0 | 8.0 |
| Число побегов генеративных у особи | 66 | 7.0 | 0.4 | 48.2 | 2.0 | 20.0 |
| Число соцветий на осевом побеге | 127 | 1.6 | 0.1 | 37.4 | 1.0 | 3.0 |
| Число цветков в соцветиях | 113 | 25.1 | 0.8 | 35.1 | 9.0 | 45.0 |
| Соотношение побегов особи* | 66 | 4.7 | 0.4 | 62.0 | 0.8 | 14.0 |
| АИТ, мг/г сухого веса | 115 | 24.7 | 1.0 | 38.1 | 3.2 | 48.8 |

Примечание: * – соотношение числа генеративных и вегетативных побегов у особи

Изменчивость морфологических признаков у растений *H. austrosibiricum* взаимосвязана в различной степени. Обнаружено 18 пар признаков, коррелирующих в умеренной степени (табл. 13). Длина побегов положительно связана с размером листочков, числом метамеров, листьев на побегах, числом сформированных соцветий и цветков. Диаметр каудекса в умеренной степени 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 большим, в среднем, количеством генеративных побегов. На побегах с более высоким числом метамеров формируется, в среднем, больше листьев и соцветий. У особей с более высоким числом генеративных побегов

Таблица 13

Корреляции морфологических признаков и АИТ у растений *Hedysarum austrosibiricum* (n=66–130)

| Признаки | D | Ll | Wl | Li. | Wi | Nm | Nob | Nls | Nl | Nv | Ng | Ni | Nfl | Rs | ТИА |
|----------|------|-------|-------|------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| Ls | 0.22 | 0.45 | 0.36 | 0.56 | -0.04 | 0.37 | -0.17 | -0.03 | 0.38 | -0.02 | 0.25 | 0.40 | 0.31 | 0.23 | -0.28 |
| D | | -0.09 | -0.06 | 0.44 | -0.25 | -0.01 | 0.14 | 0.08 | 0.05 | 0.41 | 0.42 | -0.06 | 0.24 | -0.01 | 0.05 |
| Ll | | | 0.53 | 0.05 | 0.10 | 0.27 | -0.01 | 0.02 | 0.10 | -0.16 | -0.27 | 0.30 | 0.00 | -0.03 | -0.27 |
| Wl | | | | 0.00 | 0.19 | 0.09 | -0.08 | -0.06 | -0.05 | -0.07 | -0.20 | 0.23 | 0.02 | -0.12 | -0.24 |
| Li | | | | | -0.17 | 0.12 | 0.20 | 0.27 | 0.33 | 0.25 | 0.41 | 0.11 | 0.25 | 0.10 | 0.00 |
| Wi | | | | | | -0.18 | -0.11 | -0.14 | -0.11 | -0.08 | -0.34 | -0.24 | 0.08 | -0.18 | -0.11 |
| Nm | | | | | | | 0.24 | 0.21 | 0.35 | -0.08 | 0.05 | 0.48 | 0.14 | -0.01 | -0.13 |
| Nob | | | | | | | | 0.78 | 0.08 | 0.10 | -0.02 | -0.11 | -0.08 | -0.17 | 0.21 |
| Nls | | | | | | | | | 0.18 | 0.00 | 0.01 | -0.07 | 0.00 | -0.07 | 0.14 |
| Nl | | | | | | | | | | 0.19 | 0.30 | 0.22 | 0.23 | 0.09 | -0.16 |
| Nv | | | | | | | | | | | 0.34 | -0.11 | -0.02 | -0.56 | -0.01 |
| Ng | | | | | | | | | | | | -0.18 | 0.34 | 0.44 | -0.29 |
| Ni | | | | | | | | | | | | | 0.21 | 0.05 | -0.29 |
| Nfl | | | | | | | | | | | | | | 0.28 | -0.44 |
| Rs | | | | | | | | | | | | | | | -0.24 |

Обозначения: Ls – длина побегов; D – диаметр каудекса; Ll – длина листочков; Wl – ширина листочков; Li – длина соцветий; Wi – ширина соцветий; Nm – число метамеров; Nob – число порядков ветвления; Nls – число побегов обогащения; Nl – число листьев; Nv – число побегов вегетативных; Ng – число побегов генеративных; Rs – соотношение числа генеративных и вегетативных побегов; Ni – число соцветий на побегах; Nfl – число цветков в соцветиях; ТИА – АИТ.

формируется больше вегетативных побегов, выше облиственность и, в среднем, больше число цветков в соцветиях.

В значительной степени положительно взаимосвязаны размеры листовой пластинки у листочков сложного листа. В очень сильной степени связаны параметры числа порядков ветвления и побегов обогащения на осевых побегах (см. табл. 13).

Дисперсионный анализ показал, что изменчивость всех исследованных морфологических признаков *H. austrosibiricum* достоверно подвержена влиянию фактора повышения высоты над уровнем моря. Около половины изученных признаков в небольшой степени зависели от приуроченности растений к разным абсолютным высотам. Это изменчивость размеров листочков, числа побегов обогащения и порядков ветвления, числа вегетативных побегов в особях, соцветий на побегах и соотношения числа генеративных и вегетативных побегов (табл. 14).

В средней степени от увеличения абсолютной высоты в горах зависит изменчивость длины побегов, диаметра надземной части растений, числа листьев, метамеров, генеративных побегов, цветков в соцветиях, ширины соцветий у растений *H. austrosibiricum*. Высокое влияние фактор увеличения высоты над уровнем моря оказывает на изменчивость длины соцветий.

Нами выявлено наличие тенденции изменения 5 морфологических признаков у растений *H. austrosibiricum* при увеличении абсолютной высоты произрастания в горах, проявляющееся в наличии достоверной регрессии (см. табл. 14). Это отмечено для числа соцветий, размера листочков, диаметра надземной части каудекса и числа генеративных побегов (рис. 42, А-Г). При увеличении высоты н. ур. м. у растений *H. austrosibiricum* наблюдается достоверная тенденция уменьшения числа соцветий на побегах (рис. 42 А, Б), размеров листочков сложного листа (рис. 42 В). При этом выявлено увеличение числа генеративных побегов, что отражается на размере надземной части каудекса растений, диаметр которого при этом увеличивается (рис. 42 Г).

Таблица 14

Влияние фактора абсолютной высоты (h, %) на изменчивость морфологических признаков и АИТ и распределение по индикаторным группам у растений *Hedysarum austrosibiricum*

($P=0.99$); Rch^2 – коэффициент детерминации; № – номер группы;

R^2 – коэффициент линейной регрессии.

| Признаки | h, % | Rch^2 | № группы | R^2 |
|---------------------------------|------|---------|----------|-------------|
| Длина побега | 49.6 | 0.10 | I | 0.05 |
| Диаметр каудекса | 27.7 | 0.04 | IV | 0.21 |
| Длина листочка | 20.8 | 0.07 | IV | 0.20 |
| Ширина листочка | 24.2 | 0.05 | IV | 0.11 |
| Длина соцветия | 55.6 | 0.10 | I | 0.06 |
| Ширина соцветия | 34.4 | 0.02 | III | 0.02 |
| Число листьев на побеге | 27.1 | 0.07 | III | -** |
| Число метамеров на побеге | 38.5 | 0.05 | I | 0.06 |
| Число побегов обогащения | 13.1 | 0.06 | IV | - |
| Число порядков ветвления пробег | 16.6 | 0.06 | IV | 0.02 |
| Число генеративных побегов | 36.6 | 0.10 | I | 0.14 |
| Число вегетативных побегов | 13.1 | 0.09 | IV | 0.08 |
| Число соцветий на побеге | 22.4 | 0.06 | IV | 0.13 |
| Число цветков в соцветии | 28.2 | 0.04 | IV | 0.06 |
| Соотношение побегов* | 7.9 | 0.02 | IV | - |
| АИТ, мг/г сухого веса | 66.5 | 0.04 | IV | - |

Примечания: * – соотношение числа генеративных и вегетативных побегов у особи; ** знаком «-» обозначено отсутствие регрессии; жирным шрифтом отмечены пластичные признаки.

Для значений трех морфологических признаков у *H. austrosibiricum* не выявлено регрессии по отношению к увеличению абсолютной высоты произрастания. Это число листьев и побегов обогащения, а также соотношение числа генеративных и вегетативных побегов в особях. Эти признаки непластичны, но характеризуются высокой изменчивостью, что показано в приложении 6 (рис. П6а-П6в). Очевидно, изменчивость этих структур побегов у растений *H. austrosibiricum* является приспособительной к микроэкологическим условиям в локальных местообитаниях.

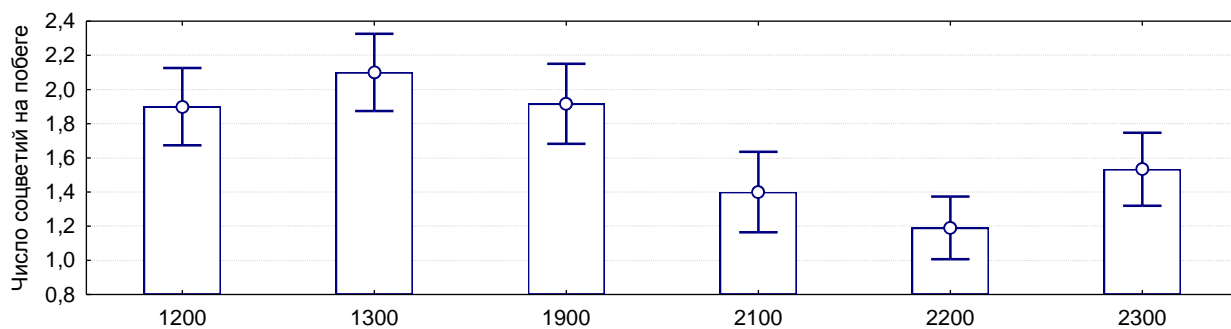
Другие изученные морфологические признаки у растений вида характеризуются наличием недостоверной регрессии по градиенту данного фактора (приложение 6, рис. П6г-П6з).

Таким образом, у растений *H. austrosibiricum* отмечена определенная морфоструктурная трансформация осевых побегов и каудекса при увеличении высоты произрастания. Выявлено сохранение ростовых характеристик генеративных побегов при увеличении абсолютной высоты произрастания. Уменьшение числа соцветий на побегах сопровождается увеличением числа генеративных побегов у особей. Выявлено, что в условиях высокогорий потенциал растений эндемичного вида *H. austrosibiricum*, как показали исследования, реализуется посредством дифференциации большего числа генеративных побегов особи и формирования большей по диаметру зоны возобновления. Число цветков в соцветиях увеличивается незначительно (приложение 6, рис. Пбж).

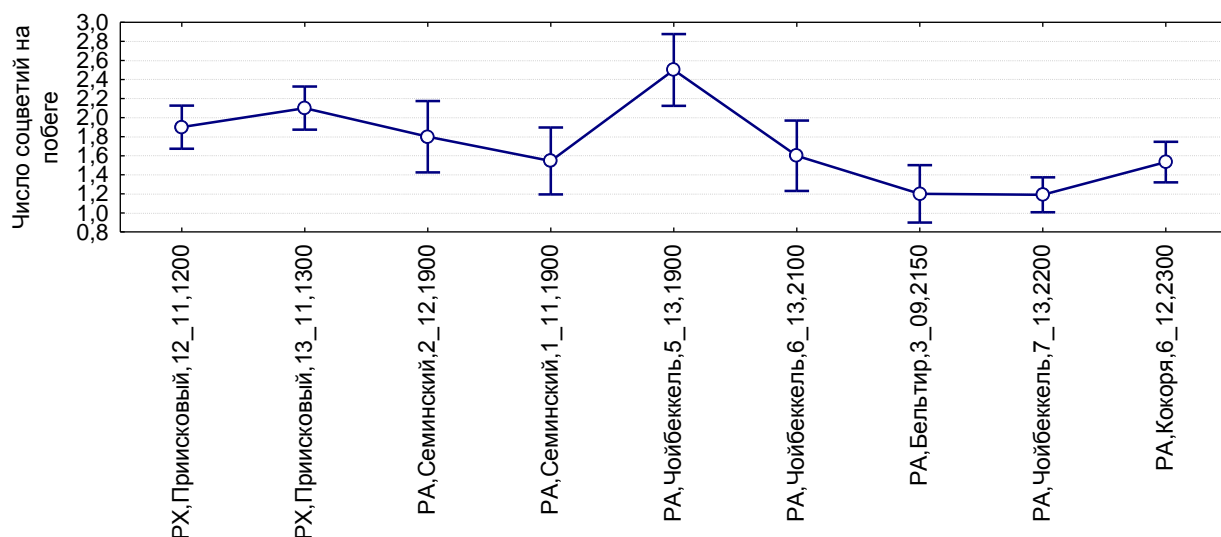
По характеру варьирования и детерминированности изученные морфологические признаки у растений *H. austrosibiricum* мы относим к трем группам, по классификации Н.С. Ростовской (2002) (см. табл. 14):

1. К первой группе признаков – индикаторов системной адаптивной изменчивости, относятся 3 морфологических признака: длина побегов и соцветий, число генеративных побегов. Это общие размерные характеристики, которые в большой степени связаны друг с другом и их изменчивость у растений эндемичного вида *H. austrosibiricum* в зависимости от условий среды носит системный характер.
2. К третьей группе признаков, характеризующих, в основном, таксономическую изменчивость, относятся ширина соцветий и число листьев. Согласно литературным данным, у растений других изученных видов к данной группе относятся, как правило, такие признаки, как форма листьев или размерные характеристики генеративных органов.
3. К четвертой группе у растений данного вида относятся 10 морфологических признаков, изменчивость которых определяется, в основном, влиянием внешних факторов. Это диаметр каудекса, длина и ширина листочков, число метамеров, побегов обогащения и порядков ветвления, число соцветий и

цветков в соцветиях, вегетативных побегов в растениях и соотношение числа генеративных и вегетативных побегов. Признаки, относящиеся ко второй индикаторной группе, у *H. austrosibiricum* нами не обнаружены.

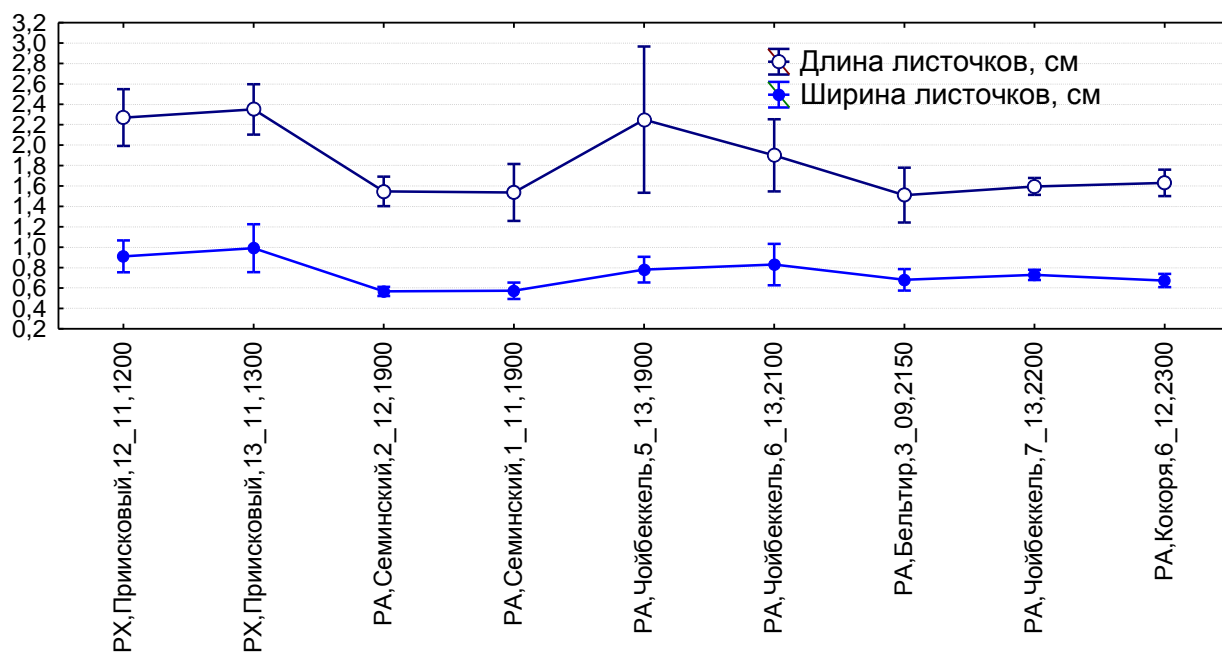


А

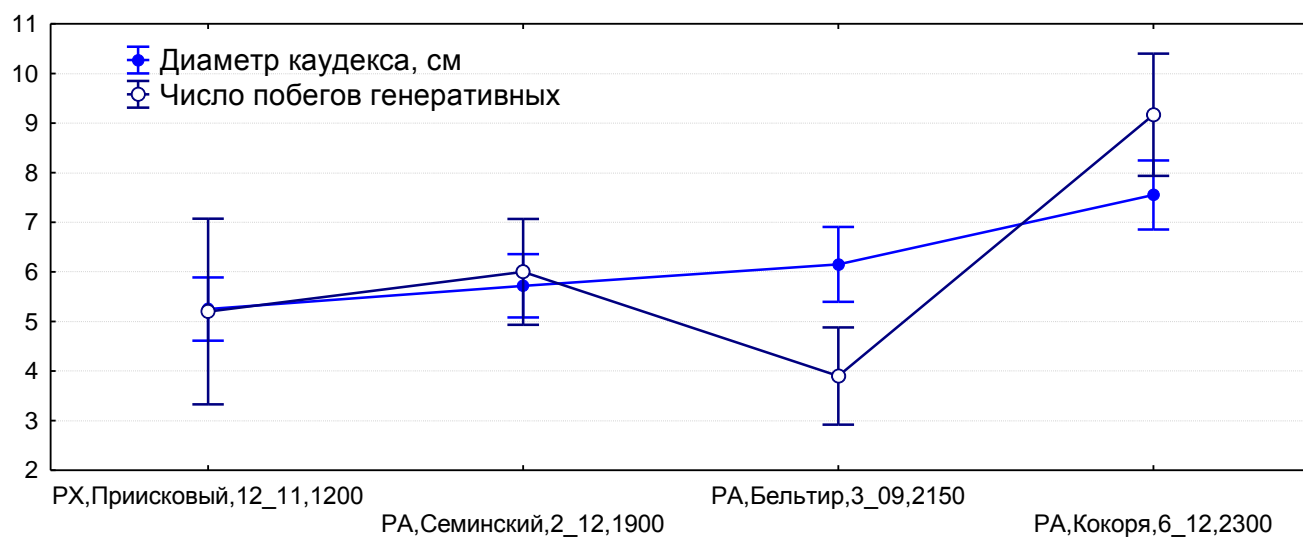


Б

Рис. 42. Изменение средних значений пластичных морфологических признаков у растений *Hedysarum austrosibiricum*: А) числа соцветий на побегах на разной абсолютной высоте; по оси ординат – значения признака с 95% доверительным интервалом; по оси абсцисс – абсолютная высота (м); Б) число соцветий в различных эколого-географических условиях; по оси ординат – значения признака с 95% доверительным интервалом; по оси абсцисс – обозначения ЦП: местонахождение, номер ЦП и высота н. ур. м. (м) (через запятую).



B



Г

Рис. 42 (продолжение). Изменение средних значений пластичных морфологических признаков у растений *Hedysarum austrosibiricum*: B) размер листочков сложного листа (см); Г) диаметр каудекса (см) и число генеративных побегов; по оси ординат – значения признака с 95% доверительным интервалом; по оси абсцисс – обозначения ЦП: местонахождение, номер ЦП и высота н. ур. м. (м) (через запятую).

АИТ в листьях у растений *H. austrosibiricum* в разных эколого-географических условиях

Как уже было отмечено, *H. austrosibiricum* – эндемичный для Сибири вид. АИТ в листьях нами изучена у растений 9 ЦП на высотах 1200–2300 м н. ур. м. Более ранние исследования показали, что в средних пробах листьев растений из 6 ЦП значения АИТ варьировали от 12.9 до 27.0 мг/г, т. е. кратность изменчивости средних значений составила величину 2.1 раза (Сыева и др., 2008). Нами показано, что средние значения АИТ в выборках растений из 9 ЦП вида отличаются в 4.8 раза.

Минимальными значениями АИТ характеризуются растения ЦП №№ 5_13, 6_13 и 7_13, приуроченные к высоте 1900–2200 м н. ур. м. и произрастающие на высокогорных альпийских лугах в пределах одного и того же макросклона с несколько различающимися микроэкологическими условиями (приложение 4). Ранее минимальное значение признака у средней пробы листьев растений *H. austrosibiricum*, равное 12.9 мг/г сухого веса, также обнаружено на альпийском высокогорном лугу со снежником, на высоте 2100 м н. ур. м. (Сыева и др., 2008). Растения этих трех ЦП (№№ 5_13, 6_13, 7_13) приурочены к одному макросклону, и значения АИТ не имеют достоверных отличий между собой (рис. 43).

Анализ показал, что значения АИТ у *H. austrosibiricum* распределились по трем группам сходства, в которые вошли растения с определенными значениями АИТ. Большинство растений, попавших в какую-либо группу сходства, приурочены к разной абсолютной высоте и произрастают в местообитаниях, достаточно удаленных друг от друга (приложение 4). В первую группу сходства попали растения из ЦП, у которых отмечены максимальные значения признака (№№ 3_09 и 1_11) (табл. 15), во вторую группу сходства – растения с минимальными значениями признака (№№ 5_13 и 7_13). Эта группа сходства составила исключение, так как сходство АИТ у этих двух выборок может объясняться их территориальной близостью и, как следствие, некоторой

генетической общностью, так как уже указывалось, что они расположены в пределах одного и того же макросклона.

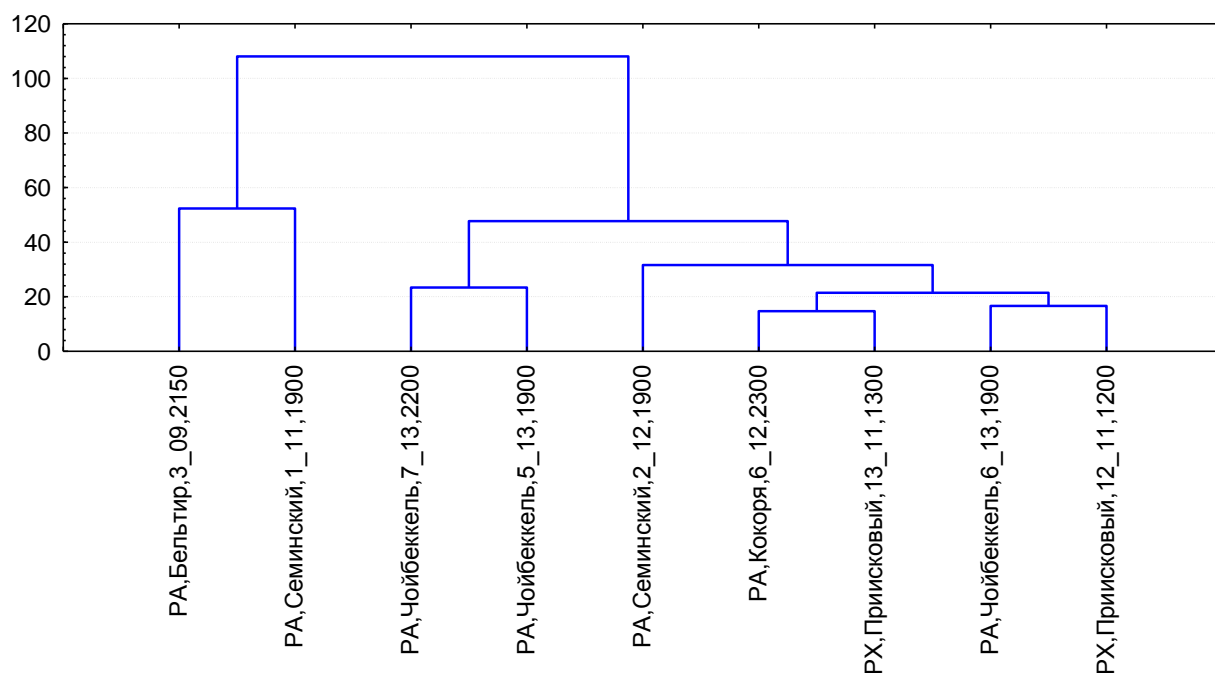


Рис. 43. Распределение значений АИТ (мг/г сухого веса) в ЦП у растений *Hedysarum austrosibiricum* в разных эколого-географических условиях.

В третью группу сходства попали ЦП, у растений которых выявлены средние значения АИТ и которые приурочены к различным местообитаниям в пределах РА и РХ. Исходя из этого, можно заключить, что данный метод не позволяет с достаточной определенностью судить о пластичности признака в различных эколого-географических условиях.

Максимальное среднее значение АИТ отмечено нами у растений *H. austrosibiricum* в ЦП № 3_09, приуроченной к сухому затененному склону северо-западной экспозиции в парковом лиственничном лесу (приложение 4). Это значение АИТ достоверно отличается от изученных у растений всех выборок ($P = 0.999$) и превышает ранее установленные граничные значения почти наполовину (Сыева и др., 2008).

Как показывает анализ частотного распределения значений признака, небольшое значение АИТ (≤ 20 мг/г сухого веса) отмечается у 52 % особей, т.е. у большей части изученных растений. Более высокие значения АИТ (20–40 мг/г сухого веса) выявлены у 40 % особей, а значения АИТ свыше 40 мг/г сухого веса отмечены у 7% изученных особей. Таким образом, обнаружено, что у большей части растений *H. austrosibiricum* преобладают невысокие значения АИТ, составляющие ≤ 20 мг/г сухого веса; а более высокие значения признака отмечены у меньшей части изученных растений вида (48%) (рис. 44).

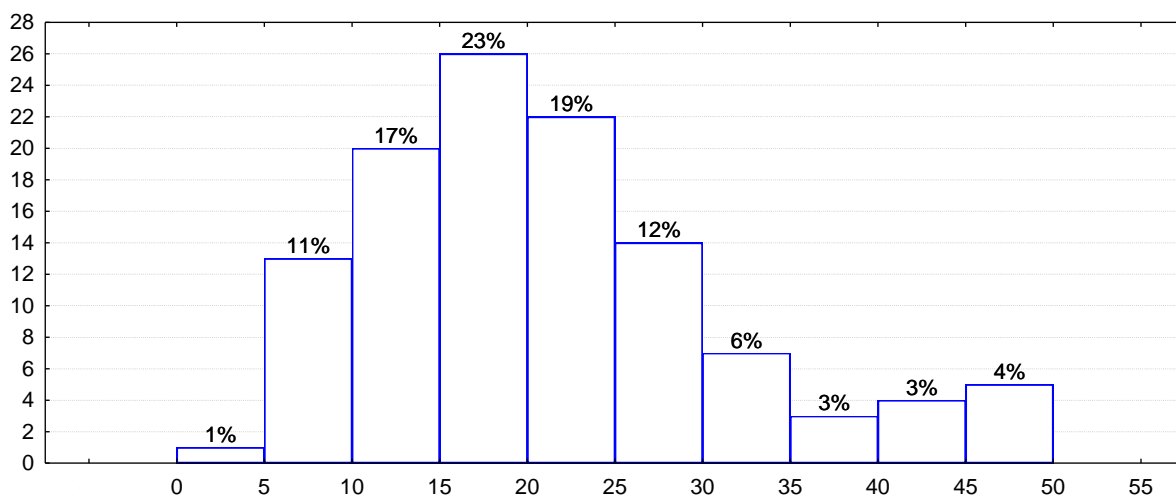


Рис. 44. Значения АИТ у растений *Hedysarum austrosibiricum*. По оси ординат – число изученных особей, по оси абсцисс – значения АИТ (мг/г сухого веса).

Варьирование значений признака у большинства растений в ЦП вида среднее, высокое и очень высокое. Очень высокое варьирование значений АИТ отмечено у представителей ЦП № 7_13 на влажном альпийском лугу в непосредственной близости от тающего снежника (приложение 4).

Крайние значения АИТ отличались у растений в данной ЦП в наибольшей степени, почти в 7 раз (см. табл. 15). Крайние значения признака по всей выборке составили величину 15.2 раза, что почти на порядок меньше кратности крайних значений признака у растений полиморфного вида *H. gmelinii*. Существует вероятность того, что относительно невысокая кратность значений

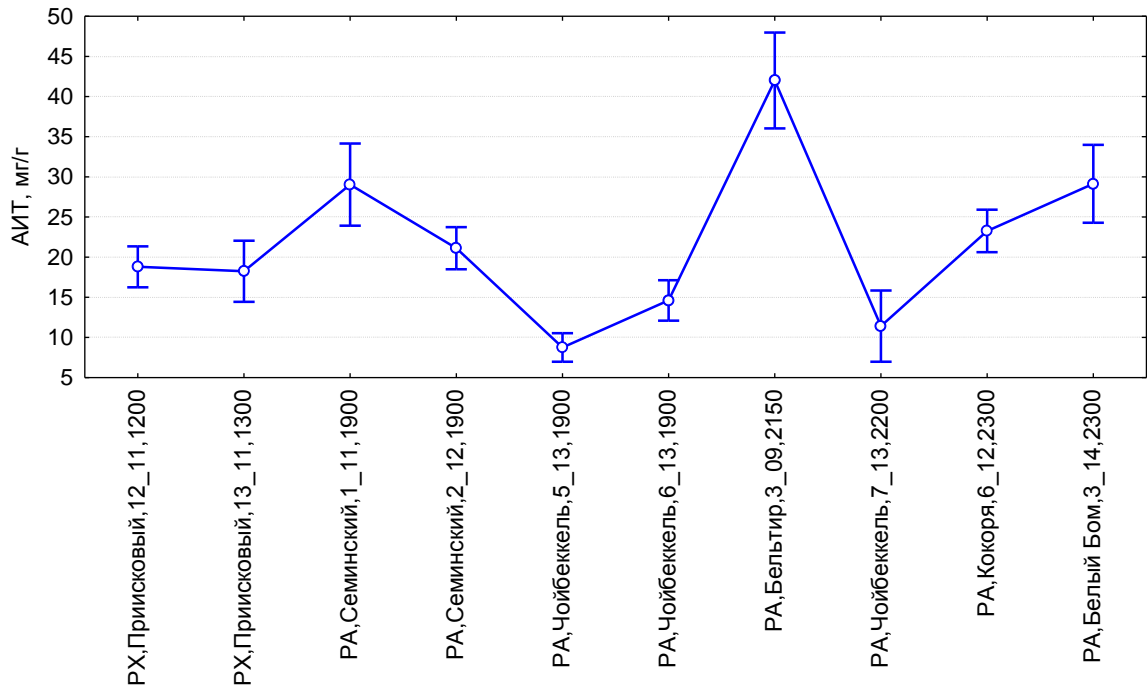
признака у *H. austrosibiricum* вызвана несколько меньшей экологической амплитудой растений данного вида по сравнению с *H. gmelinii*.

Таблица 15

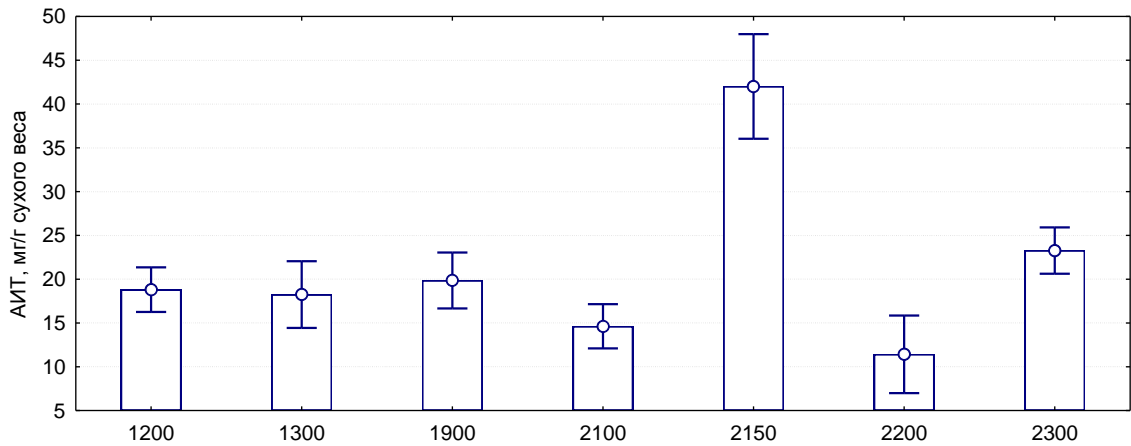
Значения АИТ (мг/г сухого веса) у растений *Hedysarum austrosibiricum*

| № п/п | Происхождение, абсолютная высота, № ЦП | n | M | m | Cv,% | min | max | max/min |
|-------|--|----|------|-----|------|------|------|---------|
| 1 | РХ, Приисковский, 1200, 12_11 | 10 | 18.8 | 1.1 | 18.9 | 13.0 | 24.2 | 1.9 |
| 2 | РХ, Приисковский, 1300, 13_11 | 10 | 18.3 | 1.7 | 29.2 | 9.3 | 26.1 | 2.8 |
| 3 | РА, Семинский, 1900, 1_11 | 10 | 29.1 | 2.3 | 24.6 | 20.5 | 40.9 | 1.9 |
| 4 | РА, Семинский, 1900, 2_12 | 10 | 21.9 | 1.8 | 25.6 | 12.6 | 30.6 | 2.4 |
| 5 | РА, Чойбеккель, 1900, 5_13 | 10 | 8.8 | 0.8 | 28.4 | 5.8 | 13.1 | 2.2 |
| 6 | РА, Чойбеккель, 2100, 6_13 | 10 | 14.6 | 1.1 | 24.1 | 9.5 | 19.1 | 2.0 |
| 7 | РА, Бельтир, 2150, 3_09 | 10 | 42.0 | 2.6 | 19.9 | 24.4 | 48.8 | 2.0 |
| 8 | РА, Чойбеккель, 2200, 7_13 | 10 | 11.4 | 1.9 | 54.2 | 3.2 | 22.2 | 6.9 |
| 9 | РА, Кокоря, 2300, 6_12 | 30 | 23.3 | 1.3 | 30.5 | 12.2 | 35.1 | 2.9 |

В результате проведения дисперсионного анализа нами показано, что влияние фактора высоты н. ур. м. на изменчивость значений АИТ достигает средних значений и составляет 48.7%, что значительно выше, чем отмечено у других исследованных нами видов бобовых растений. Тем не менее, с использованием данных регрессионного анализа выявлено, что, несмотря на достаточно высокое влияние этого фактора на изменчивость АИТ у растений данного вида, линейной регрессии значений АИТ на разной абсолютной высоте нами не обнаружено (рис. 45).



А



Б

Рис. 45. Изменение значений АИТ в листьях у растений *Hedysarum austrosibiricum* А) в различных эколого-географических условиях; по оси ординат – средние значения АИТ (мг/г сухого веса) с 95% доверительным интервалом; по оси абсцисс – местонахождение, номер ЦП и высота н. ур. м (м) (через запятую); Б) на разной высоте над уровнем моря; по оси абсцисс – средние значения АИТ (мг/г сухого веса) с 95% доверительным интервалом; по оси ординат – высота н. ур. м. (м).

Зависимость АИТ от произрастания растений *H. austrosibiricum* на разной абсолютной высоте высоты не монотонна. На изменчивость признака в большей

степени оказывают влияние микроэкологические условия, что подтверждается дисперсионным анализом, в котором в качестве основного фактора выступают условия в конкретных местообитаниях (степень влияния фактора 66.5 %).

При рассмотрении габитуальных особенностей растений, характеризующихся крайними значениями АИТ, можно отметить следующее. Растения ЦП № 3_09 с высокими и максимальными из всех изученных средними значениями АИТ в листьях (42.0 мг/г) приурочены к затененному и достаточно сухому местообитанию. Растения ЦП № 5_13 с минимальными средними значениями АИТ в листьях (8.8 мг/г), приурочены к местообитанию с достаточным увлажнением (приложение 4). Изученные растения ЦП № 3_09 имеют ряд достоверных отличий от растений ЦП № 5_13. Так, растения ЦП № 3_09 с максимальной АИТ достоверно более низкорослые, в их побегах отмечено формирование минимального числа метамеров и соцветий, а также достоверно меньшее число цветков ($P = 0.99$) (приложение 5).

Таким образом, у растений *H. austrosibiricum* с крайними значениями АИТ в листьях выявлены некоторые признаки, характеризующие их морфологические различия: это длина побегов, число метамеров, соцветий на побегах и число цветков в них. Растения из популяции с высокими значениями АИТ (№ 3_09) – низкорослые, с небольшим числом метамеров, соцветий на побегах и сформированных цветков по сравнению со значениями этих же признаков у растений из ЦП № 5_13, с более высокими значениями данных признаков (приложение 5).

У растений *H. austrosibiricum* обнаружена достоверная связь некоторых морфологических признаков и АИТ ($n = 115$; $r \geq 0.18$) (см. табл. 13). Корреляционная зависимость характеризуется умеренным уровнем ($P=0.95-0.99$) (Зайцев, 1984). Согласно полученным результатам, достоверно более высокие значения АИТ в листьях *H. austrosibiricum* наблюдаются у растений с невысокими разветвленными побегами, мелкими листочками, небольшим числом сформированных соцветий и цветков в них, и небольшим числом

генеративных побегов. Соответственно, растения, имеющие более развитые побеги с крупными листочками, с большим числом генеративных побегов, соцветий и сформированных цветков, характеризуются более низкими значениями АИТ в листьях. Это наблюдение согласуется с полученными данными величины изменчивости АИТ у растений *H. austrosibiricum* в различных эколого-географических условиях. Кроме того, соцветия у растений вида удлиняются при отцветании, и эта взаимосвязь может в определенной степени отражать сезонную динамику признака, при которой, как и у растений других видов рода в культуре (*H. alpinum*, *H. theinum*, и др.), значения АИТ могут понижаться в фазе плодоношения растений (см. главу 3).

Изучение варьирования и детерминированности активности ИТ в листьях растений эндемичного вида *H. austrosibiricum* позволяет отнести данный признак к четвертой группе признаков – экологических индикаторов, изменчивость которых определяется преимущественно влиянием внешних факторов (см. табл. 14). Как уже упоминалось, изменения таких признаков могут служить индикатором даже относительно слабых внешних воздействий, которые влияют на растения в различных эколого-географических условиях (Ростова, 2002). У *H. austrosibiricum* АИТ – это изменчивый признак, у которого не обнаружено пластичности по отношению к фактору абсолютной высоты, и его изменчивость вероятно, способствует адаптации растений к микроэкологическим условиям в пределах локальных местообитаний.

Выводы. При исследовании изменчивости морфологических признаков и АИТ обнаружены достоверные корреляции значений морфологических признаков и АИТ в листьях растений изученных видов *H. gmelinii* и *H. austrosibiricum*. Небольшой величиной АИТ в листьях характеризуются особи обоих изученных видов с относительно более развитыми генеративными органами. Это позволяет, в частности, предположить, что АИТ в листьях растений этих видов имеет тенденцию к понижению значений признака к фазе плодоношения растений. Высокой АИТ характеризуются представители

изученных видов рода с более короткими генеративными побегами и менее развитыми генеративными органами, что часто встречается у растений данных видов в деградированных местообитаниях с повышенной сухостью или с наличием выпаса.

Относительно небольшими значениями АИТ характеризуется треть изученных особей *H. gmelinii*, а у большинства представителей данного вида (69 %) в листьях у растений выявлены средние и высокие значения АИТ, превышающие 20 мг/г сухого веса. Высокое варьирование, отсутствие детерминации значений признака с морфологическими структурами побега и недостоверная регрессия значений на разной абсолютной высоте позволяет заключить, что АИТ у растений *H. gmelinii* – это экологический индикатор. Его изменения наблюдаются при воздействии на растения внешних условий, что способствует их адаптации, преимущественно, в различных микроэкологических условиях.

У растений *H. austrosibiricum* преобладают невысокие значения АИТ в листьях и также отмечена слабая детерминация с изученными морфологическими признаками. Регрессия значений АИТ у растений этого вида на разной абсолютной высоте нами не выявлена. Из этого можно заключить, что АИТ у растений данного вида – также непластичный признак, экологический индикатор, изменения которого связаны, преимущественно, с влиянием внешних условий. Изменение значений признака у данного вида, вероятно, также способствует адаптации растений к условиям среды в локальных местообитаниях.

Глава 5. ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ И АИТ У РАСТЕНИЙ РОДА *ASTRAGALUS*

Нами исследована изменчивость морфологических признаков и АИТ у растений двух видов рода *Astragalus* из двух секций: *A. austrosibiricus* Schischkin (секция *Onobrychium*) и *A. mongholicus sensulato* Bunge (секция *Cenantrum*).

5.1. Характеристика морфологических признаков и АИТ у растений *Astragalus austrosibiricus* Schischkin в разных эколого-географических условиях Южной Сибири

Впервые изучение морфологических адаптаций растений *Astragalus austrosibiricus* в природе начато Р.Я Пленник в пределах территории Юго-Восточного Алтая. Автором исследованы некоторые тенденции изменчивости *A. austrosibiricus* в пределах данного региона. Так, автор отмечает, что наибольшей высоты достигают побеги растений вида в Горном Алтае в оптимальных условиях по почвам и водному режиму. Кроме того, у видов со значительным широтным распространением, к которым относится *A. austrosibiricus*, отмечена тенденция увеличения количества побегов в растениях параллельно с уменьшением общей длины осевых побегов; обнаружено, что наибольшей изменчивостью характеризуются морфологические признаки у экологически пластичных видов, к которым автор относит изучаемый вид (Пленник, 1976).

В пределах Юго-Восточного Алтая *A. austrosibiricus* играет заметную фитоценотическую роль в сообществах, встречаясь в широком диапазоне экологических условий в довольно большом обилии, в основном, в лесостепных фитоценозах (Пленник, 1976) (рис. 46).



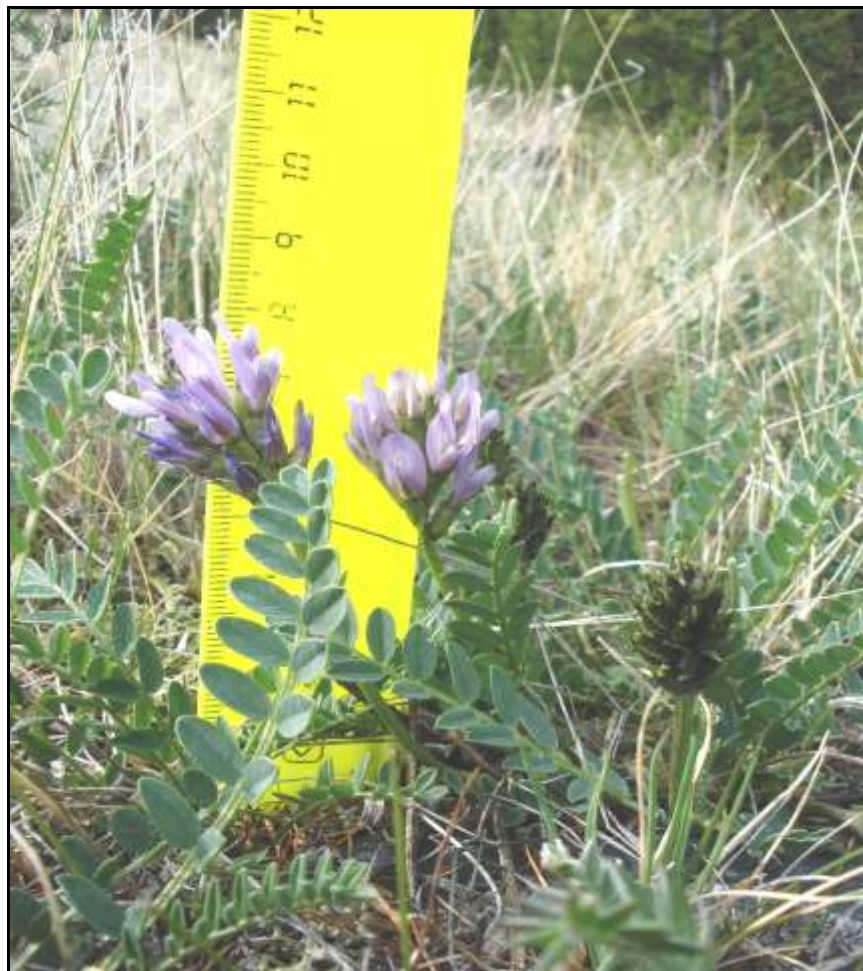
Рис. 46. *Astragalus austrosibiricus* в различных типах лесостепи Алтайского Края и Республики Алтай; а) предгорная лесостепь;



продолжение: рис. 46 б) *A. austrosibiricus* в низкогорной умеренно-теплой лесостепи;



продолжение: рис. 46 в) *A. austrosibiricus* в среднегорной умеренно–теплой лесостепи;



продолжение: рис. 46 г) *A. austrosibiricus* в высокогорной холодной лесостепи.

По данным Н.И. Макуниной (2012), на Алтае в остепненных лиственничных лесах, находящихся вблизи верхней границы их распространения, растения *Astragalus austrosibiricus* выступают в качестве одного из доминирующих видов.

При определении таксономической принадлежности растений *A. austrosibiricus* мы руководствовались наличием у особей большинства диагностических признаков, характеризующих определенный вид. Основными критериями являются следующие: приуроченность к определенной части ареала, цвет венчика, форма и размер прицветников, соотношение длины зубцов к длине чашечки и цвет волосков опушения чашечки. При сравнении диагнозов конкретных растений для отнесения растения к определенному виду допускалось наличие не более одного переходного признака. В целом, виды секции характеризуются незначительными отличиями количественных морфологических признаков, поэтому мы руководствовались, в основном, наличием у особей качественных морфологических отличий.

Изменчивость морфологических признаков у растений

Astragalus austrosibiricus

Согласно проведенным нами исследованиям, *A. austrosibiricus* относится к моноцентрической каудексообразующей жизненной форме. У генеративных растений формируются удлинённые орто– или плагиотропные побеги, в благоприятных условиях ветвящиеся. По данным Р.Я. Пленник (1976), *A. austrosibiricus* – в основном, полурозеточный вид, хотя встречаются его формы и с удлинёнными побегами. Нарастание побегов моноподиальное. Побеги обогащения образуются, как правило, в базальной части годовичного осевого побега. Система годовичного генеративного осевого побега также включает соцветия, представляющие собой брактеозную кисть, развивающиеся в апикальной части побега и закладывающиеся, как правило,

в пазухах верхних листьев (Жмудь, Нозирова, 2002; Жмудь, 2012). В неблагоприятных условиях побеги *A. austrosibiricus* не ветвятся. *A. austrosibiricus* – полиморфный вид; габитус растений в целом и морфологические особенности осевых побегов у представителей этого вида являются отражением экологических условий произрастания.

Ранее нами было проведено исследование изменчивости морфологических признаков и АИТ у растений на примере 8 ЦП *A. austrosibiricus* в Республике Алтай в 2001–2002 годах. Показано, что на габитуальные особенности растений оказывают влияние микроэкологические условия конкретных местообитаний. Выявлено, что растения разных ЦП вида достоверно отличаются рядом морфологических признаков в зависимости от приуроченности к разным эколого–географическим условиям. Например, крупными размерами характеризуются особи в степном поясе растительности, в пределах низкогорной умеренно–теплой лесостепи, растущие на увлажненном галечниковом субстрате на берегу реки (приложение 7). Минимальные размеры отмечены у растений в лесном поясе на высоте 1500 м н. ур. м. (Жмудь, Дорогина, 2005).

В дальнейшем, исследования морфологии *A. austrosibiricus* были расширены для определения адаптивных особенностей растений в разных эколого–географических условиях, для чего были привлечены представители вида из нескольких различных местообитаний, находящихся на разной абсолютной высоте. Изучение изменчивости морфологических признаков 19 ЦП вида проведено в 2001–2013 годах в РА. *A. austrosibiricus* изучен на опушках лиственничников, полянах елово–лиственничных лесов и редколесий, на обочинах дорог и на остепненных лугах, в каменистых и злаково–разнотравных степях, по каменистым и песчаным берегам рек. Таким образом, особи вида были исследованы в различных фитоценологических условиях на разной высоте над уровнем моря. В

настоящее время вид изучен в пределах широкого экологического ареала от предгорий Алтая (Алтайский Край) до высокогорных степей Горного Алтая (Республика Алтай) (приложение 7). Градиент высоты над уровнем моря, в пределах которого произрастали представители вида, составил около 2000 м. Согласно проведенным нами наблюдениям, *A. austrosibiricus* приурочен, в основном, к лесостепным участкам. Вид изучен в пределах практически всех типов лесостепи, выявленных в соответствии с классификацией Н.И. Макуниной (2011) – от предгорной до высокогорной холодной лесостепи, где играет заметную фитоценотическую роль. Морфоструктура генеративных побегов растений исследована нами в различных типах лесостепи: в предгорной лесостепи (200-400 м н.ур.м.) – 2 ЦП; в низкогорной умеренно-теплой лесостепи (400-800 м н.ур.м.) – 6 ЦП; в среднегорной умеренно-теплой (800-1200 м н.ур.м.) – 3 ЦП; в высокогорной холодной лесостепи – 2 ЦП. Существенная часть изученных выборок (из 9 ЦП) приурочена к умеренно-холодной среднегорной лесостепи, расположенной на высотах 1400–1800 м н. ур. м. (приложение 7).

В результате изучения изменчивости морфологических признаков у растений из 19 ЦП *A. austrosibiricus* в Республике Алтай и его предгорьях (Алтайском Крае) показано, что морфологические признаки варьируют в высокой и очень высокой степени (табл. 16). Отмечено высокое варьирование длины побегов, диаметра каудекса растений, размеров листочков и соцветий, число метамеров, листьев (в пределах 40%). Очень высокое варьирование отмечено у числа вегетативных и генеративных побегов в растениях, соцветий на осевых побегах, сформированных цветков, побегов обогашения и порядка ветвления осевых побегов. Побег обогашения у растений *A. austrosibiricus* развиваются только в благоприятных условиях, чем вероятно, и объясняется очень высокое варьирование их количества на осевых побегах растений в разных экологи-

географических условиях. Так, например, на годичных генеративных побегах особей в популяциях №№ 4_03 и 3_11 побеги обогащения не сформированы. Общим для этих местообитаний является затенение растений, в первом случае, пологом густого лиственничника, во втором – тенью склона северо-западной экспозиции (Жмудь, 2012).

Корреляционный анализ показал наличие взаимосвязи некоторых морфологических признаков у растений в выборках из 19 алтайских ЦП. Умеренной степенью корреляционной связи характеризуются 19 пар признаков, значительной – 4, очень сильной – 1 пара признаков (табл. 17). Умеренная положительная связь отмечена у длины побегов, соцветий, ширины листочков и облиственности.

Таблица 16

Значения морфологических признаков растений *Astragalus austrosibiricus* в Республике Алтай и Алтайском Крае (19 ЦП)

| Признаки | M±m | Cv,% | min | max |
|--------------------------------|-----------|--------|------|------|
| Длина осевого побега, см | 29.9±0.6 | 31.2 | 9.5 | 68.7 |
| Диаметр каудекса, см | 5.9±0.2 | 37.8 | 1.5 | 16.0 |
| Длина листочка, см | 1.68±0.04 | 34.60 | 0.60 | 4.00 |
| Ширина листочка, см | 0.53±0.01 | 28.80 | 0.20 | 1.10 |
| Длина соцветия, см | 4.1±0.1 | 31.6 | 1.2 | 7.8 |
| Ширина соцветия, см | 1.52±0.02 | 24.80 | 0.60 | 2.50 |
| Число метамеров | 2.82±0.06 | 31.20 | 1.00 | 6.00 |
| Число порядков ветвления | 0.32±0.03 | 151.80 | - | 2.00 |
| Число боковых побегов | 0.61±0.04 | 109.60 | - | 4.00 |
| Число листьев на осевом побеге | 3.7±0.1 | 28.3 | 1.0 | 8.0 |
| Число побегов вегетативных | 9.9±0.6 | 82.2 | - | 55.0 |
| Число побегов генеративных | 12.5±0.6 | 70.9 | 1.0 | 59.0 |
| Число соцветий на побеге | 1.8±0.1 | 40.4 | 1.0 | 4.0 |
| Число цветков в соцветии | 33.9±1.0 | 40.3 | 5.0 | 83.0 |
| Соотношение побегов* | 2.1±0.2 | 121.3 | 0.1 | 20.0 |
| АИТ, мг/г сухого веса | 1.63±0.06 | 66.10 | 0.20 | 5.68 |

*- соотношение числа генеративных и вегетативных побегов у особи; прочерк означает отсутствие значений

Также в умеренной степени формирование большего числа метамеров сопровождается развитием более длинных листочков на побегах, большим числом генеративных побегов, соцветий и сформированных в них цветков. В такой же степени число метамеров связано с числом побегов обогащения и облиственностью осевых побегов, а число вегетативных побегов в растениях данного вида увеличивается пропорционально уменьшению доли генеративных побегов.

В значительной степени ($r \geq 0.5$) у растений алтайских ЦП *A. austrosibiricus* положительно скоррелирована длина побегов с длиной листочков сложного листа и с более высоким числом метамеров, которое, в свою очередь, в значительной мере определяет число соцветий на генеративных побегах. Длина листочков в очень сильной степени ($r \geq 0.7$) связана с их шириной, то есть, листочки сложного листа увеличиваются в размерах пропорционально. Диаметр каудекса более, чем наполовину, определяется сформированными в растениях генеративными побегами. Это связано, вероятно, с их большей мощностью, так как вегетативные побеги у растений этого вида развиты слабее (см. табл. 17).

Принимая во внимание объем данной выборки ($n \geq 200$), достоверными считаем умеренные взаимосвязи, выраженные коэффициентами корреляции $r \geq 0.21$ и выше ($P = 0.95$). В этом случае, умеренной взаимосвязью в изученной совокупности морфологических признаков *A. austrosibiricus* характеризуются около 20 пар морфологических признаков. Таким образом, из изученных 105 пар морфологических признаков 44% характеризуются наличием достоверных взаимосвязей, значительных и умеренных, практически все из которых – положительные.

Таблица 17

Корреляции морфологических признаков и АИТ у растений *Astragalus austrosibiricus* в Республике Алтай и Алтайском Крае (19 ЦП)

| Признаки | D | Ll | Wl | Li | Wi | Nm | Nob | Nls | NI | Nv | Ng | Ni | Nfl | Rs | ТИА |
|----------|------|------|------|------|-------|------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| Ls | 0.08 | 0.64 | 0.49 | 0.41 | 0.09 | 0.50 | 0.06 | 0.26 | 0.31 | 0.02 | 0.25 | 0.28 | 0.20 | 0.11 | 0.03 |
| D | | 0.20 | 0.15 | 0.11 | 0.14 | 0.10 | -0.05 | 0.05 | 0.06 | 0.28 | 0.55 | 0.19 | 0.04 | 0.22 | 0.13 |
| Ll | | | 0.70 | 0.25 | 0.09 | 0.48 | 0.10 | 0.15 | 0.28 | -0.03 | 0.35 | 0.32 | 0.30 | 0.23 | -0.03 |
| Wl | | | | 0.21 | 0.03 | 0.43 | 0.11 | 0.21 | 0.27 | 0.02 | 0.34 | 0.36 | 0.28 | 0.11 | -0.07 |
| Li | | | | | -0.01 | 0.28 | 0.13 | 0.27 | 0.04 | 0.04 | 0.19 | 0.29 | 0.27 | 0.09 | -0.05 |
| Wi | | | | | | 0.15 | 0.13 | -0.06 | 0.01 | 0.10 | 0.13 | 0.15 | 0.07 | 0.03 | 0.07 |
| Nm | | | | | | | 0.17 | 0.36 | 0.40 | -0.13 | 0.29 | 0.55 | 0.18 | 0.27 | 0.11 |
| Nob | | | | | | | | 0.41 | -0.05 | 0.00 | -0.04 | 0.12 | 0.10 | -0.05 | 0.02 |
| Nls | | | | | | | | | 0.13 | -0.04 | 0.03 | 0.43 | 0.19 | 0.04 | -0.06 |
| NI | | | | | | | | | | -0.10 | 0.19 | 0.22 | 0.08 | 0.15 | 0.17 |
| Nv | | | | | | | | | | | 0.25 | -0.14 | -0.10 | -0.41 | -0.14 |
| Ng | | | | | | | | | | | | 0.38 | 0.20 | 0.37 | 0.04 |
| Ni | | | | | | | | | | | | | 0.28 | 0.31 | 0.17 |
| Nfl | | | | | | | | | | | | | | 0.30 | -0.05 |
| Rs | | | | | | | | | | | | | | | 0.07 |

Обозначения: Ls – длина побегов; D – диаметр каудекса; Ll – длина листочков; Wl – ширина листочков; Li – длина соцветий; Wi – ширина соцветий; Nm – число метамеров; Nob – число порядков ветвления; Nls – число побегов обогащения; NI – число листьев; Nv – число побегов вегетативных; Ng – число побегов генеративных; Rs – соотношение числа генеративных и вегетативных побегов; Ni – число соцветий на побегах; Nfl – число цветков в соцветиях; ТИА – АИТ.

Дисперсионный анализ показал, что изменчивость изученных морфологических признаков в выборках растений из 19 алтайских ЦП достоверно, в небольшой и средней степени, зависит от высоты над уровнем моря (табл. 18). В выборках из 19 алтайских ЦП в небольшой степени от изученных факторов (до 25%) зависит диаметр каудекса растений, длина соцветий и число сформированных цветков, число листьев и вегетативных побегов у особей, а также соотношение числа генеративных и вегетативных побегов, которое у бобовых растений является сортовым признаком (Магомедмирзаев, 1990).

Таблица 18

Влияние произрастания *Astragalus austrosibiricus* на разной абсолютной высоте на изменчивость морфологических признаков и АИТ у растений 19 алтайских ЦП (h,%);

R^2 – коэффициент линейной регрессии.

| Признаки | h,% | R^2 |
|--|------|-------------|
| Длина осевого генеративного побега, см | 31.5 | 0.12 |
| Диаметр каудекса, см | 22.1 | 0.03 |
| Длина листочка, см | 48.2 | 0.25 |
| Ширина листочка, см | 38.9 | 0.09 |
| Длина соцветия, см | 15.3 | - |
| Ширина соцветия, см | 42.3 | 0.01 |
| Число метамеров осевого побега | 29.1 | 0.13 |
| Число порядков ветвления | 38.8 | 0.06 |
| Число боковых побегов | 25 | - |
| Число листьев на осевом побеге | 8.4 | 0.02 |
| Число побегов вегетативных | 16.5 | 0.02 |
| Число побегов генеративных | 46.4 | 0.07 |
| Число соцветий на побеге | 30.8 | 0.09 |
| Число цветков в соцветии | 22.8 | - |
| Соотношение побегов* | 12.9 | 0.05 |
| АИТ, мг/г сухого веса** | 23.2 | 0.06 |

Примечание: прочерком обозначены значения признаков с отсутствием регрессии;

*– соотношение числа генеративных и вегетативных побегов у особи; ** – АИТ изучена у растений 24 алтайских ЦП; жирным шрифтом выделены пластичные признаки.

В средней степени (25–50%) от данного фактора зависит изменчивость длины побегов, числа метамеров и боковых побегов, размер листочков, ширины соцветий, числа порядков ветвления побега, числа сформированных соцветий и генеративных побегов у особей (см. табл. 18).

По данным регрессионного анализа количественных признаков растений 19 алтайских ЦП *A. austrosibiricus*, достоверная регрессия ($R^2 \geq 0.1$) отмечена у признаков длины побегов, листочков и числа метамеров.

На небольших высотах над ур. м. годовые побеги растений исследуемого вида достигают, в среднем, 40 см (рис. 47), формируют более крупные листочки (рис. 48), в побегах развивается, в среднем, около 4 метамеров (рис. 49) и 3 соцветия. В высокогорьях амплитуда изменчивости практически всех исследованных морфологических признаков становится меньше. В этом случае, побег укорачивается, в среднем, вдвое, состоит из 2–3 метамеров, на нем развиваются 2–3 листа и 1–2 соцветия. Длина листочка уменьшается у растений высокогорных популяций, в среднем, в 3 раза и составляет около 10 мм (приложение 8). В среднегорном поясе до 1200 м н. ур. м. в условиях умеренно–теплой лесостепи, как правило, у каждого растения формируется, 1 побег обогащения (приложение 9, рис. П9в). Это можно объяснить особенностями микроэкологических условий, сложившихся в условиях небольших высот над уровнем моря и которые являются, вероятно, более благоприятными для роста и развития растений, по сравнению с условиями в крайних точках экологического ареала этого вида на Алтае (приложение 8).

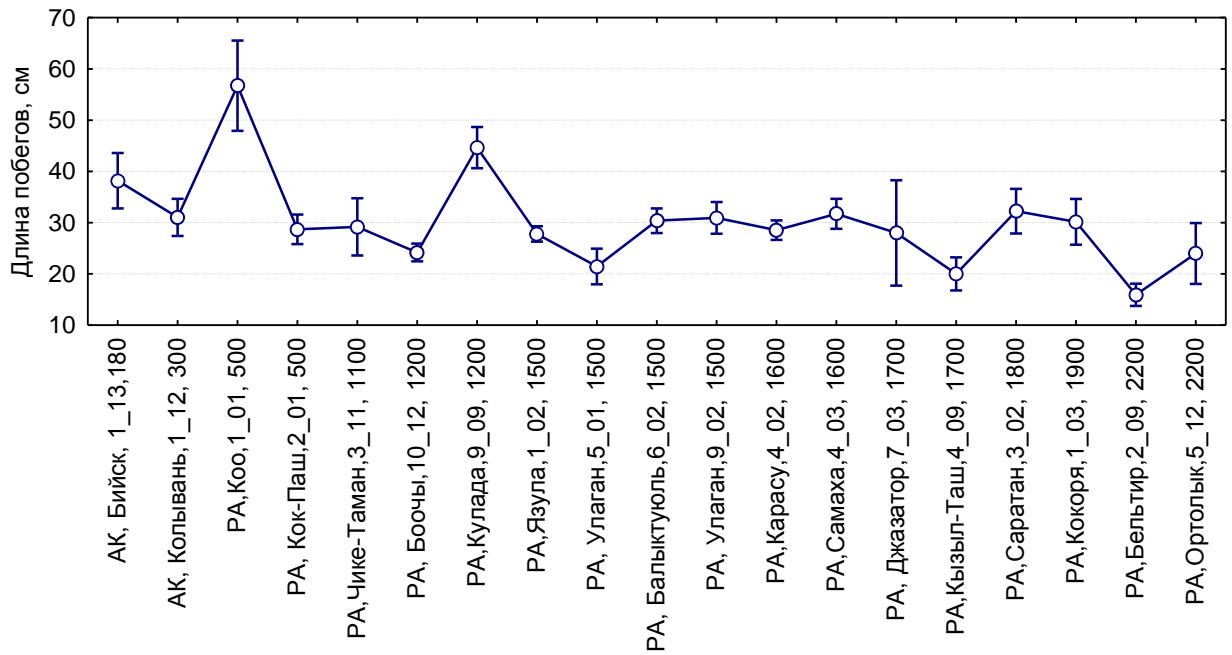


Рис. 47. Изменение длины побегов у растений 19 ЦП *Astragalus austrosibiricus* в различных эколого-географических условиях в АК и РА. По оси ординат – средняя длина побегов (см) с 95% доверительным интервалом; по оси абсцисс – местонахождение, номер ЦП и абсолютная высота (через запятую).

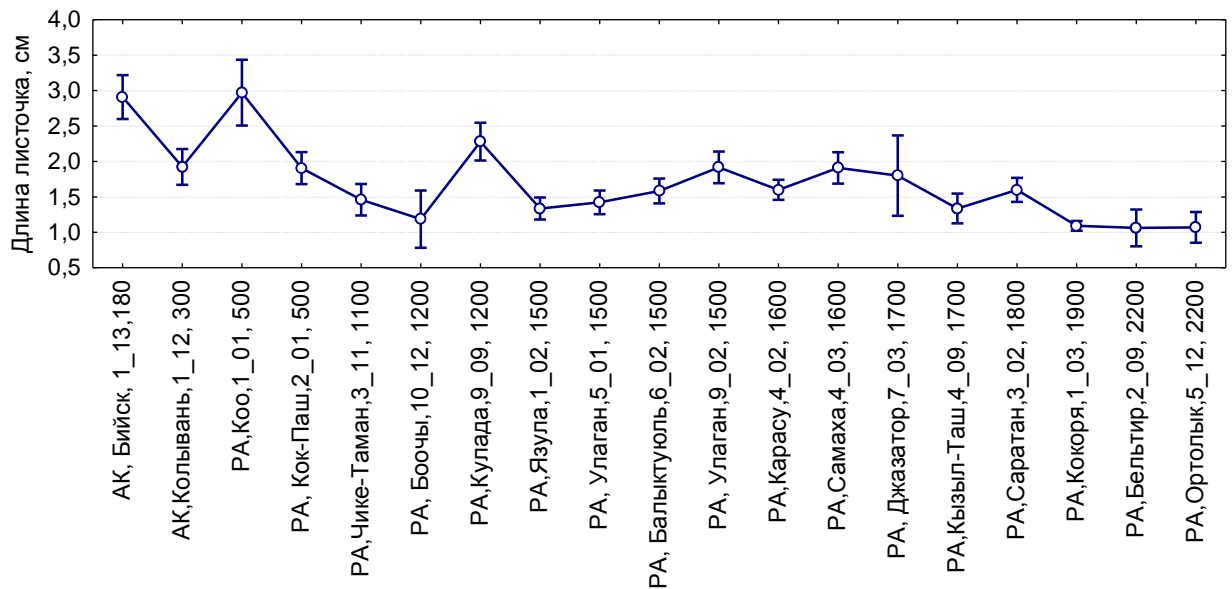


Рис. 48. Изменение длины листочков у растений 19 ЦП *A. austrosibiricus* в различных эколого-географических условиях в РА и АК. По оси ординат – средняя длина листочков (см) с 95% доверительным интервалом; по оси абсцисс – местонахождение, номер ЦП и абсолютная высота (через запятую)

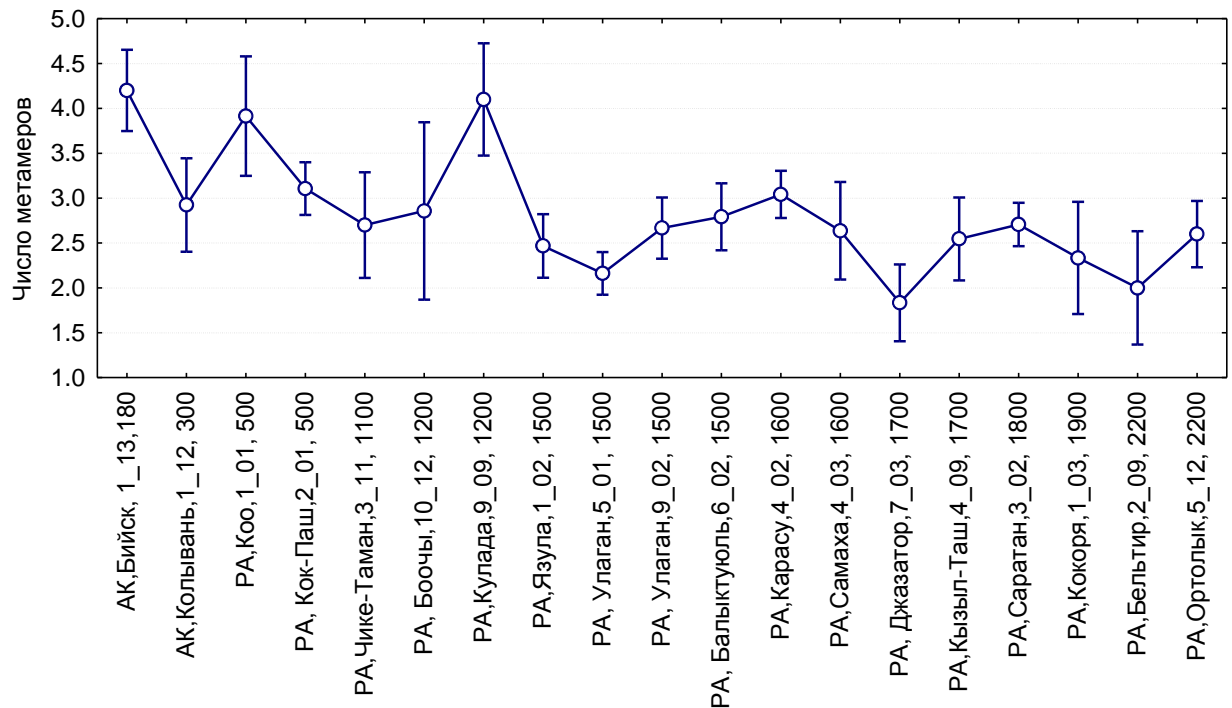


Рис. 49. Изменение числа метамеров у растений 19 ЦП *Astragalus austrosibiricus* в различных эколого-географических условиях в АК и РА. По оси ординат – среднее число метамеров с 95% доверительным интервалом; по оси абсцисс – местонахождение, номер ЦП и абсолютная высота (через запятую).

В небольшой степени от увеличения высоты н. ур. м. у растений 19 алтайских ЦП *A. austrosibiricus* зависит изменчивость таких тесно взаимосвязанных признаков, как диаметр каудекса и число генеративных побегов у особей. Вероятно, на значения этих признаков в значительной степени оказывают влияние микроэкологические условия, например, качество субстрата или наличие выпаса. Изменчивость чисел цветков в соцветиях, вегетативных побегов и соотношения числа генеративных и вегетативных побегов в небольшой степени зависят от подъема растений в горы. Нами отмечено, что число вегетативных побегов несколько возрастает с подъемом растений в горы. Это явление описано Р.Я. Пленник (1976). Наличие определенной тенденции, отмеченной автором, заключается в

«увеличении количества побегов в растениях параллельно с уменьшением общей длины осевых побегов». Нами дано статистическое обоснование этого явления. Как отмечено выше, в среднем, общая длина побегов вида при подъеме растений *A. austrosibiricus* в горы сокращается, а возрастание числа побегов у растений происходит за счет дифференциации вегетативных побегов, число которых увеличивается, в среднем, с 8 до 13; при этом отмечена тенденция торможения в развитии генеративных побегов в высокогорьях, что выражается в сокращении их числа и проиллюстрировано на рис. П9ж, П9к в приложении 9.

Таким образом, по данным дисперсионного анализа, проведенного для алтайских выборок из 19 ЦП, нами показано, что изменчивость у 9 морфологических признаков растений *A. austrosibiricus* в средней степени зависит от высоты н. ур. м., а у 6 признаков в – небольшой степени.

При проведении регрессионного анализа у растений 19 ЦП *A. austrosibiricus* выявлена зависимость изменения значений большинства морфологических признаков от фактора высоты н. ур. м. Средние значения 12 из 15 морфологических признаков у растений этого вида в определенной степени уменьшаются при подъеме в горы. Однако достоверная регрессия отмечена для длины осевых побегов (см. рис. 47), листочков сложного листа (рис. 48) и числа метамеров у генеративного побега (рис. 49) ($P < 0.999$).

У растений алтайских ЦП не обнаружено изменения длины соцветий, числа цветков и боковых побегов (приложение 9, рис. П9а-П9в). В небольшой степени у растений при увеличении абсолютной высоты произрастания уменьшается диаметр каудекса, снижается облиственность, число соцветий и их ширина, происходит редукция ветвления боковых побегов, числа генеративных и вегетативных побегов и их соотношения (приложение 9, рис. П9г-П9л), ширина листочков. Небольшое сокращение числа генеративных побегов и увеличение числа вегетативных побегов у

особей данного вида приводит к небольшому уменьшению их соотношения при увеличении абсолютной высоты произрастания (приложение 9, рис. П9е, П9ж, П9и).

Сравнительное исследование изменчивости морфологических признаков проведено нами в выборках растений из 19 ЦП *A. austrosibiricus*, собранных в пределах гор и предгорий Алтая, с уровнем изменчивости морфологических признаков общей выборки растений. В этой выборке дополнительно изучены растения из 6 ЦП вида в Республике Бурятия и Иркутской области (в 2004–2005 гг.), что составило общую выборку из 25 ЦП (приложение 7).

В данной выборке признаки растений варьируют также в высокой и очень высокой степени. Высокое варьирование выявлено у 8 признаков, очень высокое – у 7 признаков (табл. 19). В общей выборке из 25 ЦП высокое варьирование отмечается у значений длины побегов, диаметра каудекса, размеров листочков и соцветий, числа листьев и цветков в соцветиях. Остальные морфологические признаки варьируют в очень высокой степени.

Максимальные и минимальные значения морфологических признаков с высоким варьированием в данной выборке отличаются в 5.5–16.6 раза, кратность отличий у признаков с очень высоким варьированием составляет от 55 до 385 раз (см. табл. 19).

Анализ корреляций морфологических признаков у растений обеих выборок показал, что умеренно коррелирующие признаки у растений из 19 алтайских ЦП при увеличении объема выборки до 25 ЦП приобретают более тесный характер связей, то есть становятся значительными (табл. 20). Так, в алтайских выборках *A. austrosibiricus* умеренно коррелирующих признаков насчитывалось 19, со значительной степенью корреляции – 4, и с очень сильной – 1 признак (всего 24 пары). Это составляет 18.1 %, 3.8 % и 0.9 % из общего числа пар признаков, соответственно (22.8%).

Таблица 19

Значения морфологических признаков и АИТ у растений *Astragalus austrosibiricus* в выборках из 25 ЦП

| Признаки | n | M±m | Cv,% | min | max |
|----------------------------|-----|-----------|--------|-----|------|
| Длина побега, см | 316 | 32.6±0.6 | 30.9 | 9.5 | 68.7 |
| Диаметр каудекса, см | 270 | 5.8±0.1 | 37.9 | 1.5 | 16.0 |
| Длина листочка, см | 350 | 1.7±0.1 | 31.9 | 0.6 | 4.0 |
| Ширина листочка, см | 350 | 0.6±0.1 | 27.6 | 0.2 | 1.1 |
| Длина соцветия, см | 330 | 4.1±0.1 | 30.9 | 1.2 | 8.0 |
| Ширина соцветия, см | 330 | 1.6±0.1 | 23.7 | 0.5 | 2.7 |
| Число метамеров | 330 | 3.9±0.1 | 47.8 | 1.0 | 11.0 |
| Число порядков ветвления | 330 | 0.40±0.04 | 132.10 | - | 2.00 |
| Число боковых побегов | 330 | 0.8±0.1 | 116.9 | - | 5.0 |
| Число листьев | 330 | 4.3±0.1 | 33.9 | 1.0 | 9.0 |
| Число побегов вегетативных | 270 | 8.4±0.5 | 93.3 | 1.0 | 55.0 |
| Число побегов генеративных | 270 | 12.9±0.5 | 66.6 | 1.0 | 59.0 |
| Число соцветий на побеге | 330 | 2.1±0.1 | 49.4 | 1.0 | 8.0 |
| Число цветков в соцветии | 230 | 35.2±0.9 | 38.8 | 5.0 | 83.0 |
| Соотношение побегов* | 270 | 3.6±0.3 | 136.5 | 0.1 | 35.0 |
| АИТ, мг/г сухого веса | 270 | 1.6±0.1 | 64.9 | 0.2 | 6.1 |

Примечание: * - соотношение числа генеративных и вегетативных побегов у особи

В общей выборке из 25 ЦП насчитывается 16 умеренно скоррелированных пар признаков (15.2 %), 9 пар признаков со значительной степенью корреляции (8.6 %) и 1 пара признаков (0.9 %) с очень сильной скоррелированностью (всего 26 пар признаков), что составляет 24.7%.

Таким образом, нами выявлено, что число умеренно и значительно связанных пар признаков у растений *A. austrosibiricus* и сила их связей изменяются при увеличении объема выборки. Так, увеличение скоррелированности со слабой до умеренной степени наблюдается для 6 пар признаков. Это диаметр каудекса – число вегетативных побегов; длина побегов – число соцветий на побегах; число метамеров в побегах – число порядков ветвления; число метамеров и листьев – число вегетативных

побегов у особей; число листьев на осевом генеративном побеге – соотношение числа генеративных и вегетативных побегов. Вероятно, вегетативные побеги лучше развиваются у растений из равнинных районов, которые изучены дополнительно в общей выборке.

Увеличение скоррелированности признаков с умеренной до значительной степени наблюдается в общей выборке из 25 ЦП для 5 пар признаков. Это число метамеров – число боковых побегов и соотношение числа генеративных и вегетативных побегов; число боковых побегов – порядок ветвления и число листьев; число листьев – число соцветий на побегах. В очень сильной степени у растений общей выборки число листьев обусловлено числом метамеров.

При сравнении скоррелированности морфологических признаков растений из 19 алтайских ЦП и из общей совокупности выборок также обращает на себя внимание уменьшение скоррелированности некоторых морфологических признаков (см. табл. 17, табл. 20). Так, у растений 25 ЦП уменьшение скоррелированности с очень сильной до значительной степени наблюдается для признаков длины и ширины листочков. От значительной до умеренной степени изменяется связь длины побегов с длиной листочков. Меньше умеренной в общей выборке отмечена степень связи признаков размеров листочков с числом генеративных побегов; числа цветков в соцветиях – с соотношением числа генеративных и вегетативных побегов. Связь этих пар признаков является неявной, или опосредованной, поэтому при увеличении объема выборки выявляется истинный характер связи

Таблица 20

Корреляции морфологических признаков и АИТ в выборке растений из 25 ЦП *Astragalus austrosibiricus*.

| Признаки | D | Ll | Wl | Li | Wi | Nm | Nob | Nls | Nl | Nv | Ng | Ni | Nfl | Rs | TIA |
|----------|-------|------|------|------|------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| Ls | -0.03 | 0.49 | 0.43 | 0.33 | 0.15 | 0.51 | 0.19 | 0.28 | 0.41 | -0.15 | 0.21 | 0.34 | 0.21 | 0.28 | -0.05 |
| D | | 0.17 | 0.06 | 0.12 | 0.05 | -0.14 | -0.14 | -0.09 | -0.10 | 0.33 | 0.53 | 0.04 | 0.00 | 0.02 | 0.17 |
| Ll | | | 0.63 | 0.18 | 0.09 | 0.13 | 0.03 | -0.01 | 0.09 | -0.02 | 0.31 | 0.20 | 0.26 | 0.13 | -0.07 |
| Wl | | | | 0.14 | 0.12 | 0.28 | 0.14 | 0.18 | 0.26 | -0.06 | 0.29 | 0.35 | 0.23 | 0.18 | -0.12 |
| Li | | | | | 0.03 | 0.10 | 0.13 | 0.16 | 0.05 | 0.02 | 0.21 | 0.21 | 0.25 | 0.08 | -0.03 |
| Wi | | | | | | 0.24 | 0.19 | 0.10 | 0.16 | -0.02 | 0.11 | 0.24 | 0.06 | 0.14 | 0.02 |
| Nm | | | | | | | 0.44 | 0.60 | 0.72 | -0.36 | 0.14 | 0.63 | 0.18 | 0.51 | -0.05 |
| Nob | | | | | | | | 0.58 | 0.29 | -0.15 | -0.01 | 0.28 | 0.14 | 0.23 | -0.02 |
| Nls | | | | | | | | | 0.52 | -0.21 | 0.01 | 0.47 | 0.18 | 0.27 | -0.07 |
| Nl | | | | | | | | | | -0.29 | 0.14 | 0.50 | 0.19 | 0.42 | 0.03 |
| Nv | | | | | | | | | | | 0.21 | -0.28 | -0.12 | -0.47 | -0.08 |
| Ng | | | | | | | | | | | | 0.27 | 0.14 | 0.30 | 0.03 |
| Ni | | | | | | | | | | | | | 0.24 | 0.47 | 0.04 |
| Nfl | | | | | | | | | | | | | | 0.25 | -0.10 |
| Rs | | | | | | | | | | | | | | | -0.01 |

Обозначения: Ls – длина побегов; D – диаметр каудекса; Ll – длина листочков; Wl – ширина листочков; Li – длина соцветий; Wi – ширина соцветий; Nm – число метамеров; Nob – число порядков ветвления; Nls – число побегов обогащения; Nl – число листьев; Nv – число побегов вегетативных; Ng – число побегов генеративных; Rs – соотношение числа генеративных и вегетативных побегов; Ni – число соцветий на побегах; Nfl – число цветков в соцветиях; TIA – АИТ.

данных признаков. При увеличении объема выборки тенденции в скоррелированности проявляются более явно. В данном случае, при увеличении числа изученных особей изменение силы корреляционных связей пар признаков и ценопопуляций отражает более точный характер их взаимосвязей у растений вида в целом.

Таким образом, в результате корреляционного анализа обнаружено, что в процессе развития растений *A. austrosibiricus* в сильной и значительной степени длина побегов и связанное с ним число метамеров определяют число листьев, побегов обогачения и соцветий. Эти взаимосвязи являются результатом согласованной дифференциации при формировании структуры фитомера в процессе роста и развития осевых побегов. К сопряженно развивающимся относятся многие изученные структуры побега, определяющие процессы фотосинтеза и размножения у растений данного вида. Так, листочки сложного листа, в зависимости от внешних условий, меняются в размерах в значительной мере пропорционально, а диаметр каудекса растений более чем наполовину определяется числом генеративных побегов в растениях, так как вегетативные побеги у растений *A. austrosibiricus* развиты слабее.

Изменение уровня корреляционной связи для определенных пар признаков, наблюдающееся при увеличении объема выборки, является адекватным отражением процессов, происходящих на внутривидовом уровне в более репрезентативной выборке из изученных ценопопуляций.

Дисперсионный анализ изменчивости морфологических признаков растений *A. austrosibiricus* проведен для выборки из 25 изученных ЦП в сравнительном плане с изменчивостью морфологических признаков выборки из 19 алтайских ЦП. Он показал, что изменчивость морфологических признаков общей выборки зависит от влияния фактора высоты н. ур. м. в различной степени.

Исследованный фактор у обеих выборок в небольшой степени влияет на изменчивость диаметра каудекса растений, длины соцветий и числа цветков в соцветиях (табл. 21). В средней степени в обеих выборках *A. austrosibiricus* повышение абсолютной высоты оказывает влияние на изменчивость 6 признаков – длины побегов растений, размеров листочков, числа генеративных побегов растений, порядка ветвления осевого побега и ширины соцветий.

Таблица 21

Влияние произрастания растений *Astragalus austrosibiricus* на разной абсолютной высоте на изменчивость морфологических признаков и АИТ (h,%) и взаимосвязь признаков у растений 25 ЦП; Rch² – коэффициент детерминации; R² – коэффициент линейной регрессии.

| Признаки | h,% | Rch ² | № группы | R ² |
|----------------------------|------|------------------|----------|----------------|
| Длина осевого побега, см | 39.0 | 0.10 | I | 0.25 |
| Диаметр каудекса, см | 22.4 | 0.04 | IV | - |
| Длина листочка, см | 32.0 | 0.04 | IV | 0.14 |
| Ширина листочка, см | 29.1 | 0.05 | IV | 0.09 |
| Длина соцветия, см | 9.9 | 0.04 | IV | - |
| Ширина соцветия, см | 42.0 | 0.02 | IV | 0.06 |
| Число: метамеров | 61.9 | 0.15 | I | 0.24 |
| Число порядков ветвления | 38.4 | 0.06 | IV | 0.06 |
| Число боковых побегов | 25.6 | 0.10 | I | 0.05 |
| Число листьев | 35.9 | 0.11 | I | 0.21 |
| Число побегов вегетативных | 26.8 | 0.03 | IV | 0.09 |
| Число побегов генеративных | 41.6 | 0.07 | IV | 0.08 |
| Число соцветий на побеге | 32.3 | 0.09 | IV | 0.21 |
| Число цветков в соцветии | 21.0 | 0.05 | IV | 0.04 |
| Соотношение побегов* | 32.6 | 0.07 | IV | 0.18 |
| АИТ, мг/г сухого веса** | 18.5 | 0.01 | IV | - |

Примечание: * – соотношение числа генеративных и вегетативных побегов у особи; жирным шрифтом выделены пластичные признаки; ** – АИТ изучена у растений из 34 ЦП.

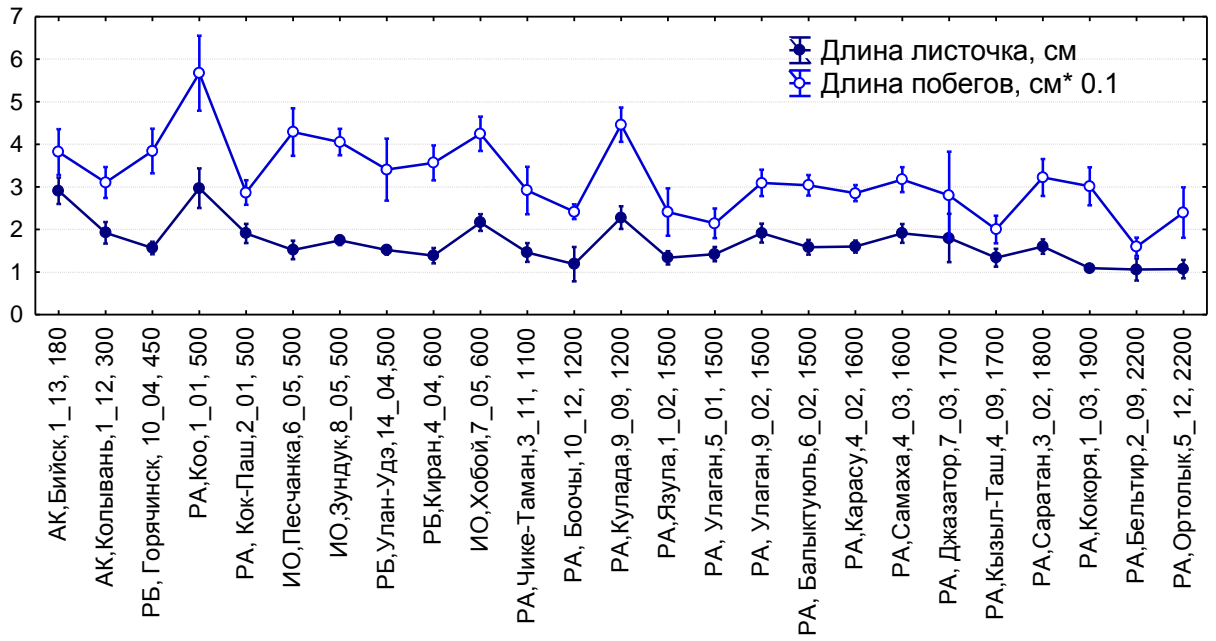
В дальнейшем будут обсуждены морфологические особенности растений *A. austrosibiricus* в выборках из 25 ЦП. У растений из этой выборки

от увеличения абсолютной высоты в средней степени зависит изменчивость 11 морфологических признаков (см. табл. 21). У растений из 19 алтайских ЦП в небольшой степени от данного фактора зависит изменчивость 4 морфологических признаков – числа листьев, боковых побегов, вегетативных побегов и соотношения числа генеративных и вегетативных побегов. В общей выборке зависимость их изменчивости от данного фактора увеличивается и достигает средней степени. Изменчивость числа метамеров осевого генеративного побега у растений выборок из 19 алтайских ЦП в средней степени зависит от высоты н. ур. м. В общей выборке изменчивость этого признака в зависимости от данного фактора высока (см. табл. 21).

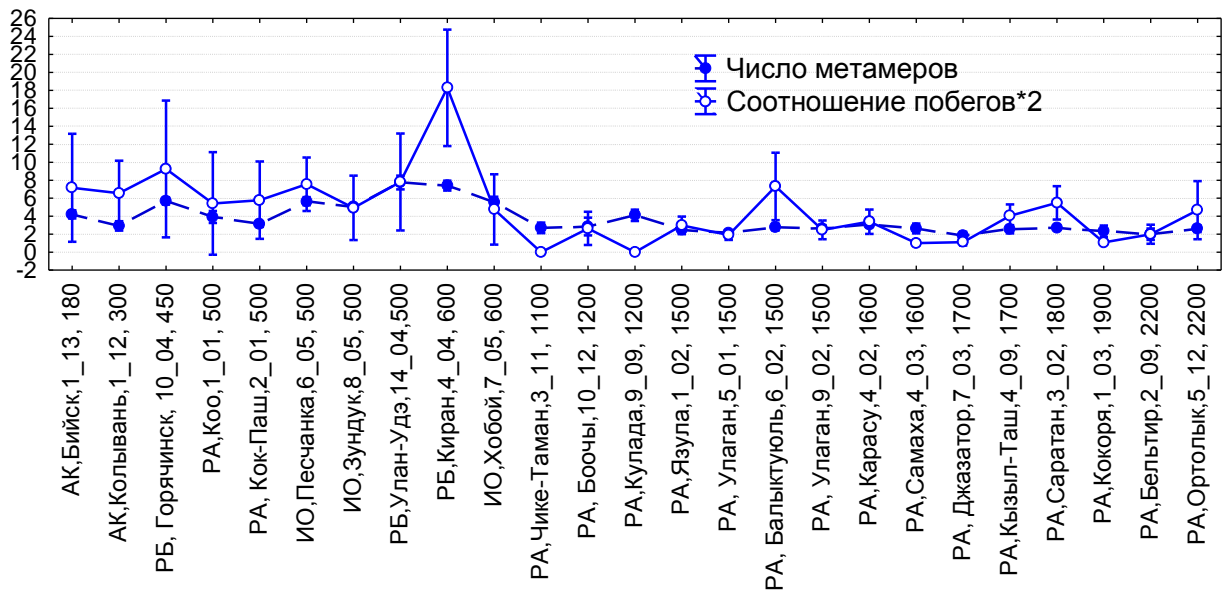
Таким образом, у изученных растений *A. austrosibiricus* в небольшой степени от высоты н. ур. м. зависит изменчивость диаметра каудекса растений и длины соцветий (23%), а число метамеров в высокой степени зависит от данного фактора. Средней степенью зависимости от этого фактора можно охарактеризовать изменчивость остальных изученных морфологических признаков (см. табл. 21).

Проведение регрессионного анализа позволяет определить наличие тенденции изменчивости морфологических признаков по градиенту фактора абсолютной высоты. Нами не установлено зависимости некоторых параметров растений от произрастания на разной абсолютной высоте. Это диаметр каудекса и длина соцветий. Регрессия значений у этих признаков нами не выявлена (приложение 9, рис. П9м–П9н). У шести морфологических признаков *A. austrosibiricus* отмечено наличие достоверной регрессии ($R^2 \geq 0.1$).

Это утверждение верно для скоррелированных пар признаков: длины побегов и листочков (рис. 50 А), числа метамеров и соотношения числа генеративных и вегетативных побегов (рис. 50 Б), числа листьев и соцветий на осевых генеративных побегах (рис. 51 А, Б).

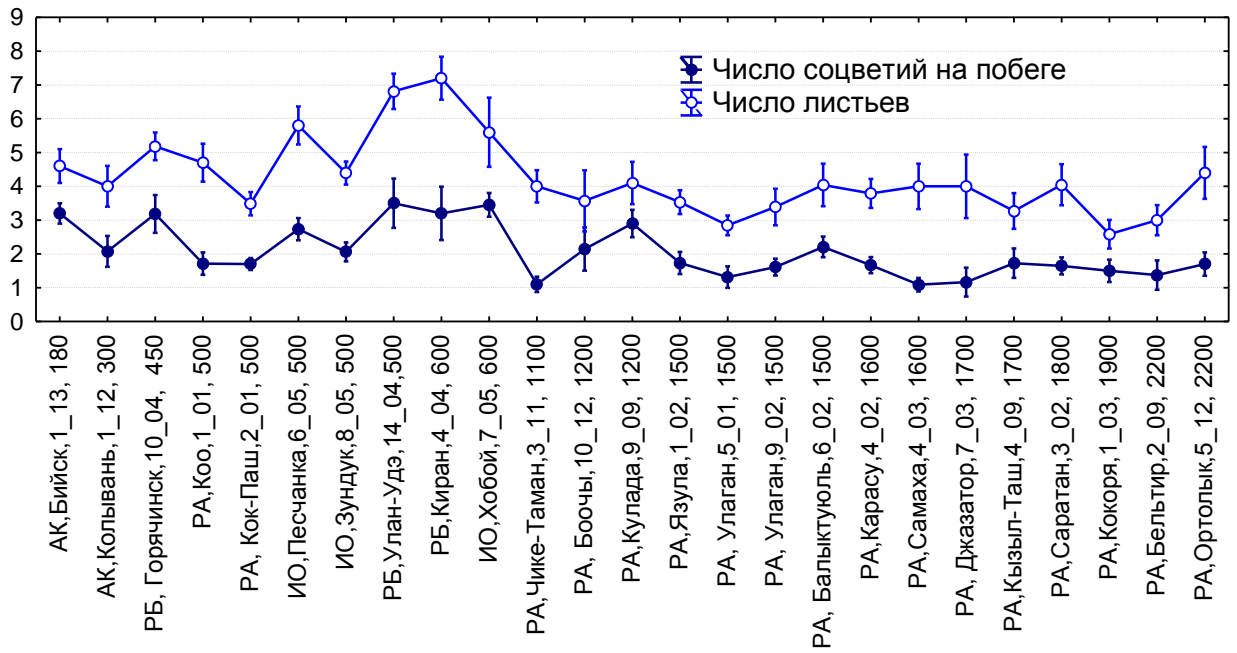


А

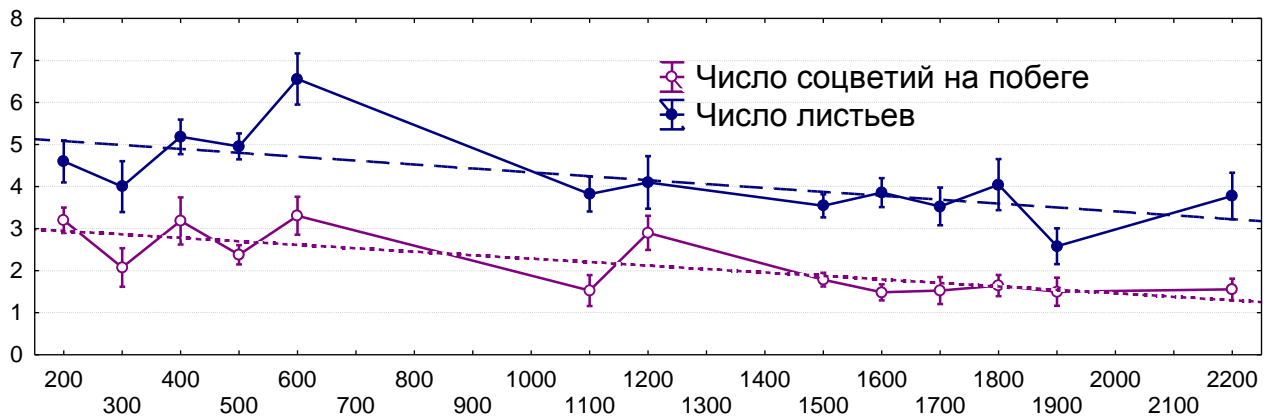


Б

Рис. 50. Изменение длины побегов, листочков (А), числа метамеров осевого генеративного побега и соотношение числа генеративных и вегетативных побегов (Б) у растений 25 ЦП *Astragalus austrosibiricus* в различных эколого-географических условиях. По оси ординат – значения признаков с 95% доверительным интервалом; по оси абсцисс – местонахождение, номер ЦП и абсолютная высота (через запятую).



А



Б

Рис. 51. Изменение значений числа листьев и соцветий на осевых генеративных побегах у растений 25 ЦП *Astragalus austrosibiricus* А) в различных эколого-географических условиях; по оси ординат – средняя длина побегов (см) с 95% доверительным интервалом; по оси абсцисс – местонахождение, номер ЦП и абсолютная высота (через запятую); Б) регрессия на разной высоте н. ур.м. (м); по оси ординат – средние значения признаков с 95% доверительным интервалом; по оси абсцисс – абсолютная высота (м).

Таким образом, у *A. austrosibiricus* выявлены шесть пластичных морфологических признаков, характеризующиеся достоверной отрицательной регрессией при увеличении абсолютной высоты произрастания в пределах исследованных местообитаний.

С увеличением абсолютной высоты произрастания в невысокой степени ($R^2 < 0.1$) изменяются число боковых побегов и порядков ветвления, вегетативных и генеративных побегов, цветков в соцветиях и ширина соцветий и листочков, что показано на рисунках П9о-П9ф (приложение 9).

Таким образом, статистический анализ показал, что на высотах до 600 м н. ур. м. на генеративных побегах у растений *A. austrosibiricus* формируется максимальное количество метамеров, побеги характеризуются крупными размерами и высокой облиственностью. Такие особенности отмечены у растений в условиях местообитаний, находящихся в пределах указанных высот в Иркутской области и Республике Бурятия. Здесь же отмечены, в среднем, более крупные листочки сложного листа, зафиксировано развитие до 2 побегов обогащения на осевых генеративных побегах, до 3 соцветий и до 18–20 вегетативных побегов у особей. Соотношение числа генеративных и вегетативных побегов у растений вида в условиях данных местообитаний составляет 10:1. В Республике Алтай растения *A. austrosibiricus*, очевидно, находятся в более суровых климатических условиях, чем и обусловлены процессы миниатюризации, отмечающиеся у растений вида в пределах горноалтайских местообитаний.

При характеристике индикаторной функции мы учитываем изменчивость и детерминированность признаков у растений более репрезентативной общей выборки *A. austrosibiricus* из 25 ЦП. По характеру варьирования и коэффициентам детерминации (Ростова, 2002) изученные у *A. austrosibiricus* морфологические признаки относятся к двум группам.

К первой группе признаков (индикаторов системной адаптивной изменчивости вида) относятся четыре изученных признака: длина побегов, число метамеров, побегов обогащения и листьев.

К группе индикаторов экологической изменчивости (четвертая группа) относятся 11 морфологических признаков: диаметр каудекса, длина и ширина листочков, длина и ширина соцветий, число порядков ветвления, вегетативных и генеративных побегов, их соотношение в растениях, число соцветий на побегах и цветков в соцветиях. Изменения этой группы признаков могут служить «индикатором даже относительно слабых внешних воздействий. В эту группу попадают и признаки, по которым существует внутривидовой полиморфизм» (Ростова, 2002).

Признаков, относящихся ко второй и третьей группам, у данного вида нами не обнаружено.

Изменчивость АИТ в ценопопуляциях у растений

Astragalus austrosibiricus

На начальном этапе исследований нами был проведен скрининг по АИТ в растениях 8 ЦП вида, произраставших в различных эколого-географических условиях в Республике Алтай. В изученных растениях *A. austrosibiricus* была выявлена более низкая величина АИТ в листьях по сравнению с АИТ у растений *H. gmelinii*. Крайние значения активности ИТ у растений *A. austrosibiricus* отличались в 2 раза. На данном этапе было выявлено, что в растениях ЦП № 5_01, характеризовавшихся наименьшими показателями по большинству морфологических признаков, выявлена низкая АИТ, а в растениях ЦП № 1_01 с наиболее высокими показателями по большинству морфологических признаков – высокая АИТ (Жмудь, Дорогина, 2005). Было установлено, что средние величины АИТ в листьях растений восьми изученных ценопопуляций *A. austrosibiricus* в Республике Алтай изменялись в небольших пределах – от 0.88 до 2.1 мг/г сухого

вещества, что составило величину 2.4 раза. Нами обнаружено, что в листьях растений ценопопуляций, произраставших в степном поясе растительности (Огуреева, 1980) (ЦП №№ 1_01, 2_01, 6_02), значения АИТ выше, чем в популяциях лесного пояса (ЦП №№ 5_01, 1_02, 3_02, 9_02) (приложение 7). Пределы изменчивости для группы ценопопуляций степного пояса небольшие и составили 1.85–1.95 мг/г сухого вещества, в то время как для группы ценопопуляций лесного пояса – от 0.88 до 1.1 мг/г сухого вещества. Средние величины АИТ у ЦП №№ 5_01 и 9_02 из лесного пояса, достоверно отличались от ЦП №№ 1_01 и 2_01, произраставших в степном поясе растительности, но внутри каждой из этих пар АИТ достоверно не различалась. Растения ценопопуляции № 4_02, произраставшие на границе степного и лесного поясов, испытывали определенную пастбищную нагрузку. Возможно, постоянное стравливание обусловило достоверно более высокие значения АИТ у растений из данной ЦП по сравнению со значениями признака в листьях других изученных в это же время растений вида.

Наличие определенных различий по величине активности ИТ, наблюдавшееся у средних образцов растений *A. austrosibiricus* в разных экологических условиях, послужило причиной проведения исследований индивидуальной изменчивости значений признака в листьях растений из ЦП, приуроченных к разным эколого–географическим условиям.

Как уже обсуждалось в главе 2, исследование индивидуальной изменчивости АИТ в природных условиях проведено в двух группах выборок. В первую вошли растения 24 алтайских ЦП, во вторую – растения 33 ЦП вида, собранных на Алтае, в Республиках Хакасии, Бурятии и Иркутской области (приложение 7).

Анализ показал, что средние значения АИТ в изученных выборках из алтайских ЦП изменяются в пределах 0.71–3.92 мг/г сухого веса, отличаясь в

5.5 раза (рис. 52; табл. 23). Диапазон ненулевых значений признака по всем исследованным растениям *A. austrosibiricus* составляет от 0.20 до 5.68 мг/г (кратность признака по алтайской выборке – 28.4 раза). Минимальное среднее значение АИТ отмечено в листьях ЦП №7_03 на северной стороне опушки лиственничника (приложение 7). Максимальная величина АИТ – у растений в ЦП №10_12 у подножия склона юго-восточной экспозиции с хорошим увлажнением (приложение 7). Сравнительно высокая величина АИТ выявлена в ЦП №10_10 на спуске с Ябоганского перевала (рис. 52).

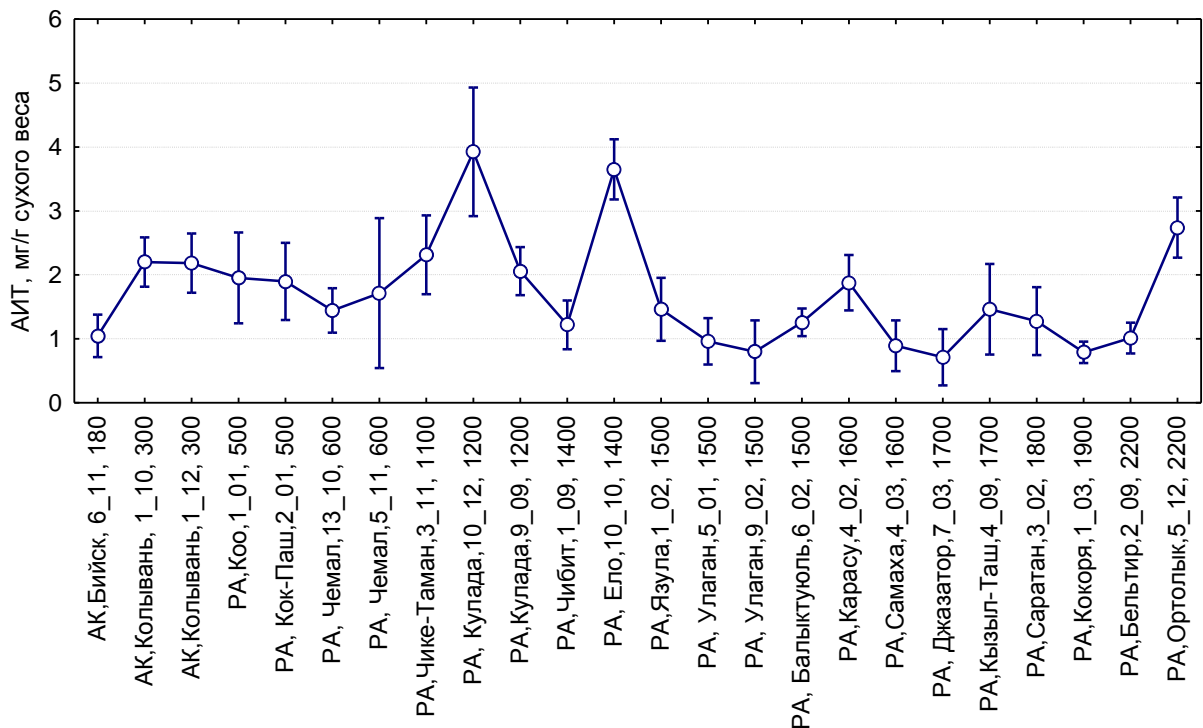


Рис. 52. Изменчивость АИТ (мг/г сухого веса) в листьях у растений алтайских ЦП *Astragalus austrosibiricus*. На оси ординат расположены средние значения признака с доверительным интервалом (95%), на оси абсцисс – местонахождения, номера популяций и высота н. ур. м. (м) (через запятую).

Растения данной популяции приурочены к хорошо увлажненному местообитанию на склоне северо-восточной экспозиции среди зарослей кустарника (спирея, кизильник). В целом выявлено, что у части особей в

некоторых ЦП АИТ в листьях не была обнаружена. Это популяции №№ 5_11, 9_и 4_03. Количество особей с нулевой активностью для этих выборок составило, соответственно, 20%, 27.8% и 9.1%. Наличие растений *A. austrosibiricus*, в листьях которых АИТ не обнаружена, не позволяет адекватно оценивать уровень этого признака по средней пробе листьев из ЦП, так как АИТ у таких особей не вносит вклад в общий уровень активности ИТ общей пробы, в результате чего по выборке из ЦП он оказывается завышенным. Поэтому для получения адекватной средней для ЦП величины АИТ в растениях данного вида необходимо оценивать индивидуальную изменчивость особей по данному признаку.

Анализ показывает, что кратность значений индивидуальной изменчивости АИТ у растений 33 ЦП составляет величину, несколько большую, чем у растений 24 алтайских ЦП – 30.7 раза. Сравнение показывает отсутствие различий по средним значениям, полученным в результате изучения АИТ у выборок разного объема (см. табл. 16, 19).

Растения *A. austrosibiricus* являются представителями преимущественно лесостепных фитоценозов, поэтому нами проведен анализ изменчивости средних значений АИТ в различных типах лесостепи юга Сибири (Макунина, 2011). Анализ средних значений АИТ в листьях растений в различных эколого-фитоценологических условиях показывает, что особи, у которых зафиксированы достоверно более высокие средние значения АИТ, изучены в условиях предгорной и среднегорной умеренно–теплой лесостепи (рис. 53). Значения АИТ в условиях других четырех исследованных типов лесостепи достоверно более низкие; между ними достоверных отличий нами не найдено.

Растения из ЦП с минимальной средней величиной активности (меньше 1 мг/г) приурочены к разным абсолютным высотам – 500, 600, 1500, 1600, 1700 и 1900 м н. ур. м. Это растения ЦП №№ 6_05, 7_05, 9_02, 5_01,

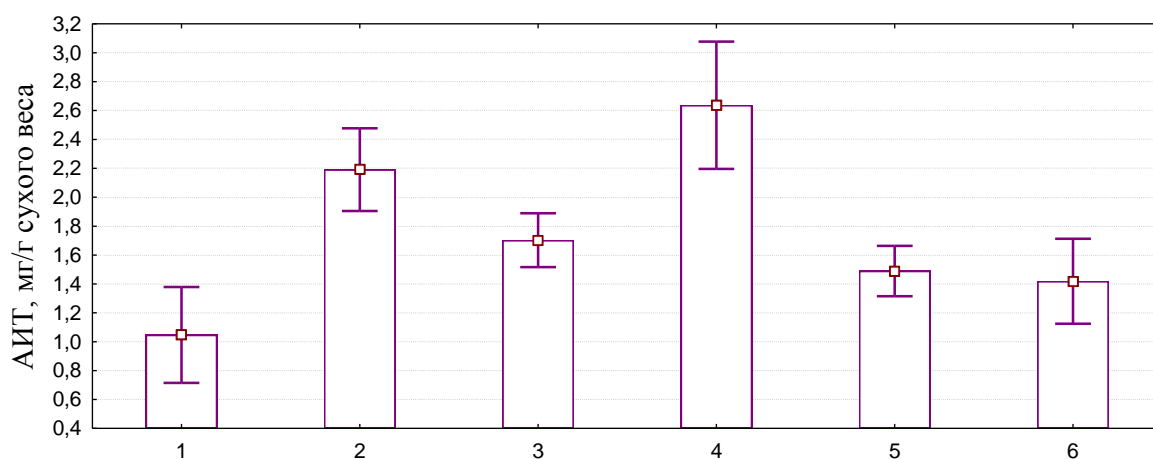


Рис. 53. Средние значения АИТ (мг/г сухого веса) у растений *Astragalus austrosibiricus* в различных типах лесостепи. Обозначения: 1–6 – типы лесостепи (Макунина, 2011): 1 – равнинная, западно–сибирская; 2 – предгорная; 3 – низкогорная умеренно–теплая; 4 – среднегорная умеренно–теплая; 5 – среднегорная умеренно–холодная; 6 – высокогорная холодная.

4_03, 7_03, 1_03, соответственно. Растения первых двух ЦП были приурочены к местообитаниям с песчаным и каменистым субстратами в ИО (приложение 7). Особи с такими же низкими значениями АИТ в РА приурочены к злаково-разнотравным и остепненным сухим склонам южной экспозиции (1500 м н. ур. м. и выше) (приложение 7). Для этих местообитаний характерно слабое развитие травостоя. Исключение составили растения ЦП № 7_05, характеризующиеся низкой АИТ и приуроченные к местообитанию под пологом паркового лиственничника с хорошо развитым травостоем (общее проективное покрытие (ОПП) составило около 100%) (приложение 7).

Относительно более высокие для представителей вида средние значения АИТ ($M \geq 2.5$ мг/г сухого веса) отмечены у растений из ЦП №№ 8_11, 10_10, 5_12 и 10_12. Для трех первых местообитаний общими являются условия затенения и хорошего увлажнения с развитым травостоем

(ОПП > 50%). У растений ЦП № 10_12, произрастающих в условиях хорошего освещения и недостаточного увлажнения на пастбище, выявлены максимальные для всей выборки значения АИТ (приложение 7) (табл. 22). Эти особи приурочены к злаково-разнотравной степи у подножия холма юго-восточной экспозиции в непосредственной близости к населенному пункту. Данное местообитание отличается выраженной пастбищной дигрессией. Надземная часть этих растений была повреждена из-за высокой пастбищной нагрузки. Морфологические характеристики растений из данной ЦП средние, либо ниже средних значений. Вопрос о влиянии пастбищной нагрузки на сохранение относительно высоких значений АИТ в растениях вида остается открытым.

Необходимо отметить, что в условиях от равнинной до среднегорной умеренно-теплой лесостепи выявлены 15% ЦП со значениями АИТ, превысившими 2.5 мг/г сухого веса. В высокогорных областях таких ЦП было около 8%. При сравнении средних значений по этим же группам ЦП, выявлено, что в пределах высот до 1400 м среднее значение признака по всем выборкам составляет 1.94 мг/г сухого веса; на больших высотах н. ур. м. – 1.27 мг/г сухого веса. Сравнительный статистический анализ показывает наличие достоверной разницы средних значений АИТ в выборках из ЦП, приуроченных к высотам до и после 1400 м н. ур. м. ($P=0.999$). Таким образом, значения АИТ в выборках из ЦП, приуроченных к условиям низкогорной и среднегорной умеренно-теплой лесостепи, включая высоты до 1400 м н. ур. м., достоверно выше, чем значения АИТ у растений *A. austrosibiricus* в пределах от среднегорной умеренно-холодной до высокогорной холодной лесостепи.

Амплитуда варьирования значений у особей вида по данному признаку довольно широка. Коэффициент вариации по всем выборкам изменяется от высокого до очень высокого уровня (Мамаев, 1975) (см. табл. 19).

Таблица 22

Изменчивость АИТ у растений *Astragalus austrosibiricus* на разной абсолютной высоте

| № ЦП | Местонахождение, № ЦП, высота н. ур. м (м) | n | M±m | Cv,% | min | max | max/min |
|------|--|----|-----------|--------|--------|------|---------|
| 1 | АК, Бийск, 6_11, 180 | 9 | 1.04±0.14 | 41.30 | 0.43 | 1.82 | 4.23 |
| 2 | АК, Колывань, 1_10*, 300 | 10 | 2.18±0.24 | 35.10 | 1.12 | 3.37 | 3.00 |
| 3 | АК, Колывань, 1_12, 300 | 10 | 2.20±0.17 | 24.50 | 1.63 | 3.00 | 1.84 |
| 4 | РХ, Иткуль, 8_11, 500 | 10 | 2.83±0.40 | 45.10 | 1.50 | 6.14 | 4.10 |
| 5 | РА, Коо, 1_01, 500 | 7 | 1.95±0.29 | 39.30 | 1.17 | 3.42 | 2.92 |
| 6 | РА, Кок-Паш, 2_01, 500 | 14 | 1.90±0.28 | 55.10 | 0.40 | 3.88 | 9.70 |
| 7 | РБ, Улан-Удэ, 14_04, 500 | 7 | 1.51±0.19 | 33.20 | 0.90 | 2.13 | 2.36 |
| 8 | ИО, Песчанка, 6_05, 500 | 12 | 0.72±0.08 | 39.20 | 0.32 | 1.29 | 4.03 |
| 9 | ИО, Зундук, 8_05, 500 | 5 | 1.10±0.11 | 22.50 | 0.70 | 1.32 | 1.88 |
| 10 | ХА, Сон, 11_11, 500 | 7 | 2.25±0.14 | 16.50 | 1.83 | 2.95 | 1.61 |
| 11 | РБ, Киран, 4_04, 600 | 15 | 1.52±0.19 | 48.30 | 0.84 | 3.23 | 3.84 |
| 12 | ИО, Хобой, 7_05, 600 | 9 | 0.82±0.11 | 39.60 | 0.35 | 1.28 | 3.65 |
| 13 | ИО, Хобой, 12_09, 600 | 6 | 1.73±0.26 | 37.10 | 0.62 | 2.37 | 3.82 |
| 14 | ИО, Саган-Хушун, 14_09, 600 | 8 | 2.32±0.20 | 24.50 | 1.57 | 2.89 | 1.84 |
| 15 | РА, Чемал, 13_10, 600 | 10 | 1.44±0.15 | 33.60 | 0.84 | 2.32 | 2.76 |
| 16 | РА, Чемал, 5_11, 600 | 10 | 1.72±0.52 | 95.50 | 0.56** | 5.06 | 9.03 |
| 17 | РА, Чике-Таман, 3_11, 1100 | 10 | 2.31±0.27 | 37.30 | 1.54 | 4.05 | 2.63 |
| 18 | РА, Боочы, 10_12, 1200 | 7 | 3.92±0.41 | 27.71 | 2.15 | 5.68 | 2.64 |
| 19 | РА, Кулада, 9_09, 1200 | 10 | 2.06±0.17 | 25.50 | 1.32 | 3.25 | 2.46 |
| 20 | РА, Чибит, 1_09, 1400 | 10 | 1.22±0.17 | 43.80 | 0.69 | 2.48 | 3.59 |
| 21 | РА, Ело, 10_10, 1400 | 10 | 3.65±0.21 | 18.10 | 2.42 | 4.35 | 1.79 |
| 22 | РА, Язула, 1_02, 1500 | 15 | 1.46±0.23 | 60.90 | 0.28 | 3.11 | 11.10 |
| 23 | РА, Улаган, 5_01, 1500 | 13 | 0.96±0.17 | 62.40 | 0.24 | 2.00 | 8.33 |
| 24 | РА, Улаган, 9_02, 1500 | 18 | 0.80±0.23 | 123.50 | 0.23** | 3.60 | 15.60 |
| 25 | РА, Балыктуюль, 6_02, 1500 | 24 | 1.26±0.10 | 40.60 | 0.20 | 2.25 | 11.25 |
| 26 | РА, Карасу, 4_02, 1600 | 23 | 1.88±0.21 | 53.30 | 0.71 | 5.23 | 7.37 |
| 27 | РА, Самаха, 4_03, 1600 | 11 | 0.89±0.18 | 66.20 | 0.22** | 1.92 | 8.73 |
| 28 | РА, Джазатор, 7_03, 1700 | 6 | 0.71±0.17 | 58.90 | 0.33 | 1.26 | 3.82 |
| 29 | РА, Кызыл-Таш, 4_09, 1700 | 11 | 1.46±0.32 | 72.00 | 0.39 | 3.37 | 8.64 |
| 30 | РА, Саратан, 3_02, 1800 | 17 | 1.28±0.25 | 80.90 | 0.26 | 3.37 | 12.96 |
| 31 | РА, Кокоря, 1_03, 1900 | 12 | 0.79±0.08 | 33.60 | 0.43 | 1.27 | 2.95 |
| 32 | РА, Бельтир, 2_09, 2200 | 8 | 1.01±0.10 | 28.40 | 0.45 | 1.30 | 2.88 |
| 33 | РА, Ортолык, 5_12, 2200 | 10 | 2.74±0.21 | 24.00 | 1.83 | 3.79 | 2.07 |

Примечание: *жирным шрифтом выделены значения АИТ, изученные в разные годы наблюдений в пределах одного и того же местообитания; ** – даны минимальные ненулевые значения признака

У большинства изученных особей (20 ЦП) АИТ в листьях варьирует в высоких пределах, у остальных изученных растений варьирование значений АИТ – очень высокое. Такое варьирование значений признака отмечено у выборок растений из ЦП, в листьях особей которых отмечено отсутствие АИТ (№№ 4_03, 9_02 и 5_11, соответственно). В ЦП №4_03 в одной особи из 11 (9%) АИТ отсутствовала, что составляет около 9%. В ЦП №9_02 у 5 из 18 растений АИТ в листьях также отсутствовала, что составляет около трети изученных особей в ЦП (27.8%). У 2 растений из 10 в ЦП № 5_11 (20%) АИТ в листьях также не была выявлена. Первые две из этих выборок приурочены к высотам свыше 1400 м н. ур. м. и характеризуются, в среднем, минимальными значениями АИТ (меньше 1). Основная часть выборок из 18 ЦП (80%), приуроченных к предгорной и умеренно–теплой лесостепи (диапазон высот 200–1400 м н. ур. м.), характеризуется высоким варьированием значений АИТ. На высотах свыше 1400 м, в области среднегорной умеренно–холодной и высокогорной лесостепи в листьях растений отмечено очень высокое варьирование данного признака. Таким образом, нами отмечено достоверное уменьшение средних значений АИТ в выборках из среднегорной умеренно–холодной и высокогорной холодной лесостепи и увеличение размаха варьирования значений АИТ при подъеме растений *A. austrosibiricus* в горы.

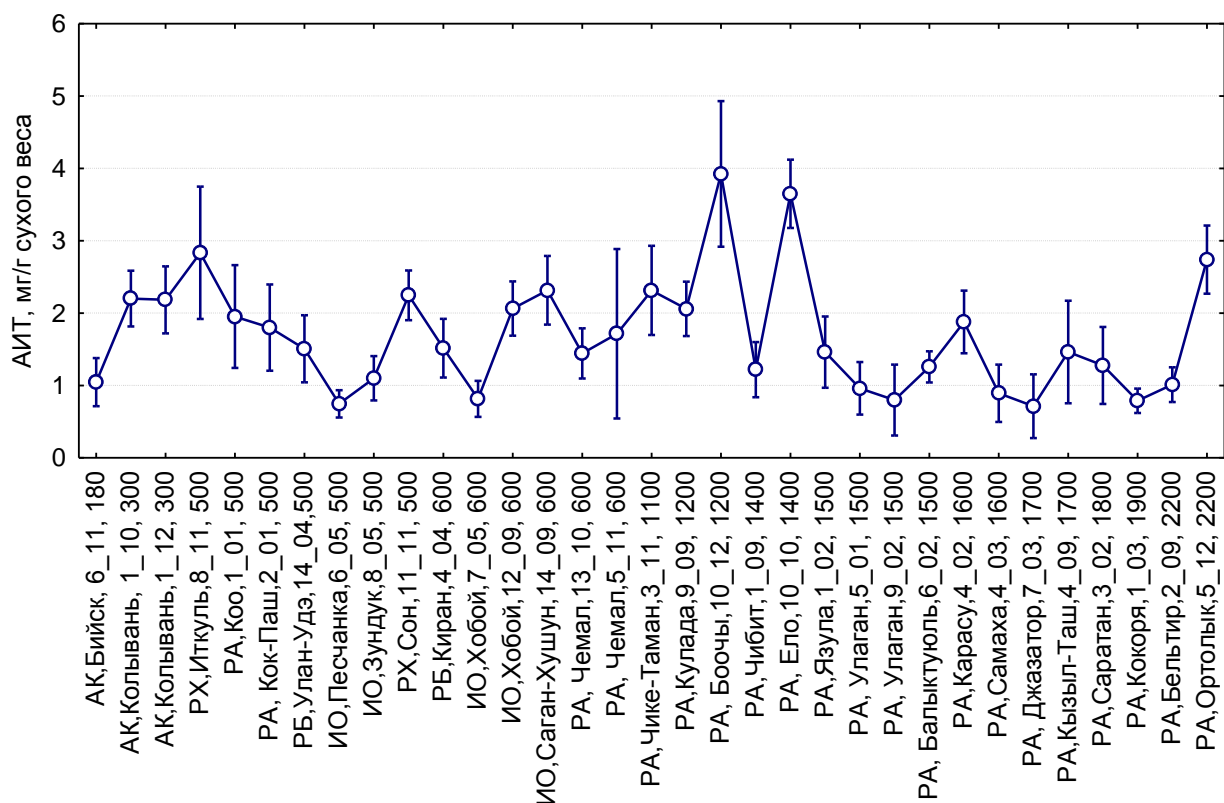
Эти факты привели к необходимости выявления пластичности данного признака у *A. austrosibiricus* в разных эколого–географических условиях. Был проведен дисперсионный анализ изменчивости значений АИТ у растений *A. austrosibiricus* на разной высоте н. ур. м., и регрессионный анализ данных.

Дисперсионный анализ показал, что величина АИТ в листьях достоверно зависит от фактора приуроченности растений к разной высоте над уровнем моря в исследованных местообитаниях. Степень влияния фактора на изменчивость АИТ зависит от объема рассматриваемой выборки,

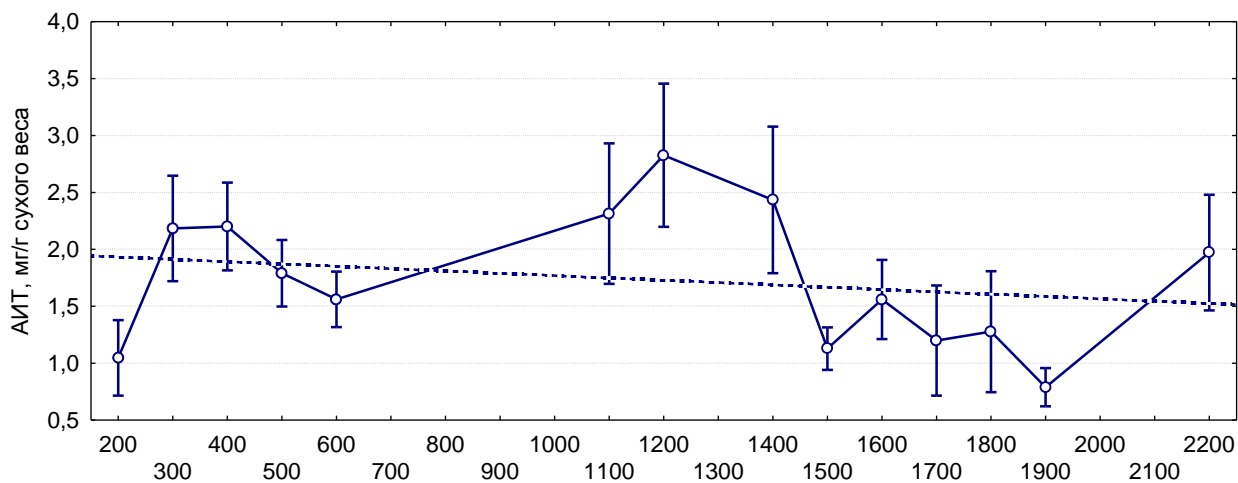
в которую включены либо только 24 алтайские ЦП, либо растения из 33 ЦП. На изменчивость значений признака в пределах алтайской территории фактор приуроченности к определенной абсолютной высоте оказывает несколько большее влияние, чем это зафиксировано для изменчивости значений АИТ у растений из общей выборки. Тем не менее, выявлено, что значения АИТ в обеих выборках достоверно, но в небольшой степени зависят от приуроченности растений *A. austrosibiricus* к различным абсолютным высотам (см. табл. 21).

Регрессионный анализ проведен в сравнительном плане для особей из выборок разного объема. Нами установлено, что значения АИТ в листьях *A. austrosibiricus* несколько снижаются по мере продвижения растений в горы в выборках из алтайских ЦП (см. рис. 52). Для значений АИТ в выборках из 33 ЦП подобная тенденция не установлена (рис. 54, А, Б).

Исследование АИТ проведено у растений четырех ЦП в разные годы наблюдений в одних и тех же местообитаниях. Это ЦП №№ 1_10 и 1_12 (колыванские), 13_10 и 5_11 (чемальские), 5_01 и 9_02, (улаганские), 7_05 и 12_09 (хобойские) (приложение 7). Как уже упоминалось в главе 3, достоверных отличий по значениям АИТ у растений в разные годы в трех местообитаниях нами не отмечено. Отличие значений АИТ выявлено в разные годы проведения наблюдений у растений хобойских ЦП ($P = 0.95$). Также нами выявлено, что пределы изменчивости значений АИТ у растений *A. austrosibiricus* в разные годы были неодинаковы. Между значениями АИТ в разные годы наблюдений у растений колыванских ЦП кратность значений признака составила 1.8–3.0 раза; у чемальских – 2.8–9.0 раза; у улаганских – 8.3–15.6 раз.



А



Б

Рис. 54. Изменение АИТ (мг/г сухого веса) у растений *Astragalus austrosibiricus* А) в различных эколого-географических условиях; по оси ординат на обоих графиках расположены средние значения АИТ (мг/г сухого веса) с доверительным интервалом (95%), по оси абсцисс – местонахождения, номера популяций и высота н. ур. м. (м) (через запятую). Б) на разной высоте над уровнем моря; по оси абсцисс – абсолютная высота (м).

Таким образом, несмотря на разницу варьирования АИТ в разные годы проведения наблюдений и различную их кратность у растений этих ЦП в разные годы, средние для ЦП значения АИТ в разные годы в пределах этих местообитаний достоверно отличались в одном из изученных местообитаний, на мысе Хобой (ИО) (см. табл. 22).

Как обсуждалось выше, средние значения АИТ в листьях *A. austrosibiricus* не отличаются у растений из выборок разного объема. Варьирование значений АИТ у растений обеих выборок высокое. Сравнение показывает, что варьирование АИТ у растений *A. austrosibiricus* из алтайских ЦП сопоставимо с варьированием числа соцветий на побегах и цветков в соцветиях. Варьирование АИТ в общей выборке имеет сходный характер с варьированием числа метамеров и генеративных побегов; значения этих признаков также изменяются в широких пределах (Зайцев, 1984). Степень влияния абсолютной высоты на изменчивость значений АИТ у растений небольшая, что сопоставимо со степенью влияния данного фактора на изменчивость таких морфологических признаков, как диаметр надземной части, длина соцветий и число цветков в соцветиях у *A. austrosibiricus*. В алтайских выборках влияние абсолютной высоты на изменчивость АИТ сопоставимо, кроме того, с воздействием фактора на изменчивость числа листьев, вегетативных побегов и соотношения числа генеративных и вегетативных побегов.

Сравнение показывает, что выявленная регрессия значений АИТ на разной абсолютной высоте в листьях растений алтайских выборок *A. austrosibiricus* недостоверна и сопоставима с регрессией пяти морфологических признаков: диаметра каудекса, числа генеративных побегов и листьев, и соотношения чисел генеративных и вегетативных побегов. В этой выборке данные признаки в невысокой степени зависят от абсолютной высоты.

Корреляционный анализ морфологических признаков и АИТ у растений *A. austrosibiricus* свидетельствует об отсутствии значимых корреляционных связей. Обнаружена умеренная положительная корреляция АИТ с диаметром каудекса растений и отрицательная – с шириной листочка (см. табл. 17).

В общей выборке из 33 ЦП регрессии значений АИТ при увеличении абсолютной высоты произрастания не выявлено. Изменчивость большинства морфологических признаков с недостоверной регрессией достоверно в средней степени зависит от фактора произрастания особей на разной абсолютной высоте. АИТ у растений *A. austrosibiricus* характеризуется высоким и автономным варьированием, поэтому признак отнесен к группе экологических индикаторов. Вероятно, у растений данного вида уровень трипсинингибирующей активности в большей степени способствует адаптации растений к микроэкологическим условиям, и его изменение может служить показателем даже относительно слабых внешних воздействий на растения условий среды в локальных местообитаниях.

Таким образом, на высотах меньше 1400 м н. ур. м. в горах юга Сибири в пределах предгорной и умеренно–теплой лесостепи отмечены, в среднем, более высокие, значения АИТ. На больших высотах в горах отмечены, в среднем, меньшие значения АИТ, обнаружены две выборки из ЦП, в которых присутствуют особи с нулевыми значениями признака, и отмечено более высокое варьирование значений признака.

По характеру варьирования и детерминированности признак активности ИТ, у *A. austrosibiricus*, относится к сильно варьирующим признакам, характеризующимся невысокой детерминированностью ($R_{ch} < 0.1$). Его изменения происходят преимущественно под воздействием внешних условий в пределах локальных местообитаний. Трипсинингибирующая активность у растений данного вида является

экологическим индикатором, изменение которого слабо согласовано с функционированием общей системы организма.

Таким образом, растения *A. austrosibiricus* в естественных условиях в горах Южной Сибири исследованы на высотах от 180 до 2200 м над уровнем моря, где вид играет заметную фитоценотическую роль. Пластичность его представителей, приуроченных к разным эколого–географическим условиям, обеспечивается комплексом адаптивных реакций растений. При увеличении абсолютной высоты произрастания у растений *A. austrosibiricus* отмечена редукция определенной части морфоструктур надземной побеговой сферы, изменчивость которых в средней и значительной степени зависит от влияния данного фактора.

В наибольшей степени у растений *A. austrosibiricus* эти изменения выражены в условиях высокогорной холодной лесостепи, где происходит укорочение побегов, листочков, уменьшение числа метамеров, листьев и соцветий. В этих условиях наблюдается также уменьшение соотношения числа генеративных и вегетативных побегов, что происходит за счет сокращения числа генеративных побегов и некоторого роста числа вегетативных побегов у особей.

Эти процессы, выражающиеся в миниатюризации вегетативной части генеративных осевых побегов вида, происходящие за счет редукции пластичных побеговых структур, указывают на адаптацию вида к условиям высокогорий. При этом происходит процесс торможения развития метамеров и, в условиях нехватки суммы положительных температур, часть побегов остается вегетативными, т.е. происходит задержка их дифференциации. Вегетативные побеги в этом случае выполняют, вероятно, роль дополнительных фотосинтезирующих структур. Вероятно, в экстремальных условиях высокогорий растения *A. austrosibiricus* формируют такой минимум

генеративных органов, который может быть обеспечен необходимыми веществами для формирования семян.

АИТ в листьях у растений общей выборки *A. austrosibiricus* является изменчивым, но не пластичным признаком, так как у растений вида не отмечены изменения АИТ по высотному градиенту в горах. Больше варьирование признака и достоверное уменьшение его значений отмечено у выборок растений *A. austrosibiricus* из среднегорной умеренно-холодной и высокогорной холодной лесостепи на высотах свыше 1400 м н. ур. м. по сравнению с АИТ у растений из предгорной и низкогорной лесостепи. АИТ является экологическим индикатором, изменение которого слабо согласовано с функционированием общей системы организма, а изменение значений признака зависит, в основном, от влияния внешних условий. Изменчивость АИТ у растений *A. austrosibiricus*, вероятно, обусловлена влиянием на растения микроэкологических условий в различных частях экологического ареала вида.

5.2. Характеристика морфологических признаков и АИТ у растений *Astragalus mongholicus sensulato* Bunge в разных эколого–географических условиях Южной Сибири

По литературным данным, *Astragalus mongholicus* встречается в относительно небольшом диапазоне экологических условий – в разреженных лесах и на их опушках, изредка выходя на степную территорию. В сообществах в Восточной Сибири *A. mongholicus* (*A. propinquus*) выступает в роли ассектатора (Алексеева, 2000). Этот вывод согласуется с нашими данными, так как, по нашим наблюдениям, *A. mongholicus* играет невысокую ценотическую роль, встречаясь, в основном, спорадически. Тем не менее, вид обладает широкой экологической амплитудой, встречаясь на различных абсолютных высотах в пределах достаточно обширного ареала.

Онтогенез, некоторые эколого-биологические особенности вида, продуктивность ценопопуляций в условиях конкретных местообитаний изучены в пределах Республики Алтай и Забайкальского Края. Выявлены эколого-фитоценотические условия, определяющие стабильное развитие вида (Алексеева, 2000; Пленник, 1971; Пленник, 1976). Устойчивость растений данного вида к неблагоприятным условиям обеспечивается, в частности, контрактильной особенностью корневой системы, то есть погружения нижней части побегов в почву, благодаря чему почки возобновления оказываются защищенными от неблагоприятных температурных воздействий в зимний период времени (Алексеева, 2000). Почки возобновления у растений этого вида в РА преимущественно закрытые; в Забайкалье часть почек возобновления у растений закрытые, другие, а их небольшое количество – пролептически открывающиеся (Алексеева, 2000; Пленник, 1976). Авторы указывают на большую емкость почек возобновления растений, сформированных с осени. Почки возобновления содержат до 20–23 фитомеров и имеют дифференцированный конус нарастания. Наличие дифференцированного побега с осени дает возможность растениям вида проходить вегетационный период в короткие сроки в суровых климатических условиях, в том числе в высокогорьях.

Изменчивость морфологических признаков у растений

Astragalus mongholicus

A. mongholicus изучен нами в 2003–2012 гг. в природных условиях на высотах 460–2100 м над уровнем моря, где произрастает в опушечной части смешанных и хвойных лесов, в степях и на каменистых осыпях. Диапазон высот, в пределах которых исследована морфология и трипсинингибирующая активность растений в природе, составляет около 1600 м. Как отмечено в главе 2, в природных условиях исследованы выборки

зрелых генеративных растений в РА, РБ, ИО и ЗК. Для сравнения изучены растения в культуре в ЦСБС СО РАН (приложение 10).

Согласно нашим исследованиям, надземная часть зрелого генеративного растения *A. mongholicus* представлена системой годичных осевых побегов, вегетативных (5–6) и генеративных (9–10). Диаметр каудекса растений достигает, в среднем, 15 см. Генеративный побег составляет около 60 см в длину, представлен 20–22 метамерами, на каждом побеге развиты обычно до 25 листьев. В благоприятных условиях на осевых генеративных годичных побегах растений формируется до 7–8 побегов обогащения (боковых побегов). Соцветие *A. mongholicus* представляет собой сложную кисть. На генеративных побегах формируется до 7–8 соцветий, в каждом из которых насчитывается, в среднем, около 10 цветков (Жмудь, Дорогина, 2015) (рис. 55, А, Б; табл. 23).

Все морфологические признаки *A. mongholicus* имеют довольно широкий диапазон изменчивости. Так, длина генеративных осевых побегов у растений в зависимости от приуроченности к разным экологическим условиям колеблется от 25 до 124 см, диаметр каудекса – от 5 до 48 см. Длина листочков варьирует от 0.6 до 4.3. см, ширина – от 0.4 до 1.5 см, длина соцветий колеблется от 0.5 до 9.5 см, число метамеров – от 2 до 36. На осевых побегах растений *A. mongholicus* образуется до 21 побега обогащения, от 5 до 123 листьев, до 38 соцветий и до 24 цветков в простом соцветии (см. табл. 23).



А



Б

Рис. 55. Растения *Astragalus mongholicus* А) в Республике Алтай; Б) в культуре в ЦСБС СО РАН (г. Новосибирск).

Основная часть растений *A. mongholicus* изучена в пределах Иркутской области и Бурятии (12 ЦП), где они приурочены к высотам 500–1100 м н. ур. м. В данных регионах растения исследованы в низкогорной и среднегорной умеренно–теплой лесостепи, согласно классификации Н.И. Макуниной (2011). В Республике Алтай изучены растения в выборках из пяти ЦП вида: в среднегорной умеренно–холодной лесостепи – из трех ЦП и высокогорной холодной – из двух ЦП (приложение 10).

Анализ полученных результатов показал, что значения изученных морфологических признаков у растений *A. mongholicus* варьируют в высокой и очень высокой степени (Мамаев, 1975). В высокой степени варьируют значения шести признаков: длины побегов, размеров листочков сложного листа, ширины соцветий, чисел метамеров и порядков ветвления. Очень высокое варьирование отмечено для размеров надземной части каудекса, длины соцветий, числа цветков, листьев, вегетативных и генеративных побегов, соцветий и соотношения числа генеративных и вегетативных побегов у особей (см. табл. 23).

Таблица 23

Варьирование морфологических признаков и АИТ у растений *Astragalus mongholicus*

| Признак | n | M | m | Cv, % | min | max |
|----------------------------|-----|-------|------|-------|--------|-------|
| Длина побега, см | 200 | 61.9 | 1.4 | 31.5 | 25.0 | 124.0 |
| Диаметр каудекса, см | 145 | 15.8 | 0.6 | 47.8 | 5.0 | 48.0 |
| Длина листочка, см | 200 | 2.01 | 0.04 | 27.19 | 0.60 | 4.30 |
| Ширина листочка, см | 200 | 0.84 | 0.01 | 23.20 | 0.40 | 1.50 |
| Длина соцветия, см | 200 | 3.20 | 0.13 | 58.03 | 0.50 | 9.50 |
| Ширина соцветия, см | 200 | 2.37 | 0.05 | 29.99 | 1.00 | 4.20 |
| Число листьев | 200 | 24.5 | 1.2 | 72.4 | 5.0 | 72.0 |
| Число метамеров | 200 | 21.75 | 0.42 | 26.94 | 2.00 | 36.00 |
| Число порядков ветвления | 200 | 1.47 | 0.04 | 39.12 | - | 3.0 |
| Число боковых побегов | 200 | 7.2 | 0.2 | 43.3 | - | 21.0 |
| Число генеративных побегов | 145 | 9.5 | 0.7 | 93.9 | 1.0 | 56.0 |
| Число вегетативных побегов | 145 | 5.2 | 0.8 | 187.5 | 1.0 | 56.0 |
| Число соцветий на побег | 200 | 7.7 | 0.4 | 68.8 | 1.0 | 38.0 |
| Число цветков в соцветии | 180 | 10.7 | 0.4 | 46.0 | 2.0 | 24.0 |
| Соотношение побегов* | 145 | 6.7 | 0.7 | 120.9 | 0.3 | 56.0 |
| АИТ, мг/ г сухого веса | 180 | 0.43 | 0.03 | 79.90 | **0.03 | 1.79 |

Примечание: * - соотношение числа генеративных и вегетативных побегов у особи; ** приведено минимальное ненулевое значение АИТ.

Амплитуда изменчивости морфологических признаков у растений *A. mongholicus* достаточно широка. Морфологические признаки с большим варьированием отличаются в 3.7–18.0 раз. Признаки с очень большим варьированием отличаются в 9.6–186.7 раза. Наибольшими колебаниями характеризуются значения числа соцветий, вегетативных и генеративных побегов, и их соотношения (приложение 11).

В результате корреляционного анализа выявлено, что значения морфологических признаков у представителей вида характеризуются слабой, средней и высокой степенью скоррелированности. Значительная степень связи характерна для соотношения числа генеративных и вегетативных побегов – числа генеративных побегов у особей, так как вегетативные побеги

у растений зрелого онтогенетического состояния развиты в меньшем числе. Очень сильная степень связи обнаружена у одной пары признаков: длина побегов – число метамеров. У 13 пар признаков отмечена умеренная взаимосвязь (табл. 24). Таким образом, в очень сильной, значительной и умеренной степени связаны 15 пар признаков из 105 пар, что составляет около 14.3 % от общего числа пар морфологических признаков, исследованных у растений данного вида. Очень сильные и значительные связи у признаков данного вида носят положительный характер. Из 13 пар умеренно скоррелированных признаков три имеют отрицательную связь. Так, больше вегетативных побегов у особей вида формируется у растений с более короткими побегами, меньшим числом метамеров и меньшим соотношением числа генеративных и вегетативных побегов. Согласно статистическим закономерностям, при изученном объеме выборки ($n \geq 125$) умеренным уровнем характеризуются коэффициенты корреляции $r \geq 0.23$ ($P = 0.99$). У растений *A. mongholicus* насчитывается 12 пар умеренно взаимосвязанных признаков. В основном, их взаимосвязь положительна. Отрицательная связь обнаружена у 4 пар признаков, связанных с длиной листочка. Так, на побегах с более короткими листочками формируются более длинные соцветия, большее число побегов и цветков в соцветиях. Кроме того, у растений с недоразвитием генеративной сферы (меньшим числом соцветий на генеративных побегах) наблюдается преобладание вегетативных побегов.

Таким образом, в целом скоррелированность морфологических структур у растений *A. mongholicus* ниже, чем у растений исследованных ранее видов *H. gmelinii*, *H. austrosibiricum* и *A. austrosibiricus*.

Таблица 24

Корреляционные связи морфологических признаков и АИТ у растений *Astragalus mongholicus*

| Признаки | Ls | D | Ll | Wl | Li | Wi | Nm | Nob | Nls | Nl | Nv | Ng | Ni | Nfl | Rs |
|----------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|------|-------|------|
| D | -0.13 | | | | | | | | | | | | | | |
| Ll | 0.42 | -0.17 | | | | | | | | | | | | | |
| Wl | 0.07 | 0.01 | 0.47 | | | | | | | | | | | | |
| Li | -0.14 | 0.11 | -0.28 | -0.18 | | | | | | | | | | | |
| Wi | 0.10 | -0.07 | -0.01 | 0.22 | 0.22 | | | | | | | | | | |
| Nm | 0.72 | -0.12 | 0.40 | 0.18 | -0.18 | 0.08 | | | | | | | | | |
| Nob | 0.19 | 0.13 | -0.11 | -0.14 | 0.24 | 0.00 | 0.11 | | | | | | | | |
| Nls | 0.14 | 0.02 | 0.00 | -0.09 | -0.12 | -0.09 | 0.30 | 0.25 | | | | | | | |
| Nl | 0.25 | 0.21 | 0.17 | 0.06 | -0.17 | -0.12 | 0.26 | -0.14 | 0.17 | | | | | | |
| Nv | -0.43 | 0.49 | -0.25 | -0.12 | 0.30 | 0.02 | -0.37 | 0.04 | -0.20 | 0.17 | | | | | |
| Ng | -0.18 | 0.18 | -0.28 | -0.04 | 0.24 | 0.22 | -0.12 | -0.07 | -0.06 | 0.01 | 0.19 | | | | |
| Ni | 0.44 | 0.02 | 0.11 | 0.04 | -0.08 | 0.13 | 0.49 | 0.08 | 0.12 | 0.01 | -0.25 | -0.14 | | | |
| Nfl | -0.01 | 0.26 | -0.23 | -0.09 | 0.38 | 0.34 | -0.12 | 0.07 | -0.06 | -0.13 | 0.21 | 0.00 | 0.04 | | |
| Rs | -0.06 | 0.02 | 0.03 | 0.04 | 0.00 | 0.00 | 0.15 | -0.04 | 0.00 | -0.02 | -0.30 | 0.65 | 0.07 | -0.05 | |
| TIA | -0.06 | 0.04 | 0.13 | 0.23 | -0.19 | 0.10 | 0.06 | 0.01 | -0.10 | -0.16 | -0.24 | -0.08 | 0.02 | -0.03 | 0.02 |

Обозначения: Ls – длина побегов; D – диаметр каудекса; Ll – длина листочков; Wl – ширина листочков; Li – длина соцветий; Wi – ширина соцветий; Nm – число метамеров; Nob – число порядков ветвления; Nls – число побегов обогащения; Nl – число листьев; Nv – число побегов вегетативных; Ng – число побегов генеративных; Rs – соотношение числа генеративных и вегетативных побегов; Ni – число соцветий на побегах; Nfl – число цветков в соцветиях; TIA – АИТ.

По данным дисперсионного анализа выявлено, что габитус растений в выборках из ЦП у *A. mongholicus* достоверно зависит от приуроченности растений к определенной высоте н. ур. м. (табл. 25). Изменчивость морфологических признаков у растений этого вида зависит от высоты над уровнем моря в небольшой, средней и высокой степени, что составляет интервал значений от 8.2 до 67.8 %. В небольшой степени от данного фактора зависит изменчивость четырех морфологических признаков: диаметра каудекса, ширины листочков, числа цветков в соцветиях и соотношения числа генеративных и вегетативных побегов (см. табл. 25).

В средней степени от влияния фактора зависит изменчивость семи морфологических признаков: длины побегов, листочков и соцветий, число листьев и метамеров, генеративных побегов и соцветий на побегах, в высокой степени – изменчивость числа вегетативных побегов у особей (см. табл. 25).

Наличие достоверного влияния фактора приуроченности растений к определенной абсолютной высоте на изменчивость морфологических признаков у растений *A. mongholicus* позволяет предположить наличие определенной тенденции в изменении их значений.

Регрессионный анализ показал, что ряд изученных морфологических признаков у растений *A. mongholicus* характеризуются высокой изменчивостью, но тенденции изменения их значений по мере продвижения растений в горы нами не отмечено (приложение 12, рис. П12а-П12г).

Таблица 25

Степень влияния фактора приуроченности растений *Astragalus mongholicus* к разной абсолютной высоте (h,%) на изменчивость морфологических признаков (P=0.95); Rch² – коэффициент детерминации признаков; № индикаторной группы; R² – коэффициент регрессии.

| Признаки | h, % | Rch ² | № группы | R ² |
|---|------|------------------|----------|----------------|
| Длина побега | 41.6 | 0.09 | IV | 0.19 |
| Диаметр каудекса | 8.2 | 0.08 | IV | 0.19 |
| Длина листочка | 38.7 | 0.05 | IV | 0.11 |
| Ширина листочка | 14.6 | 0.03 | IV | 0.04 |
| Длина соцветия | 47.8 | 0.03 | IV | 0.04 |
| Ширина соцветия | 47.8 | 0.03 | IV | -* |
| Число листьев на побеге | 47.0 | 0.07 | IV | 0.08 |
| Число метамеров осевого побега | 29.1 | 0.09 | IV | 0.22 |
| Порядок ветвления осевого побега | 27.3 | 0.08 | IV | - |
| Число побегов обогащения на осевом побеге | -* | 0.04 | IV | 0.02 |
| Число генеративных побегов | 30.9 | 0.04 | IV | 0.09 |
| Число вегетативных побегов | 67.8 | 0.07 | IV | 0.31 |
| Число соцветий на побеге | 26.9 | 0.05 | IV | 0.10 |
| Число цветков в соцветии | 12.4 | 0.03 | IV | - |
| Соотношение побегов** | 16.2 | 0.07 | IV | - |
| АИТ (мг/г сухого веса) | 24.0 | 0.03 | IV | 0.09 |

Примечание: *прочерк означает отсутствие влияния фактора и отсутствие регрессии у значений признака; жирным шрифтом выделены пластичные признаки; ** – соотношение числа генеративных и вегетативных побегов у особи.

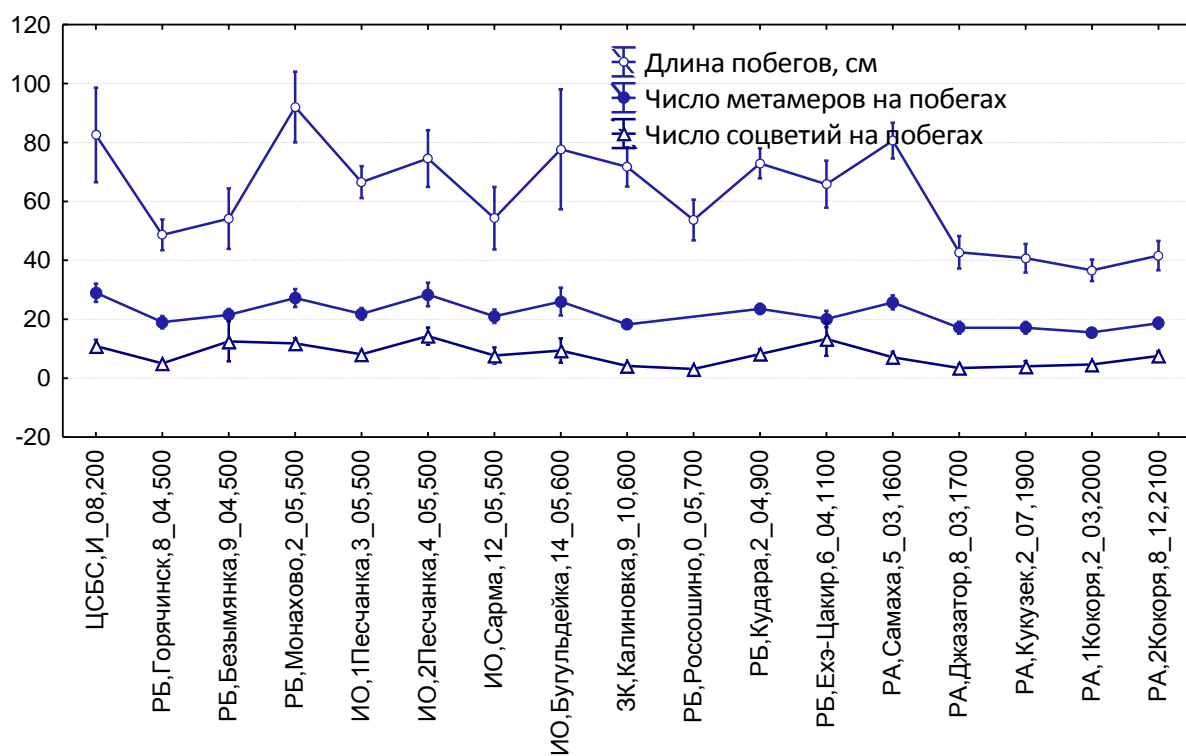
Это ширина соцветий, число порядков ветвления, число цветков в соцветиях и соотношение числа генеративных и вегетативных побегов. Вместе с тем, по данным дисперсионного анализа, ширина соцветий и число порядков ветвления в средней степени зависят от приуроченности растений к разной абсолютной высоте, а число цветков в соцветиях и соотношение числа генеративных и вегетативных побегов в небольшой степени зависят от данного фактора. Вероятно, зависимость изменчивости этих признаков от влияния произрастания на разной абсолютной высоте носит немонотонный характер.

Регрессионный анализ показал наличие тенденции изменения шести морфологических признаков при увеличении высоты произрастания растений *A. mongholicus* в горных условиях. Это длина побегов, листочков, число метамеров и соцветий на генеративных побегах, диаметр надземной части каудекса и число вегетативных побегов у особи. Так, с увеличением абсолютной высоты у растений *A. mongholicus* сокращается длина побегов, происходит уменьшение числа метамеров в 1.7 раза, и соцветий (рис. 56, А, Б), укорачиваются листочки (рис. 57).

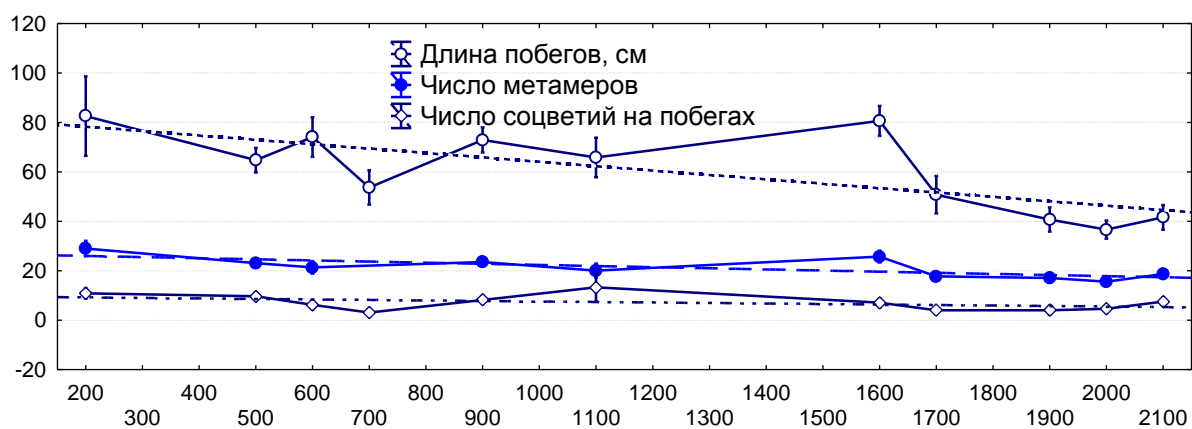
Изменение этих признаков характеризуется достоверной регрессией по отношению к фактору абсолютной высоты.

Кроме того, у растений *A. mongholicus* в высокогорьях увеличивается число вегетативных побегов у особей, в среднем, в 6 раз, что приводит к увеличению диаметра каудекса (рис. 58). Таким образом, представленные выше 6 изученных морфологических признаков у растений *A. mongholicus* характеризуются пластичностью, которая выражена в наличии достоверной регрессии их средних значений по отношению к фактору абсолютной высоты (см. табл. 25).

Изменение ряда других изученных морфологических признаков также способствует адаптации растений на разной высоте н. ур. м., однако это выражено в меньшей степени. Линейная регрессия их значений при изменении градаций фактора недостоверна. Это ширина листочков, число побегов обогачения и число генеративных побегов – признаки, значения которых уменьшаются по мере продвижения растений в горы. При этом, у растений данного вида увеличивается число листьев и длина соцветий, вероятно, несколько компенсируя уменьшение числа сформированных в высокогорьях соцветий (см. табл. 25; приложение 12, рис. П12д-П12к).



А



Б

Рис. 56. Изменение средних значений длины побегов, числа метамеров и соцветий у растений *Astragalus mongholicus* А) в различных эколого-географических условиях; Б) регрессия значений признаков на разной абсолютной высоте. По оси ординат расположены средние значения признаков с доверительным интервалом (95%), по оси абсцисс: А) – местонахождение, номер ЦП и абсолютная высота (м); Б) – абсолютная высота (м).

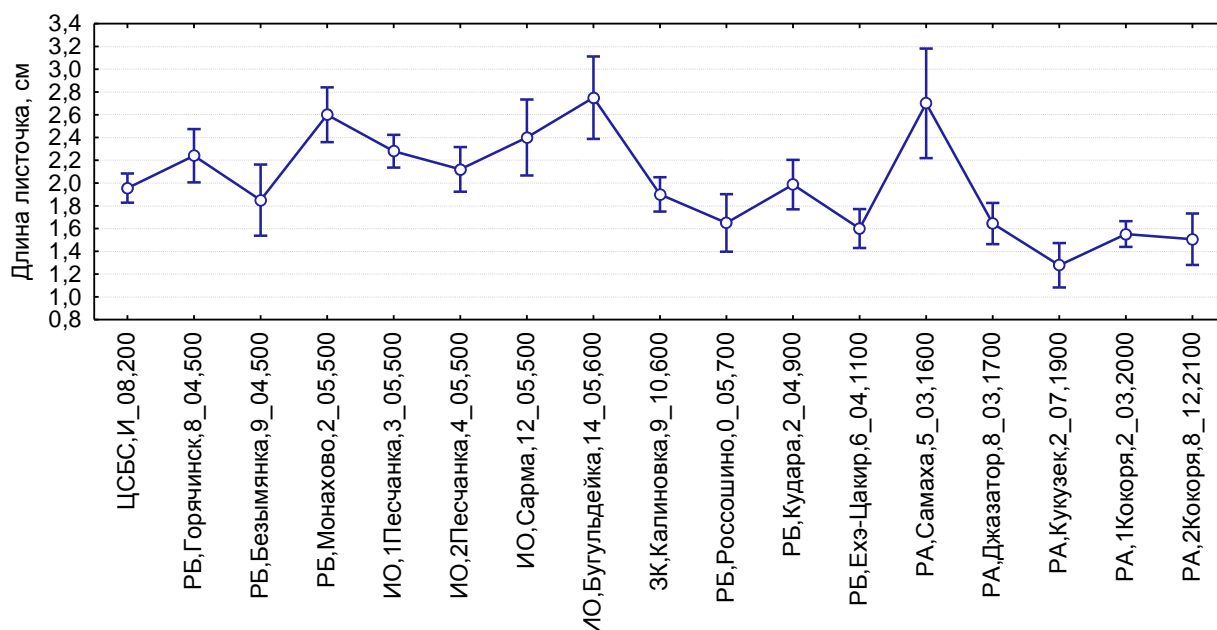


Рис. 57. Изменение длины листочков (см) у растений *Astragalus mongholicus* в различных эколого-географических условиях. По оси ординат расположены средние значения признака с доверительным интервалом (95%), по оси абсцисс – местонахождение, номер ЦП и высота н. ур. м. (м) (через запятую).

Изменчивость морфологических признаков *A. mongholicus* в условиях культуры не нарушает тенденции, наблюдающейся для растений из природных популяций. Исходные семена нами были получены из Республики Хакасии (окр. оз. Шира). Значения большинства морфологических признаков у этих растений в культуре не отличаются от изученных у растений из ИО. Так, длина побегов и число метамеров у растений в культуре сопоставимы со значениями этих признаков у растений из ЦП №№ 2_05, 4_05, 14_05. Значения диаметра каудекса у сопоставимы по величине с растениями ЦП №№ 2_05, 12_05 и 14_05 (приложение 11).

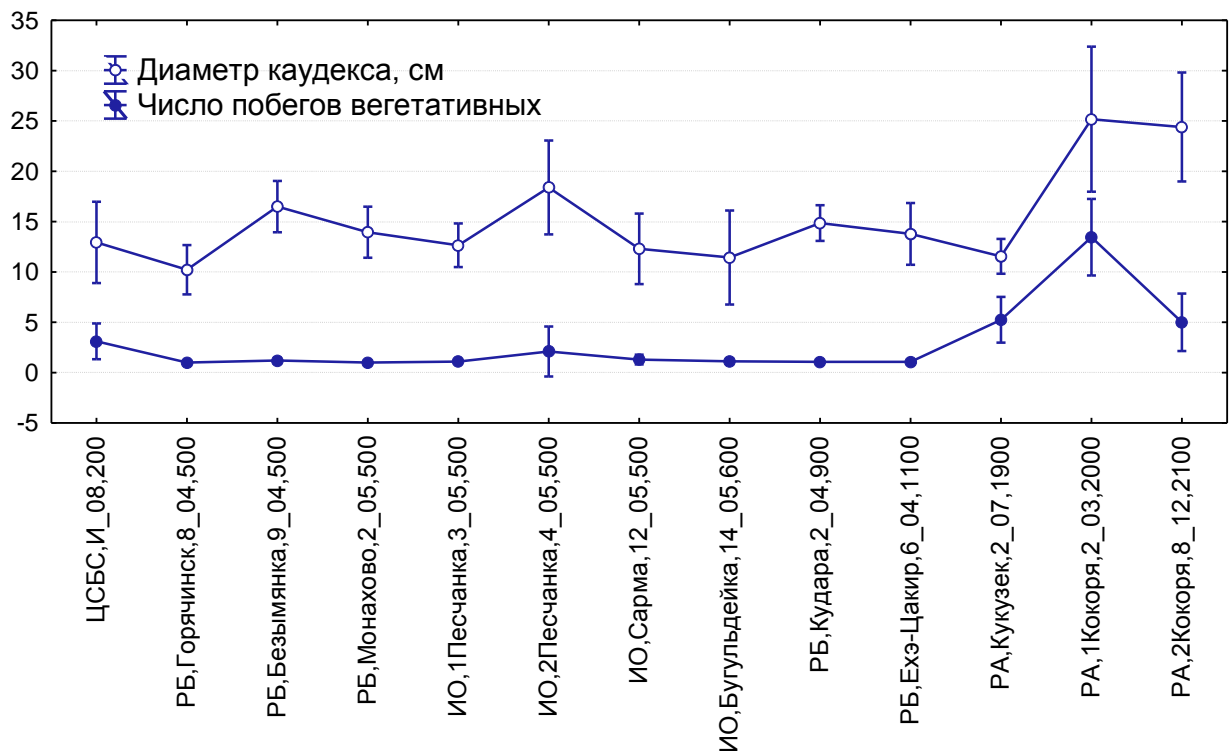


Рисунок 58. Изменение диаметра каудекса (см) и числа вегетативных побегов у растений *Astragalus mongholicus* в различных эколого-географических условиях. На оси ординат расположены средние значения признаков с доверительным интервалом (95%), на оси абсцисс – местонахождение, номера популяций и высота н. ур. м. (м) (через запятую).

Среднее значение числа вегетативных побегов у растений *A. mongholicus* в культуре достоверно не отличается у растений ЦП № 4_05 (ИО). Таким образом, у растений данного вида в культуре в условиях равнинной лесостепи Западной Сибири отмечено сходство значений некоторых морфологических признаков с растениями из ЦП, изученных в ИО и РБ. из Растения этих местообитаний обладают габитуальным сходством с растениями, выращенными в условиях культуры (ЦСБС СО РАН). Местообитания, к которым приурочены растения из РБ и ИО, расположены на близких между собой абсолютных высотах (приложение 10).

По характеру варьирования и детерминации все изученные морфологические признаки у растений *A. mongholicus* отнесены нами к четвертой группе (Ростова, 2002).

Выводы. Растения *A. mongholicus* в естественных условиях изучены нами в пределах широкой амплитуды абсолютных высот, в интервале от 460 до 2100 м н. ур. м. в пределах территорий Горного Алтая, Прибайкалья и Южного Забайкалья. Отмечена миниатюризация некоторых изученных морфологических признаков у представителей данного вида в разных эколого-географических условиях, отражающая приспособление растений к комплексу экологических условий, наблюдающихся при повышении абсолютных высот в горах Южной Сибири. Адаптивные реакции растений обеспечиваются комплексом шести пластичных морфологических признаков. Морфоструктура растений *A. mongholicus* на разных абсолютных высотах в горных условиях претерпевает определенную трансформацию, которая выражена, в частности, в изменении значений некоторых морфологических признаков осевых годовичных генеративных побегов. К комплексу климатических факторов, изменяющихся при увеличении абсолютной высоты, растения *A. mongholicus* адаптируются посредством укорочения побегов, листочков сложного листа, сокращением числа метамеров и соцветий на осевых генеративных побегах. Вместе с тем, при этом у *A. mongholicus* отмечена достоверная тенденция к формированию большего числа вегетативных побегов и, соответственно, увеличения диаметра каудекса. Вполне вероятно, что эти изменения компенсируют потерю определенной части фотосинтезирующих структур (например, уменьшение длины листочков), отмеченную для растений вида в условиях высокогорий. Формирование большего числа вегетативных побегов для растений данного вида в этих условиях является, вероятно, энергетически более выгодным процессом по сравнению с интеркалярным ростом и дифференциацией структур фитомеров годовичного генеративного побега. Возможно, эти изменения также связаны с отсутствием конкуренции за свет в связи с произрастанием на открытых местообитаниях.

Таким образом, растения, вероятно, компенсируют редукцию некоторых органов вегетативной части генеративных побегов при увеличении абсолютной высоты, что позволяет *A. mongholicus* адаптироваться в сложных условиях высокогорий Горного Алтая. Морфологические признаки, для которых выявлена пластичность в разных эколого–географических условиях, можно считать адаптивными для вида к комплексу экологических условий гор Юга Сибири.

АИТ в листьях у растений *Astragalus mongholicus*

Исследование АИТ в листьях растений *Astragalus mongholicus* проведено нами параллельно с изучением их морфологических особенностей. Всего для проведения исследований АИТ были привлечены растения выборок из 17 ЦП вида в природе и культуре (более 190 особей).

Анализ полученных результатов показал, что крайние значения АИТ в растениях *A. mongholicus* изменяются от 0.03 до 1.79 мг/г сухого веса, что составляет почти 60 – кратную величину. Средние значения признака в изученных популяциях изменяются в пределах от 0.1 до 0.79 мг/г и не превышают 1 мг/г сухого веса. Максимальное среднее значение признака наблюдается в листьях у растений ЦП №8_04 (приложение 10), которые росли в затененных условиях под пологом соснового леса на легком почвенном субстрате. Минимальным средним значением АИТ характеризуются растения ЦП №8_03 (приложение 10), приуроченные к закустаренному курумнику на каменистом склоне южной экспозиции в РА (табл. 26).

Нами выявлено, что варьирование значений АИТ у растений *A. mongholicus* в разных ЦП изменяется от средних до очень высоких значений (табл. 26). Так, в средних пределах варьируют значения АИТ в листьях у растений из ЦП № 2_03 (приложение 10), приуроченной к мелкощербнистой осыпи. Для выборки растений из условий культуры

характерно высокое варьирование. Обнаружено, что в составе почти половины из изученных ЦП вида (около 47%) имеются особи, у которых отсутствует АИТ, то есть признак имеет нулевые значения. Это представители 7 ЦП *A. mongholicus*, приуроченные к разным эколого-географическим условиям на разных абсолютных высотах.

Таблица 26

Средние значения АИТ (мг/г сухого веса) в ЦП у растений *Astragalus mongholicus*

| Происхождение, № ЦП, абсолютная высота | n | M | m | Cv,% | min | max | max/min |
|--|----|------|------|--------|-------|------|---------|
| ЦСБС,И_08,200 | 9 | 0.46 | 0.05 | 29.78 | 0.27 | 0.70 | 2.6 |
| РБ,Горячинск,8_04,500 | 24 | 0.79 | 0.07 | 45.20 | 0.12 | 1.79 | 14.9 |
| РБ,Безымянка,9_04,500 | 9 | 0.61 | 0.10 | 49.85 | 0.22 | 1.09 | 4.9 |
| РБ,Монахово,2_05,500 | 10 | 0.34 | 0.14 | 130.10 | 0.14* | 1.16 | 8.3 |
| ИО,1Песчанка,3_05,500 | 10 | 0.60 | 0.13 | 66.46 | 0.34* | 1.20 | 3.5 |
| ИО,2Песчанка,4_05,500 | 10 | 0.60 | 0.11 | 57.87 | 0.20 | 1.29 | 6.4 |
| ИО,Сарма,12_05,500 | 6 | 0.49 | 0.16 | 78.66 | 0.62* | 0.83 | 1.3 |
| ИО,Бугульдейка,14_05,600 | 8 | 0.50 | 0.10 | 55.16 | 0.03 | 0.78 | 26.0 |
| ЗК,Калиновка,9_10,600 | 12 | 0.12 | 0.04 | 102.65 | 0.03* | 0.34 | 11.3 |
| РБ,Росошино,0_05,700 | 9 | 0.40 | 0.09 | 65.39 | 0.17* | 0.83 | 4.9 |
| РБ,Кудара,2_04,900 | 15 | 0.45 | 0.06 | 53.48 | 0.05 | 0.93 | 18.6 |
| РБ,Ехэ-Цакир,6_04,1100 | 14 | 0.21 | 0.03 | 59.79 | 0.06 | 0.56 | 9.3 |
| РА,Самаха,5_03,1600 | 11 | 0.21 | 0.04 | 68.71 | 0.03 | 0.48 | 16.0 |
| РА,Джазатор,8_03,1700 | 9 | 0.10 | 0.05 | 136.50 | 0.06* | 0.42 | 7.0 |
| РА,Кукузек,2_07,1900 | 9 | 0.16 | 0.06 | 106.98 | 0.12* | 0.49 | 4.1 |
| РА,1Кокоря,2_03,2000 | 10 | 0.42 | 0.03 | 20.37 | 0.24 | 0.53 | 2.2 |
| РА,2Кокоря,8_12,2100 | 15 | 0.60 | 0.10 | 65.31 | 0.05 | 1.35 | 27.0 |

*– даны минимальные ненулевые значения АИТ

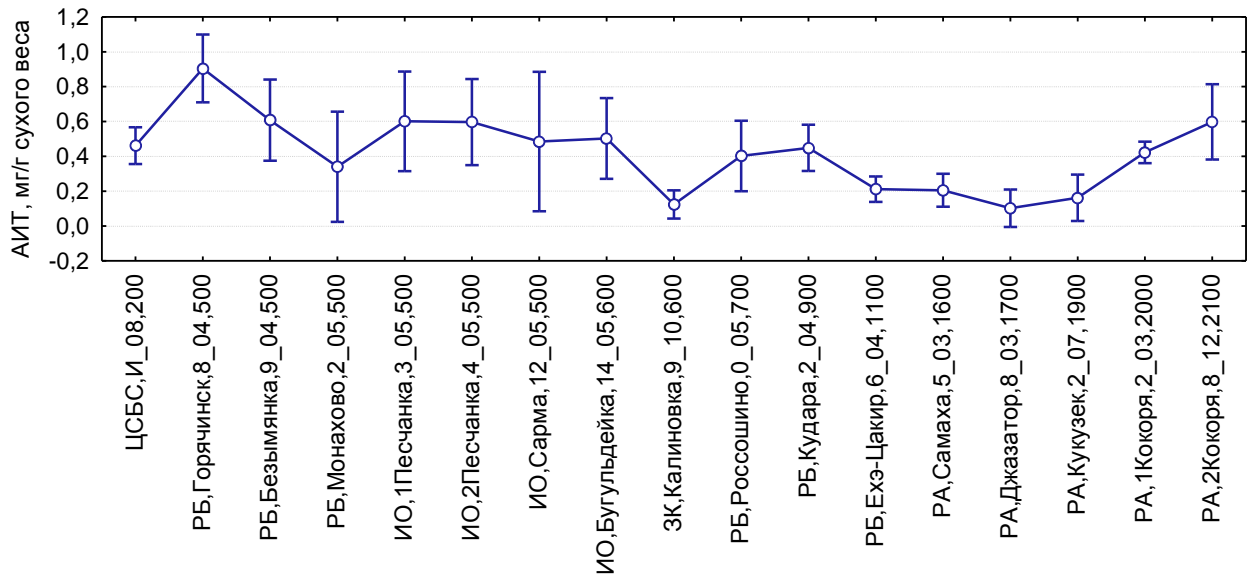
Такие растения обнаружены в двух ЦП из четырех – в ИО (№№ 3_05 и 12_05), в двух ЦП из шести, произрастающих в РБ (№№ 2_05 и 0_05), в ЗК (№ 9_10) и в двух ЦП из пяти – в РА (№№ 2_07 и 8_03). Число таких особей в растениях выборок разных ЦП неодинаковое. В иркутских ЦП их доля составляет, соответственно, 20 и 33%, в бурятских ЦП – 40 и 11%, в

алтайских – 33 и 44%, в ЦП из ЗК – 33%. Наличие таких особей в отдельных ЦП приводит к необходимости исследования индивидуальной изменчивости растений по данному признаку. Вероятно, высокое варьирование значений АИТ в ряде случаев обусловлено наличием в популяциях особей с отсутствием АИТ в листьях. Так, варьирование в ЦП, где встречаются нулевые значения признака, очень высокое (ЦП №№ 3_05, 12_05, 0_05, 9_10, 2_05, 8_03, 2_07). Самый высокий коэффициент вариации признака отмечен в популяции № 8_03 с минимальными средними значениями АИТ в листьях (см. табл. 26).

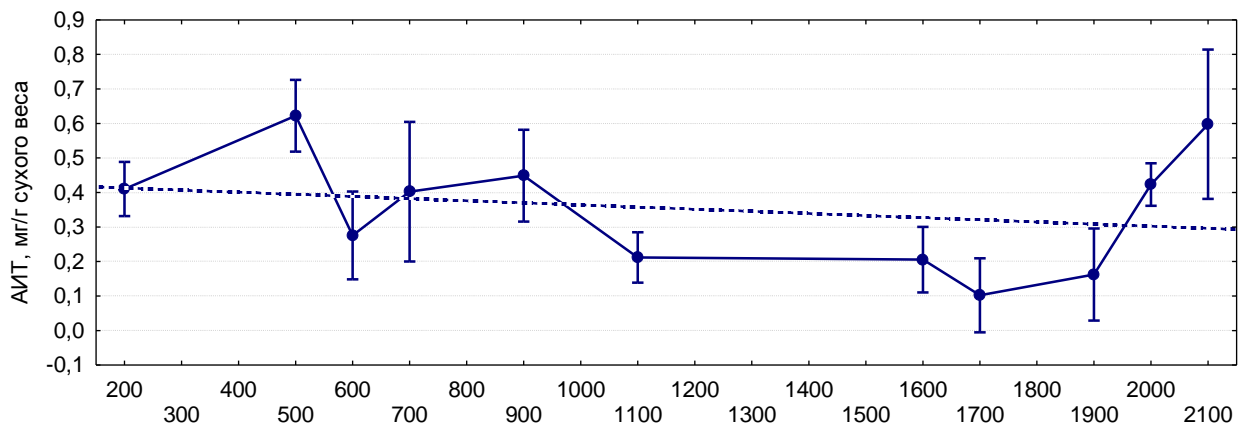
Корреляционный анализ выявил отсутствие взаимосвязи между АИТ и большинством морфологических признаков (при числе измерений $n \geq 150$) (см. табл. 24). Умеренной положительной корреляцией характеризуется связь АИТ с шириной листочка и отрицательной – с длиной соцветий. Обе эти связи, вероятно, носят опосредованный характер. Можно предположить, что у растений *A. mongholicus* АИТ в течение вегетационного периода уменьшается от фазы цветения к фазе плодоношения; к концу цветения также происходит удлинение соцветий у особей данного вида, чем и объясняется найденная в ряде случаев отрицательная связь этих признаков.

Нами проведен дисперсионный анализ изменчивости значений АИТ в различных эколого–географических условиях в зависимости от приуроченности растений к определенной абсолютной высоте. В результате выявлено, что значения этого признака в листьях у растений *A. mongholicus* в небольшой степени достоверно зависят от абсолютной высоты. Влияние фактора высоты составляет 24%.

Регрессионный анализ позволил выявить наличие недостоверной тенденции изменения АИТ при увеличении абсолютной высоты произрастания растений *A. mongholicus* в горных условиях (рис. 59 А, Б).



А



Б

Рис. 59. Изменение значений АИТ в листьях растений *Astragalus mongholicus* А) в различных эколого-географических условиях; на оси ординат расположены средние значения признака с доверительным интервалом (95%), на оси абсцисс – происхождение, номер популяции и высота н. ур. м. (м) (через запятую). Б) на разной высоте над уровнем моря; на оси ординат расположены средние значения признака с доверительным интервалом (95%), на оси абсцисс – абсолютные высоты (м).

Несмотря на некоторое увеличение средних значений АИТ у растений вида в высокогорной холодной лесостепи (рис. 59 А), наблюдается тенденция

к общему небольшому снижению значений признака при продвижении растений в горы (рис. 59 Б) (см. табл. 25). Регрессия значений АИТ не является линейной и монотонной, и недостоверна. Наличие небольшой детерминации и высокого варьирования значений позволяет отнести АИТ к четвертой группе признаков, являющихся экологическими индикаторами, что отмечено нами также у трех изученных видов из родов *Hedysarum* и *Astragalus*.

Наиболее адекватно изменчивость значений АИТ описывается при помощи расстояний наименьших взвешенных квадратов. Эта немонотонная зависимость указывает на нелинейный характер связи значений АИТ у растений на разной абсолютной высоте произрастания. Вероятно, на изменчивость значений этого признака достаточно велико влияние микроэкологических условий.

Обнаружено, что средние значения АИТ у растений *A. mongholicus* достоверно отличаются в условиях определенных типов лесостепи и уменьшаются от среднегорной умеренно–теплой до среднегорной умеренно–холодной лесостепи (рис. 60). Максимальные значения признака выявлены в условиях низкогорной умеренно–теплой лесостепи. Тем не менее, средние значения АИТ в данных местообитаниях сопоставимы со средними значениями признака в условиях высокогорной холодной лесостепи.

Минимальными средними значениями АИТ характеризуются выборки из ЦП, приуроченных к условиям среднегорной умеренно–холодной лесостепи. Средние значения АИТ, выявленные у растений, произрастающих в этих условиях в РА на высотах 1600–1900 м н. ур. м., статистически достоверно ($P = 0.99$) отличаются от значений, выявленных у растений в других типах лесостепи: умеренно–теплой (низко–и среднегорной) и высокогорной холодной. Их среднее значение близко к значениям АИТ у растений в условиях среднегорной умеренно–теплой лесостепи

(статистических отличий не обнаружено). У растений, приуроченных к трем другим типам лесостепи – равнинной, среднегорной умеренно–теплой и высокогорной холодной – достоверных отличий средних значений АИТ нами не обнаружено.

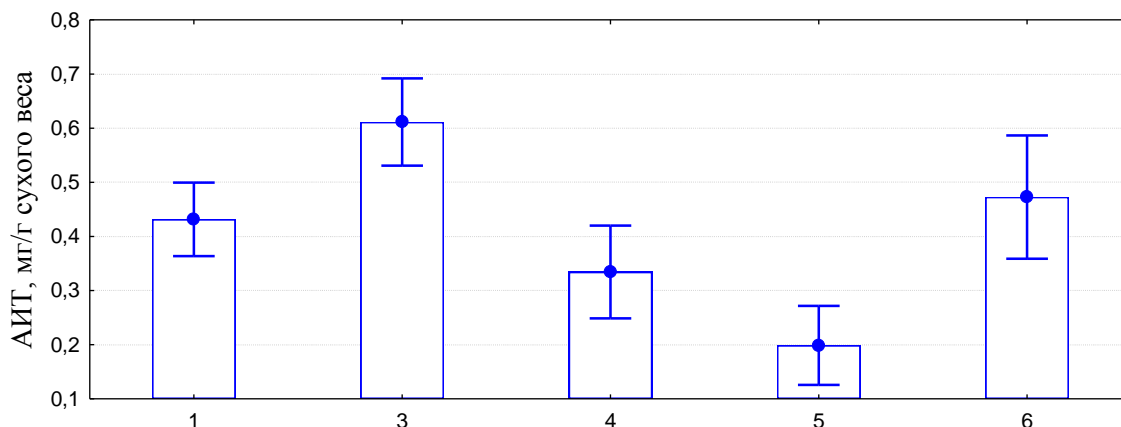


Рис. 60. Средние значения АИТ у растений *Astragalus mongholicus* в различных типах лесостепи. По оси ординат – АИТ, мг/г сухого веса; на оси абсцисс – типы лесостепи. Обозначения: 1–6 – типы лесостепи: 1 – равнинная, западно–сибирская; 3 – низкогорная умеренно–теплая; 4 – среднегорная умеренно–теплая; 5 – среднегорная умеренно–холодная; 6 – высокогорная холодная.

Таким образом, в результате исследований выявлено, что растения *A. mongholicus* при увеличении абсолютной высоты произрастания в горных условиях претерпевают определенную трансформацию, вызванную изменением морфоструктуры генеративных побегов. Морфологические изменения растений вида выражены в редукции некоторых частей и органов надземных побегов, что компенсируется увеличением числа сформированных вегетативных побегов. Активность ИТ практически не зависит от подъема растений вида в горы. Немонотонная тенденция в изменении этого признака дает основание предполагать, что активность ИТ у растений *A. mongholicus* зависит, в основном, от влияния

микрoэкологическx условий в локальных местообитаниях, а ее наименьшие значения отмечены в условиях среднегорной умеренно–холодной лесостепи в РА и РБ на высотах 1600–1700 м н. ур. м.

Выводы. В результате проведенных исследований выявлено, что изученные растения рода *Astragalus* – *A. austrosibiricus* и *A. mongholicus* – это полиморфные лесостепные виды, произрастающие в широком высотном диапазоне. Основные выявленные адаптации в горных условиях у растений этих видов заключаются в основном, в изменении пластичных морфологических структур осевых генеративных побегов при увеличении абсолютной высоты произрастания. Жизненная форма растений при этом не изменяется. Так, у растений обоих видов отмечена миниатюризация органов генеративных побегов в высотном градиенте. Адаптация к условиям высокогорий сопровождается уменьшением длины побегов и листочков, сокращением числа метамеров и соцветий на генеративных побегах. Выявленные морфологические изменения структуры осевых побегов при увеличении абсолютной высоты представляют собой комплекс приспособлений растений к условиям короткого вегетационного периода, характерного для условий высокогорья, что обеспечивает им выживание с сохранением репродуктивных способностей, наряду с другими адаптивными особенностями.

У растений четырех изученных видов в горных условиях Южной Сибири обнаружены общие признаки – экологические индикаторы, изменяющиеся исключительно в зависимости от влияния экологических условий. Это диаметр каудекса, число порядков ветвления и вегетативных побегов, соцветий на побегах и цветков в соцветиях, соотношение числа генеративных и вегетативных побегов, и АИТ.

ВЫВОДЫ

1. На основе адаптированной нами методики определения активности водорастворимых ингибиторов трипсина (АИТ) впервые проведен скрининг по данному признаку в листьях у представителей семейства Fabaceae в природных популяциях и в культуре.
2. У всех изученных представителей этого семейства в листьях обнаружена АИТ и выявлены виды с высокой (*Hedysarum* L.) и низкой (*Astragalus* L.) активностью, различающиеся по величине этого признака в 40 раз.
3. У изученных видов АИТ изменяется в течение вегетационного периода. В лесостепной и лесной зонах Западной Сибири максимум активности ИТ зафиксирован у растений в фазах бутонизации и цветения, а минимум – в фазе плодоношения, что свидетельствует об участии ИТ в процессах сезонного развития.
4. Уровень АИТ стабилен в ценопопуляции у генеративных растений в фазе цветения в конкретный вегетационный сезон, но в разные годы в одной и той же ценопопуляции активность может отличаться у растений в несколько раз, что связано с участием данной группы веществ в ответных реакциях на изменение погодных условий. Вероятность изменения значений АИТ в разные годы проведения исследований у видов *Astragalus* и *Hedysarum* целесообразно учитывать при проведении отбора форм.
5. Впервые на основе оригинальной схемы эксперимента по искусственной дефолиации выявлено изменение АИТ в ответ на стрессовые воздействия на примере видов *Hedysarum*. У растений после дефолиации динамика АИТ отличается в разных фазах сезонного развития. Повышение активности ИТ в первые 5 минут после повреждения обнаружено в фазах бутонизации и плодоношения, но не выявлено в фазе цветения, что свидетельствует о более активном участии водорастворимых ИТ в

репаративных процессах у растений в начале и конце вегетационного периода.

6. У лесостепных видов из родов *Hedysarum* и *Astragalus* по мере повышения абсолютной высоты произрастания уменьшается длина побегов. У представителей рода *Astragalus*, кроме того, уменьшается число соцветий и метамеров годичных генеративных побегов. Выявленная миниатюризация является одним из адаптивных приспособлений, сохраняющих репродуктивный потенциал растений в условиях короткого вегетационного периода высокогорий. У длиннопобеговых видов в высокогорьях выявлено увеличение диаметра каудекса за счет увеличения числа генеративных побегов у эндемичного *H. austrosibiricum* и вегетативных – у *A. mongholicus*.

7. У изученных видов из родов *Hedysarum* и *Astragalus* высоко варьируют и автономно изменяются порядок ветвления и число цветков в соцветиях. Реализация функционального потенциала этих признаков происходит ежегодно в течение периода вегетации и зависит только от воздействия внешних факторов, являясь частью приспособительного комплекса растений к экологическим условиям в пределах локальных местообитаний.

8. У видов из родов *Hedysarum* и *Astragalus* диапазон значений активности ингибиторов трипсина зависит от видовой принадлежности растений и формируется ежегодно в каждой ценопопуляции. Высокое варьирование значений признака и отсутствие взаимосвязи с морфологическими признаками позволяют утверждать, что на активность ИТ в растениях влияют только внешние условия. У изученных видов в высокогорьях АИТ не претерпевает существенного уменьшения, тем самым сохраняя защитную функцию.

9. Более высокие значения АИТ выявлены у лесостепных видов из родов *Hedysarum* и *Astragalus* в умеренно–теплых типах лесостепи. Ингибиторы трипсина более активно участвуют в жизнедеятельности у растений

A. austrosibiricus в предгорной и среднегорной, а у *A. mongholucus* и *H. gmelinii* – в низкогорной лесостепи.

10. Выявлены виды и формы растений с высокими и низкими значениями АИТ. В кормовых целях целесообразно использовать растения с низкими значениями АИТ, а образцы с высокой АИТ – после тепловой обработки, либо в качестве дополнительного источника биологически активных соединений.

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ И ПЕРЕЧЕНЬ ИСПОЛЬЗУЕМЫХ ТЕРМИНОВ

Трипсин – протеолитический фермент, катализирующий процесс расщепления пептидов и белков в организме животных и человека.

Ингибиторы – общее название веществ, подавляющих или задерживающих течение ферментативных процессов.

Протеиназы – ферменты, расщепляющие белок.

Протеолиз – распад белковых молекул.

Субстрат – исходный продукт, преобразуемый ферментом в результате специфического фермент-субстратного взаимодействия в один или несколько конечных продуктов.

Тигмоморфогенез – отклик растений на контактные воздействия.

Экстинкция – ослабление света при распространении в среде за счет процессов поглощения и рассеяния.

Онтогенетические состояния:

Прегенеративный период: p – проростки; j – ювенильные растения; v – виргинильные растения;

генеративный период: g1 – молодые генеративные растения; g2 – зрелые генеративные растения; g3 – старые генеративные растения;

постгенеративный период: s – сенильные растения; ss – субсенильные растения.

Перечень используемых аббревиатур:

| Признаки | Characteristics of plants | Abbreviation |
|------------------|---------------------------|--------------|
| Длина побегов | Length of shoot | Ls |
| Диаметр каудекса | Diameter of caudex | D |
| Длина листочков | Length of leaflets | Ll |
| Ширина листочков | Width of leaflets | Wl |
| Длина соцветий | Length of inflorescens | Li |
| Ширина соцветий | Width of inflorescens | Wi |
| Число: метамеров | The number of metameres | Nm |

| | | |
|---------------------------|--|-----|
| -«- порядков ветвления | The number of the orders of branching of the shoot | Nob |
| -«- побегов обогащения | The number of of lateral shoots | Nls |
| -«- листьев | The number of leaves | Nl |
| -«- побегов вегетативных | Number of shoots vegetative | Nv |
| -«- побегов генеративных | Number of shoots generative | Ng |
| Соотношение побегов | The ratio of shoots | Rs |
| Число соцветий на побегах | The number of inflorescens of shoots | Ni |
| Число цветков в соцветиях | The number of flowers in inflorescens | Nfl |
| АИТ | Trypsin Inhibitor Activity | TIA |

Перечень используемых сокращений:

| | |
|------------------|--|
| M | среднее значение признака |
| m | ошибка среднего значения |
| Cv, % | коэффициент вариации |
| R ² | коэффициент линейной регрессии (квадрат коэффициента множественной корреляции) |
| Rch ² | коэффициент детерминации признаков (Ростова, 2002) |
| σ | среднее квадратическое отклонение |
| min | минимальное значение признака |
| max | максимальное значение признака |
| P | доверительный уровень оценки значимости сходства и различия |
| АК | Алтайский Край |
| РА | Республика Алтай |
| РБ | Республика Бурятия |
| РХ | Республика Хакасия |
| ИО | Иркутская область |
| ЗК | Забайкальский Край |
| н. ур. м. | над уровнем моря |
| ИП | ингибиторы протеиназ |
| ИТ | ингибиторы трипсина |
| НЖ | надосадочная жидкость |
| АИТ | активность ингибиторов трипсина |
| БАПА | N ^a -бензоил-DL-аргинин-п-нитроанилид – субстрат, связывающий трипсин |
| pH | показатель кислотности среды |
| ЦП | ценопопуляции |

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агафонова, (Дорогина) О.В. Продуктивность и содержание олигомерных катехинов у *Hedysarum theinum* Krasnob. в Центральном и Юго-Западном Алтае / О.В. Агафонова (Дорогина), С.Б. Володарская (Нечепуренко) // Растительные ресурсы. – 2000. – Т. 36, вып. 3. – С. 47-52.

Агафонова, (Дорогина) О.В. Содержание флавоноидов, белка и активность ингибиторов трипсина в листьях *Trifolium pannonicum* Jacq., выращиваемого в Новосибирске / О.В. Агафонова (Дорогина), Е.В. Жмудь, Р.Е. Крогулевич, Т.С. Черникова // Растительные ресурсы. – 2002. – Т. 38, вып. 1. – С. 86-92.

Агус, Д. Правила здоровой и долгой жизни / Д. Агус. – Пер. с англ. – М.: Эксмо, 2013. – 384 с.

Александрова, И.Ф. Протеолитическая активность прорастающих семян пшеницы при тепловом стрессе / И.Ф. Александрова, А.П. Веселов, Ю.Р. Ефременко // Физиология растений. – 1999. – Т. 46. – С. 223-225.

Алексеева, Е.В. Эколого-биологические особенности *Astragalus propinquus* Schischk. В Западном Забайкалье: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Улан-Удэ, 2000. – 22 с.

Анатов, Д.М. Изменчивость морфологических признаков продуктивности зерновых злаков вдоль высотного градиента: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Астрахань, 03.02.01, 03.02.08. 2011. – 18 с.

Байтенов, М.С. Астрагалы Тянь-Шаня (состав, географические связи и основные этапы становления) / М.С. Байтенов. – Алма-Ата: «Наука» КазССР. – 1977. – 143 с.

Балагурова, Н.И. Метод определения устойчивости растительных тканей к промораживанию / Н.И. Балагурова, С.Н. Дроздов, Н.И. Хилков. Петрозаводск: Кар. ф-л АН СССР. – 1982. – 6 с.

Балнокин, В.Ф. Физиология растений: Учебник для студ. вузов / Н.Д.Алехина, Ю.В. Балнокин, В.Ф. Гавриленко и др. Под ред. И.П. Ермакова. – М.: Издательский центр «Академия», 2005. С. 510-584.

Банникова, И.А. Лесостепь Евразии (оценка флористического разнообразия). Под ред. И.А.Губанова / И.А. Банникова. – М., 1998. – 146 с.

Белан, И.А. Особенности линий сортов яровой мягкой пшеницы с пшенично-ржаной транслокацией 1RS.1BL, полученных в СИБНИИСХ / И.А. Белан, Л.П. Россеева, Н.В. Трубачеева, Е.С. Осадчая, Е.Д. Бадаева, О.В. Дорогина, Е.В. Жмудь, Ю.В. Колмаков, Н.П. Блохина, Л.А. Кравцова, Э.П. Девяткина, Л.А. Першина // Вестник ВОГИС. –2010. – Т.14, № 4. – С. 632-640.

Белозерский, М.А. Протеолитические ферменты и их ингибиторы в семенах гречихи / М.А. Белозерский, Я.Е. Дунаевский // Физиология растений. – 1999. – Т.46, №3. – С. 388-399.

Блехман, Г.И. Синтез и распад макромолекул в условиях стресса / Г.И. Блехман, Н.А. Шеламова // Успехи соврем. биологии. – 1992. – Т. 112. – С. 281-297.

Борисовская, Г.М. О некоторых чертах структурной адаптации бореальных растений к условиям Арктики / Г.М. Борисовская, О.В. Хитун // Вестн. ЛГУ. – 1986. – № 1. – С. 15-22.

Боровиков, В.П. Искусство анализа данных на компьютере. / В.П. Боровиков. – Издательство «Питер». – 2003. – 688 с.

Бородин, Е.А. Пищевые продукты из сои. Новая роль / Е.А. Бородин, Т.В. Аксенова, Н.И. Анищенко // Вестник ДВО РАН. – 2000. – № 5. – С. 72-85.

Бородин, Е.А. Исследование влияния питательных соевых коктейлей и витамина Е на биохимические показатели сыворотки крови у здоровых молодых людей / Е.А. Бородин, Г.П. Бородина, М.А. Штарберг // Дальневосточный мед. журнал. – 2003. – № 3. – С.14-17.

Ботаника. Учебник для вузов: в 4 –х т.: П. Зитте, Э.В. Вайлер, Й.В. Кадерайт, А. Брезински, К.Кернер; на основе учебника Э. Страсбургера [и др.]; пер. с нем. О.В.Артемяевой, Т.А.Власовой, И.Г.Карнаухова, Н.Б.Колесовой, М.Ю.Чередниченко. М.: Издательский центр «Академия», 2008. – Т.2. – Физиология растений / под ред. В.В.Чуба. – 496 с.

Буинова, М.Г. Структурно-функциональные особенности листа растений житняково-ковыльных степей Западного Забайкалья / М.Г. Буинова, Н.К. Бадмаева // Эколого-биологические особенности растений и фитоценозов Забайкалья. – Улан-Удэ: БНЦ СО АН СССР, 1989. – С. 28-43.

Бурень, В.М. Образование зачатков органов у пшеницы. Морфофизиологические основы устойчивости растений / В.М. Бурень Сб. науч. трудов. – М.: ТСХА, 1985. – С. 76-82.

Бурень, В.М. Развитие злаковых растений и их продуктивность / В.М. Бурень. – Л. – 1984. – С. 30.

Валуева, Т.А. Белки–ингибиторы протеиназ в семенах. Физиологические функции / Т.А. Валуева, В.В. Мосолов // Физиология растений. – 1999. – Т. 46, № 3. – С. 379-387.

Валуева, Т.А. Роль ингибиторов протеолитических ферментов в защите растений / Т. А. Валуева, В. В. Мосолов // Успехи биологической химии. – 2002. – Т.42. – С. 193-216.

Василевская, В.К. Формирование листа засухоустойчивых растений / В.К. Василевская. Ашхабад: АН Туркм. ССР. – 1954. – 182 с.

Василевская, Н.В. Структурные адаптации *Vaccinium vitis-idaea* L. к условиям Арктики. Морфофизиология специализированных побегов многолетних травянистых растений / Н.В. Василевская, М.Ю. Меньшакова // Программа и тезисы докладов Всероссийского совещания. – Сыктывкар. – 2000. – С. 48 - 50

Васильева, Л.И. Род Копеечник – *Hedysarum* L.; род астрагал – *Astragalus* L. / Л.И. Васильева // Флора Европейской части СССР. – Л., 1987. – Т.6. – С. 53-69; с. 88-90.

Вдовиченко, М.Ю. Культивированные *in vitro* корни копеечника чайного и образование в них фенольных соединений / М.Ю. Вдовиченко, И.Н. Кузовкина, Х. Пэтц, Б. Шнайдер // Физиология растений. – 2007. – Т. 54, № 4. – С. 604-613.

Верещак, Е.В. *Dianthus acicularis* Fisch. ex Ledeb. на Южном Урале. Автореф. дис... канд. биол. Наук. Уфа, 2011. 03.02.01, 03.02.08. – 14 с.

Веселов, А.П. Гормональная и антиоксидантные системы при ответе растения на тепловой шок: Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. М.: ИФР РАН, 2001. – 39 с.

Виноградова Ю.К. Инвазионные виды растений семейства Бобовых: Люпин, Галега, Робиния, Аморфа, Карагана. – М. АБФ. 2014.

Вичканова, С.А. Алпизарин-противовирусный препарат из растений рода *Hedysarum* L. / С.А. Вичканова, Л.Д. Шипулина, В.И. Глызин // Тезисы докладов научной конференции лекарственные растения в традиционной и народной медицине. – Улан-Удэ, 1987. – С. 36-38.

Вовчук, С.В. Динамика изменений активности протеиназ и ингибиторов трипсина в зерне ячменя при созревании / С.В. Вовчук, С.Ф. Лукьянюк, С.А. Игнатова // Физиол. и биохим. культ. растений. – 1983. – Т. 15, № 3. – С. 262 -266.

Войников, В.К. Стрессовые белки растений / В.К. Войников, Г.Б. Боровский, А.В. Колесниченко, Е.Г. Рихванов. Иркутск: Ин-т географии СО РАН. – 2004. – 129 с.

Волков И.В. Биоморфологические адаптации высокогорных растений. Автореф. дис....д-ра биол. наук. 03.00.16. – Экология. Новосибирск, 2008. – 32 с.

Волков, И.В. Введение в экологию высокогорных растений / И.В. Волков – Томск, 2002. – 171 с.

Волков, И.В. К пространственному подходу в изучении жизненных форм растений / И.В. Волков // *Krylovia*. – 2001. – Вып. 2, т. 3. – С.7-13.

Волков, И.В. Вопросы терминологии в экологической морфологии растений / И.В. Волков, С.Н. Кирпотин // Вестник Томского государственного педагогического университета. – 2003. – Вып. 4. – С. 61-66.

Волкова, Е.В. Реакция альпийских растений на изменение экологических условий: экспериментальные реципрокные пересадки / Е.В. Волкова, В.Г. Онипченко // Высокогорные экосистемы Тебердинского заповедника: состав, структура и экспериментальный анализ механизмов организации. Под ред. Проф. В.Н.Павлова. – М., 1999. – С.86-106.

Воскресенский, С.С. Геоморфология Сибири / С.С. Воскресенский. – М.: МГУ. – 1962. – 352 с.

Выдрина, С.Н. Род Астрагал (*Astragalus L.*) // Флора Сибири. – Т.9. Fabaceae (Leguminosae). – Новосибирск: Наука, 1994. – С. 20-71.

Высочина, Г.И. Флавоноиды дикорастущих и интродуцированных растений некоторых видов рода *Hedysarum L.* / Г.И. Высочина, Т. А. Кукушкина, Н.А. Карнаухова, И.Ю. Селютина // Химия в интересах устойчивого развития. – 2011. – Т.19, № 4. – С. 365 – 371.

Гамалей, Ю.В. Происхождение и миграция криофлор / Ю.В. Гамалей // Бот. журнал. – 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.

Гамалей, Ю.В. Транспортная система сосудистых растений / Ю.В. Гамалей. – СПб, 2004. – 422 с.

Гамцемлидзе, З.Г. Биоэкологические и ценоотические особенности субнивальных растений Казбеги / З.Г. Гамцемлидзе // Высокогорная система Казбеги. Москва-Тбилиси. – 1977. (доклады к симпозиуму 1-7 июня 1977 г.). – С. 43-49.

Гвоздецкий, Н.А. Физическая география СССР. Азиатская часть: Учеб. для студ. геогр. спец. вузов. 4-е изд. / Н.А. Гвоздецкий, Н.И. Михайлов. – М.: Высш. шк., 1987. – 448 с.

Гзогян, Л.А. Трипсиноподобные протеиназы и ингибиторы трипсина в плодовых телах высших грибов / Л.А. Гзогян, М.Т. Проскуряков, Е.В. Иевлева, Т.А. Валуева // Прикладная биохимия и микробиология. – 2005. – Т. 41, № 6. – С. 612-615.

Глотов, Н.В. Оценка генетической гетерогенности природных популяций / Н.В. Глотов // Экология. – 1983. – № 1. – С. 3-10.

Годин, В.Н. Половой полиморфизм как фактор адаптации *Pentaptylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz в Алтае–Саянской горной области. Дисс... докт. биол. наук. 03.00.05 – «Ботаника». – Новосибирск, 2009. – 447 с.

Голиков, К.А. Влияние метеорологических условий на динамику численности генеративных побегов растений альпийских пустошей / К.А. Голиков, В.Г. Онипченко. – В сб.: Высокогорные системы Тебердинского заповедника: состав, структура и экспериментальный анализ механизмов организации. (Тр. Тебердинского гос. биосферного заповедника; Вып. 15) / Под ред. Проф.В.Н. Павлова. – М., 1999. – С. 64-73.

Головкин, Б.Н. Переселение травянистых многолетников на Полярный Север. Эколого-морфологический анализ / Б.Н. Головкин. – Л., Изд-во Наука, Ленингр. Отд-ние., 1973. – 268 с.

Гончаров, Н.Ф. Новые виды рода Астрагал / Н.Ф. Гончаров // Ботанические материалы Гербария Ботанического института им. В.Л. Комарова. – Том X. – М., Л., 1947.

Горышина, Т.К. Экология растений: учеб. пособие / Т.К. Горышина – М.: Высш. Школа, 1979. – 368 с.

Гофман, Ю.Я. Определение ингибитора трипсина в семенах гороха / Ю.Я. Гофман, И.М. Вайсблей // Прикл. Биохимия и микробиология. – 1975. – Т.11, №5. – С.777-783.

Домаш, В.И. Протеиназно – ингибиторная система высших растений: свойства и биологические функции. Автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.04. – биологическая химия. – М. – 1997. – 40 с.

Домаш, В.И. Изменение активности протеолитических ферментов и ингибиторов трипсина в листьях разных видов люпина в процессе его роста и развития / В.И. Домаш, О.В. Буснюк, С.А. Забрейко // Физиол. и биохим. культ. растений. – 1993. – Т. 25, № 2. – С. 170–175.

Домаш, В.И. Содержание абсцизовой кислоты, активность протеиназ и белков-ингибиторов трипсина в прорастающих семенах фасоли в условиях водного стресса / В.И. Домаш, Р.Ф. Процко, В.А. Васюк, С.В. Шумихин, Л.В. Ермолицкая, Т.П. Шарпио // Прикл. биохим. и микробиология. – 2006. – Т. 42, № 1. – С. 106–110.

Доморощенко, М. Л. Об изменениях в стандартизации соевого шрота / М.Л. Доморощенко // Комбикорма. – 2012. – № 1. – С. 77-79.

Дорогина, О. В. Внутривидовая изменчивость трипсинингибирующей активности у некоторых представителей рода *Hedysarum* (*Fabaceae*) / О.В. Дорогина, Е.В. Жмудь // Раст. мир Азиатской России. –2008. – №2. – С. 41-46.

Дорогина, О. В. Трипсинингибирующая активность в листьях кормовых бобовых растений / О.В. Дорогина, Е.В. Жмудь // Сибирский вестник сельскохозяйственной науки. – 2010. – № 10. – С. 23–28.

Дорогина, О.В. Трипсинингибирующая активность некоторых представителей сем. *Fabaceae* / О.В. Дорогина, Е.В. Жмудь (1) // Раст. Ресурсы. – 2010. – Вып.1. – С.126-133.

Дорогина, О.В. Трипсинингибирующая активность в листьях кормовых бобовых растений / О.В. Дорогина, Е.В. Жмудь (2) // Сибирский вестник сельскохозяйственной науки. – 2010. – № 10. – С.23-28.

Дорогина, О.В. Изменчивость и специфичность электрофоретических спектров запасных белков семян представителей *Astragalus (Fabaceae)* / О.В. Дорогина, Е.В. Жмудь, Н.В. Звягина // Turczaninowia. – 2012 (15), № 4. – С. 52-57.

Дорогина, О.В. Изменчивость морфологических признаков и активности ингибиторов трипсина в листьях растений природных популяций *Hedysarum gmelinii* Ledeb., произрастающих в различных экологических условиях Горного Алтая / О.В. Дорогина, Е.В. Жмудь, Н.А. Карнаухова, Т.С. Черникова // Сиб. экол. журнал. – 2003. – №1. – С.29-32.

Дорожкин, Н.А. Влияние ингибитора протеиназ из семян люпина на *Fusarium oxysporum* / Н.А. Дорожкин, В.И. Домаш, В.И. Нитиевская, А.В. Мироненко, А.Н.Чехова // ДАН СССР. – 1985. – Т. 29. – С. 551 – 553.

Дунаевский, Я. Е. Анионные ингибиторы трипсина из покоящихся семян гречихи: выделение, специфичность действия и влияние на рост микромицетов / Я.Е. Дунаевский, Е.Б. Павлюкова, Г.А. Белякова, М.А. Белозерский (б) // Биохимия. – 1994. – Т. 59, вып. 7. – С. 990-995.

Дунаевский, Я.Е. Ингибиторы протеиназ как антистрессовые белки высших растений / Я.Е. Дунаевский, Т.А. Цыбина, Г.А. Белякова, В.И. Домаш, Т.П. Шарпио, С. А. Забрейко, М. А. Белозерский // Прикладная биохимия и микробиология. – 2005. – Т. 41, № 4. – С. 392–396.

Дунаевский, Я.Е. Свойства ингибиторов трипсина и сериновых протеиназ микромицетов, выделенных из семян гречихи / Я.Е. Дунаевский, Е.Б. Павлюкова, М.А. Белозерский (а) // Биоорганическая химия. – 1994. – Т. 20, №3. – С. 297 – 302.

Едрева, А.М. Стрессовые белки растений: PR-белки / А.М. Едрева // Физиол. растений. – 1991. – Т.38. – С. 788-799.

Жмудь Е.В. Экологическая пластичность *Astragalus mongholicus* (Fabaceae) в горах Южной Сибири / Е.В. Жмудь, О.В. Дорогина // Сибирский экологический журнал. – 2015, № 3. – С. 431-438.

Жмудь, Е.В. Состояние ценопопуляций *Astragalus sericeocanus* (Fabaceae) – эндемика восточного побережья озера Байкал / Е.В. Жмудь, Т.В. Елисафенко, Д.А. Кривенко, А.В. Верховзина, Н.В. Звягина, О.В. Дорогина // Бот. журнал. – 2012. – № 10, т. 97. – С.62-72.

Жмудь, Е.В. Содержание белка и активность ингибиторов трипсина в листьях интродуцируемых в Западную Сибирь *Hedysarum alpinum* и *H. theinum* (Fabaceae) / Е.В. Жмудь, Н.С. Зиннер // Растительные ресурсы. – 2011. – Вып. 3. – С. 103–111.

Жмудь, Е.В. Изменчивость морфологических признаков *Astragalus austrosibiricus* (Fabaceae) в Горном Алтае / Е.В. Жмудь // Растительный мир Азиатской России. – 2012. – №2 (10). – С. 49-55.

Жмудь, Е.В. Экологическая пластичность *Hedysarum gmelinii* (Fabaceae) в Горном Алтае и Хакасии / Е.В. Жмудь // Вестник Томского государственного педагогического университета (Tomsk State Pedagogical University Bulletin). – 2014. – Вып. 11 (152). – С. 220-226.

Жмудь, Е.В., Дорогина О.В. Эколого-морфологические особенности и трипсинингибирующая активность листьев *Astragalus austrosibiricus* (Fabaceae) Горного Алтая / Е.В. Жмудь // Раст. Ресурсы. – 2005.– Вып. 1. – С. 47-54.

Жмудь, Е.В. Межпопуляционная изменчивость и трипсинингибирующая активность *Hedysarum gmelinii* (Fabaceae) в Горном Алтае / Е.В. Жмудь, О.В. Дорогина, Н.А. Карнаухова // Раст. Ресурсы. – 2007.– Вып.2. – С.24-30.

Жмудь, Е.В. Содержание белка и активность ингибиторов трипсина в листьях интродуцируемых в Западной Сибири *Hedysarum alpinum* и *Hedysarum theinum* (Fabaceae) / Е.В. Жмудь, Н.С. Зиннер // Растительные ресурсы. – 2011. – Вып.3. – С. 103 – 111.

Жмудь, Е.В. Динамика трипсинингибирующей активности в листьях растений *Hedysarum theinum* Красnob. в различных эколого-географических условиях и при повреждениях / Е.В. Жмудь, Н.С. Зиннер, О.В. Дорогина // Вестник ТГУ. – 2012. – № 3(19). – С.100 – 110.

Жмудь, Е.В. Всхожесть семян некоторых видов семейства *Fabaceae* Lindl., их зараженность грибной и бактериальной микрофлорой и трипсинингибирующая активность / Е.В. Жмудь, Ю.Г. Килина (Кустова), О.В. Дорогина // Вестник Алтайского аграрного государственного Университета. – 2008. – № 5. – С. 9-15.

Жмудь, Е.В. Трипсинингибирующая активность в листьях растений копеечника альпийского при их отчуждении / Е.В. Жмудь, Ю.Г. Килина, О.В. Дорогина // Материалы VII международной научно-практической конференции «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии» (21–24 октября 2008 г.). – Барнаул, 2008. – С.90–92.

Жмудь, Е.В. Динамика содержания белка и трипсинингибирующей активности при хранении вешенки обыкновенной / Е.В. Жмудь, Е.В. Макарова, О.В. Дорогина // Хранение и переработка сельхозсырья. – 2007. – № 3. – С. 37-40.

Жмудь, Е.В. Онтогенез и эколого-морфологические особенности *Astragalus austrosibiricus* Schischk. в Горном Алтае / Е.В. Жмудь, Г.Р. Нозирова (Денисова) // Флора и растительность Алтая: Труды Южно-Сибирского ботанического сада. – 2002. – Том 7, вып.1. – Барнаул: Изд-во Алт. ун-та. – 163 с.

Жмылев, П.Ю. Биоморфология растений: иллюстрированный словарь / П.Ю. Жмылев, Ю.Е. Алексеев, Е.А. Карпухина, С.А. Баландин. – Учебное пособие. – Изд. 2-е, испр. и доп. М., 2005. – 256 с.

Жученко, А.А. Адаптивное растениеводство (эколого-генетические основы). / А.А. Жученко. – Кишинев, изд-во «Штиинца». – 1990. – 431 с

Жученко, А.А. Экологическая генетика культурных растений и проблемы агросферы (теория и практика): Монография. В 2-х томах / А.А. Жученко. – М.: ООО «Издательство Агрорус», 2004. – Том 1. – 690 с.

Зайнутдинова, Г. Ф. Белковые ингибиторы экзогенных протеиназ в тканях растений и их физиологическая роль. Автореф. дис....канд. биол. наук. – 03.00.12. Физиология и биохимия растений. –Уфа. –2001. – 24 с.

Зайцев, Г.Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике / Г.Н. Зайцев. М.: Наука, 1984. – 424 с.

Зайцев, Г.Н. Математический анализ биологических данных / Г.Н. Зайцев. М.: Наука, 1991. – 184 с.

Зверева, Г.К. Экологические особенности ассимиляционного аппарата степных растений Центральной Тувы / Г.К. Зверева // Экология. – 1986. – № 3. – С. 23-27.

Зиннер, Н.С. Биологически активные вещества *Hedysarum alpinum* L. и *H.theinum* Krasnob. (*Fabaceae*), интродуцируемых в Томскую область / Н.С. Зиннер, Т.А. Кукушкина, Г.И. Высочина, Т.П. Свиридова // Вестник Томского государственного университета. Биология. – 2010. –№4 (12). – С. 116–122.

Зиннер, Н.С. Биологические особенности *Hedysarum alpinum* L. *Hedysarum theinum* Krasnob. При интродукции в условиях лесной зоны Западной Сибири. Дисс... канд. биол. наук, 03.02.01 – Ботаника. Томск, 2011. - 176 с.

Злобин, Ю.А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений / Ю.А. Злобин. – Казань, изд-во КГУ, 1989. – 140 с.

Ибрагимов, Р.И. Влияние фитотоксичных метаболитов патогенных грибов на активность трипсиноподобных протеиназ и ингибиторов трипсина в проростках пшеницы / Р.И. Ибрагимов // Физиология и биохимия культурных растений. – 1998. – Т. 30, № 2. – С. 150-154.

Ибрагимов, Р.И. Белковые ингибиторы протеолитических ферментов и их роль в формировании гомеостатических реакций у растений. – Дис. докт. биол. наук: – 03.00.04 Биохимия. – 1999. – 249 с. Источник: <http://www.dissercat.com/content/belkovye-ingibitory-proteoliticheskikh-fermentov-i-ikh-rol-v-formirovanii-gomeostaticeskikh>

Ибрагимов, Р.И. Определение активности ингибиторов в составе комплекса с протеиназой / Р.И. Ибрагимов, В.Г. Яковлев, Р.Р. Ахметов // Физиология и биохимия культ. растений. – 1987. – Т. 19, № 1. – С. 51-53.

Ибрагимов, Ф.И. Основные лекарственные средства китайской медицины / Ф.И. Ибрагимов, В.С. Ибрагимов. – М.: Наука. – 1960. – 411 с.

Иванова, Л.А. Адаптивные признаки структуры листа растений разных экологических групп / Л.А. Иванова // Экология. – 2014. – № 2. – С. 109-118.

Ильина, В.Н. Структура популяций *Hedysarum gmelinii* Ledeb. на западной границе и в центральной части ареала / В.Н. Ильина // Известия Самарского научного центра Российской Академии наук. – 2007. – Т. 9, № 1. – С. 153-157.

Ильинская, Л.И. Биохимические аспекты индуцированной устойчивости и восприимчивости растений / Л.И. Ильинская, Н.И. Васюкова, О.Л. Озерецковская // Итоги науки и техники ВИНТИ. Сер. Защита растений. – М.: ВИНТИ, 1991. – Т 7. – С. 4-102.

Исмагилов, Ф.С. Активность протеиназ и их ингибиторов в созревающих семенах кукурузы / Ф.С. Исмагилов, Р.И. Ибрагимов // V Всесоюзный биохимический съезд. Тез. докл. Москва. – 1986. – Т. 3. – С. 205-221.

Канделинская, О.Л. Влияние эпибрасинолида на активность белков лектинового типа и протеиназно ингибиторной системы люпина (*Lupinus angustifolius* L.) при натрий - хлоридном засолении / О. Л. Канделинская, Е.Р. Грищенко, В.И. Домаш, А.Ф. Топунов // Агрехимия. – 2002. – №9. – С. 45-49.

Карнаухова, Н.А. Морфологическая и анатомическая изменчивость *Hedysarum consanguineum* DC. Морфофизиология специализированных побегов многолетних травянистых растений / Н.А. Карнаухова // Программа и тезисы докладов Всероссийского совещания. – Сыктывкар. – 2000. – С. 87-89.

Карнаухова, Н.А. Онтогенетическая структура и семенная продуктивность ценопопуляций *Hedysarum gmelinii* (Fabaceae) в Южной Сибири / Н.А. Карнаухова // Раст. ресурсы. – 2009. – Вып. 1. – С. 36-48.

Карнаухова, Н.А. Особенности развития *Hedysarum theinum* (Fabaceae) в природных условиях и при интродукции в Центральный сибирский ботанический сад (г. Новосибирск) / Н.А. Карнаухова // Раст. ресурсы. – 2007. – Вып. 3. – С. 14-24.

Карнаухова, Н.А. Онтогенетическая структура ценопопуляций *Hedysarum theinum* (Fabaceae) на Алтае / Н.А. Карнаухова, И.Ю. Селютина, Е.Г. Зибзеев // Растительные ресурсы. – 2013. – Том 49, вып.3. – С. 331-352.

Карнаухова, Н.А. Онтогенез и возрастная структура ценопопуляций *Hedysarum austrosibiricum* В. Fedtsch. в Горном Алтае и Хакасии / Н.А. Карнаухова, С.Я. Сыева // Раст. ресурсы. – 2002. – Т. 38, вып. 3. – С.10-19.

Килина (Кустова), Ю.Г. Зараженность и всхожесть семян интродуцированных бобовых растений при их длительном хранении / Ю.Г. Килина (Кустова), Е.В. Жмудь // Материалы VIII Международной научно-практической конференции «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии». – Барнаул, 19-22 октября 2009 г. – С. 299-302.

Килина, Ю.Г. Качество семян перспективных бобовых растений при их длительном хранении / Ю.Г. Килина, Е.В. Жмудь, О.В. Дорогина // Сибирский вестник сельскохозяйственной науки. – 2009. – № 1. – С. 19-25.

Киселева, А.В. Биологически активные вещества лекарственных растений Южной Сибири / А.В. Киселева, Т.А. Волхонская, В.Е. Киселев. – Новосибирск, Сиб. Отд-ние, 1991. – 136 с.

Кладницкая, Г.В. Накопление ингибиторов протеиназ в диффузатах клубней картофеля при инфицировании возбудителем фитофтороза / Г.В. Кладницкая, Т.А. Валуева, Н.В. Ермолова, Л.И. Ильинская, Н.Г. Герасимова, В.В. Мосолов // Физиология растений. – 1996. – Т. 43, № 5. – С. 701-706.

Клеточные механизмы адаптации растений к неблагоприятным воздействиям экологических факторов в естественных условиях / Под ред. Чл.-корр. НАН Украины Е.Л. Кордюм. – Киев, Наукова Думка, 2003. – 277 с.

Колесник, Л.В. Синтез и возможные функции белков растений при сверхчувствительной реакции (Обзор) / Л.В. Колесник // Физиол. растений. – 1991. – Т. 38. – С. 1005-1013.

Колесниченко, А.В. Белки низкотемпературного стресса у растений / А.В. Колесниченко, В.К. Войников. – Иркутск: Артпресс, 2003. – 196 с.

Конарев, А.В. Использование молекулярных маркеров в решении проблем генетических ресурсов растений и селекции / А.В. Конарев // Аграрная Россия. – 2006. – № 6. – С. 4-22.

Конарев, А.В. Белки семян как маркеры в решении проблем генетических ресурсов растений, селекции и семеноводства / А.В. Конарев, В.Г. Конарев, Н.К. Губарева, Т.И. Пенева // Цитология и генетика. – 2000. – Т.34, № 2. – С. 91-104.

Конарев, Ал. В. Компонентный состав ингибиторов трипсина из зерновки и листьев пшеницы / Ал. В. Конарев // Доклады ВАСХНИЛ. 1987. – № 12. – С. 6-9.

Конарев, Ал. В. Компонентный состав, геномный и хромосомный контроль ингибиторов трипсина из листьев, корней и зародышей мягкой пшеницы / Ал. В. Конарев // Сельскохозяйственная биология. – 1993, № 1. – С. 43-52.

Коротких, А.А. Создание фармацевтического препарата на основе соевого ингибитора трипсина / А.А. Коротких, И.Э. Памирский М.А., Штарберг, Е.А. Бородин. – Материалы Всероссийской научной школы для молодежи «Перспективы развития инноваций в биологии». – Владивосток. – 2010. – С. 99-103.

Котухов, Ю.А. Современное состояние популяций редких и исчезающих растений Восточного Казахстана / Ю.А. Котухов, А.Н. Данилова, О.А. Ануфриева. Современное состояние популяций редких и исчезающих растений Восточного Казахстана. – Алматы, 2006. – С. 119-135.

Кочегура, А.В. Информация о результатах селекции сортов сои на улучшение биохимического состава семян. – 2012 г. http://www.infotechno.ru/ros-soya/dok_kochegura.php

Кочетов, А.В. Молекулярные механизмы системной устойчивости растений к вирусным инфекциям и способы повышения вирусостойчивости путем трансгенеза / А.В. Кочетов, В.К. Шумный, Е.А. Трифонова // Успехи современной биологии. – 2007. – Т. 127, № 1. – С. 13-24.

Красильников, В.Н. Перспективы производства белковых нутрицевтиков / В.Н. Красильников, И.П. Гаврилюк. – В кн.: Растительный белок: новые перспективы. – М.: Пищепромиздат, 2000. – С. 24-39.

Красная книга Республики Алтай (растения): Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений / под ред. И.М. Красноборова, В.П. Седельникова. – Новосибирск. –1996. – 272 с. 23-24.

Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). Министерство природных ресурсов и экологии РФ; Федеральная служба по надзору в сфере природопользования; РАН; Российское ботаническое общество; МГУ им. М.В. Ломоносова. Гл. редколлегия: Ю.П. Трутнев и др. / Сост. Р.В. Камелин и др. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. – 855 с.

Красноборов, И.М. Новый вид рода *Hedysarum* (*Fabaceae*) из Южной Сибири / И.М. Красноборов, Г.Р. Азовцев, В.П. Орлов // Ботанический журнал. – 1985. – Т. 70, № 7. – С. 968-973.

Кривенко, Д.А. Онтогенез астрагала шелковистоседого (*Astragalus sericeocanus* Gontsch.) / Д.А. Кривенко, Е.В. Жмудь, С.Г. Казановский // Онтогенетический атлас растений: научное издание. Том VII / Мар. Гос. Ун-т; отв. и науч. ред. проф. Л.А. Жукова. – Йошкар – Ола, 2013. – С. 155-161.

Кривенко, Д.А. Филогенетические связи видов секции *Cenantrum Astragalus* L. (*Fabaceae*): молекулярно – генетический подход / Д.А. Кривенко, О.С. Дымшакова, А.Ю. Беляев, А.В. Верховина // Хромосомы и эволюция. Материалы VII конференции по кариологии, кариосистематике и молекулярной филогении и II Школы – Симпозиума молодых ученых памяти Г.А. Левитского «Хромосомы и эволюция». – Санкт – Петербург, 28-30 октября 2013 г. – С. 70-73.

Крылов, Г.В. Травы жизни и их искатели / Г.В. Крылов. – Новосибирск: Наука, Сиб. Отд-ние, 1972. – 447 с.

Крылов, П.Н. Флора Западной Сибири. Вып. VII *Rosaceae* – *Papilionaceae* / Томск. – 1933. – С. 1450-1817.

Кузнецов, В.В. Общие системы устойчивости хлопчатника к засолению и высокой температуре: факты и гипотезы / В.В. Кузнецов, Б.Т. Хыдыров, Б.В. Рошупкин, Н.Н. Борисова // Физиол. растений. – 1990. – Т. 41. – С. 374-380.

Кузнецова, Г.В. Морфогенез и ритм развития копеечников секции *Obscura* Fedtsch. в Юго-Восточном Алтае / Г.В. Кузнецова // Изв. Сиб. Отд. СО АН СССР. Сер. биол.-мед. наук. – 1970. – № 15, вып. 3. – С. 44-48.

Кузнецова, Г.В. Ритм развития и продуктивность видов рода Копеечник – *Hedysarum* L. в Юго-Восточном Алтае / Г.В. Кузнецова, Р.Я. Пленник // Ритмы развития и продуктивность полезных растений сибирской

флоры (отдельный оттиск). – Отв. ред. К.А. Соболевская. Наука, Сиб. Отд.ние. – Новосибирск. – 1975.

Кузнецова, Е.И. Экологически безопасная технология возделывания копеечника альпийского / Е.И. Кузнецова, Е.В. Дыцкова, А.А. Жученко // Вестник РГАЗУ. – 2008, № 1. – С. 36-37.

Кукушкина, Т.А. Содержание мангиферина и суммы ксантонов в растениях некоторых дикорастущих и интродуцированных видов *Hedysarum* L. / Т.А. Кукушкина, Г.И. Высочина, Н.А. Карнаухова, И.Ю. Селютина // Раст. ресурсы. – 2011. – Вып. 1. – С. 99-106.

Куликов, В.В. Лекарственные растения Алтайского края / В.В. Куликов. – 2-е изд. Барнаул, Алт. кн. Изд-во, 1975. – 205 с.

Куминова, А.В. Растительный покров Алтая / А.В. Куминова. – Новосибирск. – 1960. – 449 с.

Курбатский, В.И. / Флора Сибири. – Т.9: *Fabaceae (Leguminosae)*. – Новосибирск: Сибирская издательская фирма ВО «Наука». – 1994. – С. 153-166.

Ларин, И.В., ред. Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР / И.В. Ларин. Т. 2. – М., Л. – 1951. – 947 с.

Лархер, В. Экология растений / В. Лархер. – М.: Мир, 1978. – 378 с.

Левицкий, А.П. Методы определения ингибиторов трипсина / А.П. Левицкий // Биохимические методы исследования селекционного материала: – Сб. науч. тр. ВСГИ, 1979. – Вып. 15. – С. 68-72.

Левицкий, А.П. Распределение ингибиторов протеолитических ферментов по белковым фракциям зерна пшеницы / А.П. Левицкий, С.В. Вовчук, В.Г. Адамовская, С.В. Дымковская // Физиология и биохимия культ. растений. – 1985. – Т. 17, № 6. – С. 576-580.

Литвиненко, Н.А. Генетическая устойчивость пшеницы к фузариозу и ее связь с активностью ингибитора трипсина в зерне / Н.А. Литвиненко, В.Г.

Адамовская, О.О. Молодченкова, И.И. Мощный // Цитология и генетика. – 2002. – Т. 36, № 2. – С. 30-34.

Литвиненко, Н.А. Характер наследования ИТ и его связь с содержанием белка у гибридов озимой пшеницы / Н.А. Литвиненко, В.Г. Адамовская, С.В. Вовчук, С.В. Бирюков // Цитология и генетика. – 1999. –Т. 33, №2. – С. 33-38.

Магомедмирзаев, М.М. Введение в количественную морфогенетику / М.М. Магомедмирзаев. – М., Наука, 1990. – 266 с.

Мазуренко, М.Т. Биоморфологические адаптации растений к экстремальным условиям крайнего севера / М.Т. Мазуренко. – М., Наука, 1986. – 209 с.

Макунина, Н.И. Растительность лесостепи Западно-Сибирской равнины и Алтае-Саянской горной области: классификация, структура и ботанико-географические закономерности. Дис...д-ра биол. наук. 03.02.01 – «Ботаника». – 267 с.

Макунина, Н.И. Умеренно – холодная лесостепь Алтая / Н.И. Макунина // Turczaninowia. – 2012. – 15(1). – С.108-124.

Макунина, Н.И. Зонально-поясные типы растительных сообществ лесостепи Западной и средней Сибири / Н.И. Макунина // Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы: матер. Всерос. Конф. (Санкт-Петербург, 20-24 сентября 2011 г.). – Т.1. – СПб. 2011. – С.370-373.

Макунина, Н.И. Горная лесостепь Тувы / Н.И. Макунина, Т.В. Мальцева, Л.П. Паршутина // Растительность России. – 2007. –№ 10. – С. 61-88.

Малиновский, В.И. Физиология растений. / В.И. Малиновский. – Учеб. пособие. – Владивосток: Изд-во ДВГУ, 2004. – 106 с.

Мамаев С. А. Некоторые вопросы формирования популяционной структуры вида древесных растений / С.А. Мамаев // Экология. – 1975. № 1.– С. 39-49.

Манеев, Г.А. Некоторые черты характеристики ландшафтов переходной зоны Алтая / Г.А. Манеев // Вестник молодых ученых. – 2004, № 1. <http://e-lib.gasu.ru/vmu/archive/2004/01/47.shtml>

Маркова, Л.П. Дикорастущие полезные растения флоры Монгольской народной республики / Л.П. Маркова, Л.М. Беленовская, Т.П. Надеждина. – Т. XXIII. – Л.: Наука, 1985. – 236 с.

Медведев, С.С. Физиология растений: Учебник / С.С. Медведев – СПб.: Изд-во С.-Петербур. Ун-та, 2004. – 336 с.

Методы биохимического исследования растений / Под. ред. А.И. Ермакова. – Л., 1987. – С. 44-45.

Миркин, Б.М. Краткий курс общей экологии. Часть 1: Экология видов и популяций: учебник. / Б.М. Миркин, Л.Г. Наумова. – Уфа: Изд-во БГПУ, 2011. – 206 с.

Митрошенкова, А.Е. Ботанико-географический обзор карстовых ландшафтов Самарского Заволжья / А.Е. Митрошенкова // Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. – 2014. – № 2 (10). – С. 24-34. Электронный научный журнал <http://www.vestospu.ru>

Мосолов, В. В. Протеолитические ферменты / В. В. Мосолов, Т. А. Валуева.– М.: Наука, 1997. – 414 с.

Мосолов, В.В. Ингибиторы протеиназ в биотехнологии растений (обзор) / В.В. Мосолов, Т.А. Валуева // Прикл. Биохимия и микробиология. – 2008. – Т.44. – С.261-269.

Мосолов, В.В. Растительные белковые ингибиторы протеолитических ферментов / В.В. Мосолов, Т.А. Валуева. – М.: 1993.– 207 с.

Мосолов, В.В. Ингибиторы протеиназ из растений как полифункциональные белки (обзор) / В.В. Мосолов, Л.И. Григорьева, Т.А. Валуева // Прикл. биохимия и микробиол. – 2001. – Т. 37. – С. 643-650.

Моссе, Дж. Запасные белки семян бобовых / Дж. Моссе, Дж. К.

Пернолле. В кн.: Химия и биохимия бобовых растений / Пер. с англ. К.С. Спектрова; – Под ред. М.Н. Запрометова. – М.: Агропромиздат, 1986. – 248 с.

Мулдашев, А.А. О природоохранном статусе копеечника Гмелина *Hedysarum gmelinii* Ledeb. (*Fabaceae*) в Республике Башкортостан / А.А. Мулдашев, А.Х. Галеева, Н.В. Маслова, О.А. Елизарьева // Вестник ОГУ. – 2009. – № 6. – С. 254-257.

Нахуцришвили, Г.Ш. Экологические исследования в пессимальных условиях высокогорий Кавказа / Г.Ш. Нахуцришвили // Высокогорная система Казбеги. Москва-Тбилиси. – 1977 г. (доклады к симпозиуму 1-7 июня 1977 г). – С. 27-29.

Нахуцришвили, Г.Ш. Экология высокогорных растений и фитоценозов Центрального Кавказа / Г.Ш. Нахуцришвили. Тбилиси: «Мецниереба». – 1974. – С. 142.

Неретина, О.В. Компонентный состав видов рода *Hedysarum* (*Fabaceae*) / О.В. Неретина, А.С. Громова, И.В. Луцкий, А.А. Семенов // Раст. ресурсы. – 2004. – Т. 40, вып. 4. – С. 111-137.

Нечепуренко, И.В. Компоненты этилацетатного экстракта корней *Hedysarum theinum* Krasnob. / И.В. Нечепуренко, М.П. Половинка, О.И. Сальникова, М.Н. Покровский, Н.И. Комарова, Н.Ф. Салахутдинов, С.Б. Нечепуренко // Химия природных соединений. – 2007. – №1. – С. 6-9.

Нигмонов, М. Электрофоретическое поведение ингибиторов протеиназ семян некоторых сортов сои / М. Нигмонов // Доклады Академии Наук Таджикской ССР. – 1985. – Том XXVIII, № 11. – С. 667-670.

Новикова, Т.И. Сохранение редких и полезных растений в коллекции *in vitro* Центрального Сибирского ботанического сада / Т.И. Новикова, А.Ю. Набиева, Т.В. Полубоярова // Вестник ВОГиС. – 2008. – Том 12, № 4. – С. 564-572.

Нортроп, Д. Кристаллические ферменты / Д. Нортроп, М. Кунитц, З. Херриотт. – М. : Ин. Лит., 1950. – 346 с.

Огуреева, Г.Н. Ботаническая география Алтая / Г.Н. Огуреева. – М.: Наука, 1980. – 197 с.

Памирский, И.Э Влияние длительного приема печени, обогащенного изолятом соевого белка, на протеолитическую и трипсин – ингибиторную активность сыворотки крови / И.Э. Памирский, Р.А. Блоцкий, Р.Н. Подолько, Н.В. Шатохин, М.А. Штарберг, С.А. Штарберг, Е.А. Бородин // Тихоокеанский медицинский журнал. – 2010, № 1. – С. 72-73.
<http://cdn.scipeople.com/materials/52268/%D0%A2%D0%9C%D0%96%202010%20%E2%84%961%2072-73.pdf>

Памирский, И.Э. Влияние трипсина и ингибитора трипсина соевых бобов на свертывание крови, фибринолиз, агрегацию тромбоцитов и гемолитическую активность комплемента *in vitro* / И.Э. Памирский, М.А. Штарберг, И.Г. Белоглазова, Е.А. Бородин // Дальневосточный мед. журнал. – 2008. – № 1. – С. 98-100.

Пленник, Р.Я. Морфологическая эволюция бобовых Юго-Восточного Алтая (на примере родовых комплексов *Astragalus* L. и *Oxytropis* L.). / Р.Я. Пленник. – Новосибирск: Наука, Сиб. Отделение, 1976. – 215 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.) / Р.Я. Пленник. – В.кн.: Растительные богатства Сибири. – Наука, Сиб. Отд-ние. Новосибирск, 1971. – С. 47-58.

Полевой, В.В. Физиология растений: Учеб. для биол. спец. вузов. / В.В. Полевой. – М.: Высш. шк., 1989. – 464 с.

Поликарпов, Н. П. Климат и горные леса Южной Сибири / Н.П. Поликарпов, Н.М. Чебакова, Д.И. Назимова. – Новосибирск: Наука, 1986. – 224 с.

Положий, А.В. Реликтовые и эндемичные виды бобовых во флоре средней Сибири в аспекте ее послетретичной истории / А.В. Положий. – Новосибирск: Изд-во Сиб. отд-ния АН СССР. Сер. Биол.-мед. Наук, 1964б. – Вып. 1, №. 4. – С. 3-11.

Положий, А.В. Флорогенетический анализ среднесибирских астрагалов / А.В. Положий. – Изв. Томского отд. Всесоюзн. бот. об-ва. – 1964а. – Т. V. – С. 61 – 75.

Пособие по выращиванию и неистощительному сбору в природе лекарственно-технических растений на территории республики Алтай. / Горно-Алтайск, 2008. – 74 с.

Пыльнева, П.Н. Изучение активности ингибитора трипсина в зерне обычной и высоколизиновой кукурузы / П.Н. Пыльнева, А.П. Левицкий // Физиол. биохим. культ. раст. – 1982.– Т.14, № 4. – С. 378-381.

Пяк А.И. Петрофиты русского Алтая. – Томск, 2003. – 202 с.

Раджабов, Л.Р. Содержание белка, масла и активность ингибитора трипсина в различных сортах сои / Л.Р. Раджабов, М. Нигмонов, В.А. Шибнев // Химия природных соединений. – 1980. – №1. – С. 84-88.

Растения Центральной Азии. По материалам Ботанического института им. В.Л.Комарова АН СССР. – 1988. – Вып. 8а. Бобовые. Ч.1. / Сост. Г.П.Яковлев. – Л.: Наука, 1988. – 125 с.

Растительные ресурсы России: Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. –Т.3. Семейства *Fabaceae* – *Ariaceae*. –СПб.; М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. – 601 с.

Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование. Семейства: *Hydrangeaceae* – *Haloragaceae*. – СПб. – 1987. –328 с.

Ревина, Т.А. Выделение и характеристика нового ингибитора трипсина и химотрипсина из клубней картофеля / Т.А. Ревина, Т.А. Валуева, Н.В.

Ермолова, Г.В. Кладнищкая, В.В. Мосолов // Биохимия. – 1995. – Т. 60, вып. 11. – С. 1844-1851.

Рокицкий, П.Ф. Биологическая статистика / П.Ф. Рокицкий. Минск, Вышэйш. Школа, 1973. – 320 с.

Ростова, Н.С. Корреляции: структура и изменчивость / Н.С. Ростова. – СПб.: Изд-во С.-Пб. Ун-та, 2002. – 308 с.

Свиридова, Т.П. Интродукция флавоноидосодержащих лекарственных растений в Сибирском ботаническом саду Томского государственного университета / Т.П. Свиридова, Н.С. Зиннер // Вестник Томского государственного университета. – 2007. – № 305. – С. 211-214.

Свиридова, Т.П. Перспективы выращивания *Hedysarum alpinum* L., *Hedysarum theinum* Krasnob. в условиях Томской области / Т.П. Свиридова, Н.С. Зиннер // Вестник Томского государственного университета. Биология. – 2008. – № 2(3). – С. 5-11.

Седельников, В.П. Высокогорная растительность Алтае-Саянской горной области / В.П. Седельников. – Новосибирск: Наука, Сиб. Отд-ние, 1988. – 223 с.

Серебряков, И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений / И.Г. Серебряков. – М., 1952. – 391 с.

Семенова, Г.П. Редкие и исчезающие виды флоры Сибири: биология, охрана / Г.П. Семенова; Рос. Акад. Наук, Сиб. Отделение, Центральный сибирский ботанический сад. – Новосибирск: Академическое изд-во «Гео», 2007. – 408 с.

Сиднева, О.В. Хемотаксономическое исследование видов секции *Cenantrum* Koch. рода *Astragalus* (*Fabaceae* Lindl.) Сибири / О.В. Сиднева – Автореф. дис....канд. биол. наук, 03.00.05. – Ботаника. – Новосибирск. – 2006. – 16 с.

Сичкарь Л.А. Поиск растительных источников ингибиторов протеиназ / Л.А. Сичкарь, Л.Н. Корчагина, С.И. Дихтярев // Фармаком. – 2001. – № 1. – С. 1-4.

Соколова, Н.П. Структурные изменения у генотипов кукурузы в зависимости от освещенности / Н.П. Соколова, Г.А. Артюхова, И.В. Иванова. – В сб.: Морфо-физиологические основы устойчивости растений. – 1985. – М.: ТСХА. – С. 53-59.

Соловьева В.Ф. Содержание ингибиторов трипсина в семенах и продуктах переработки зернобобовых. Источник:

http://www.medved.kiev.ua/arh_nutr/art_2003/n03_1_13.htm.

Сыева, С. Я. Содержание химических веществ в растениях видов рода *Hedysarum* L. Горного Алтая / С.Я. Сыева, М. В. Шурова // Материалы VI Международной научно-практической конференции. – Барнаул. – 2007. – Книга 2. – С. 192-197.

Сыева, С.Я. Копеечники Горного Алтая / С.Я. Сыева, Н.А. Карнаухова, О.В. Дорогина. – Горно-Алтайск, 2008. –184 с.

Таланова, В.В. Влияние кадмия на экспрессию генов протеолитических ферментов и их ингибиторов у проростков пшеницы / В.В. Таланова, А.Ф. Титов, Л.В. Топчиева, Н.С. Репкина // Труды Карельского научного центра РАН. – 2011. – № 3. – С. 112-116.

Тарасенко, Н.Д. Генетические аспекты селекции кормовых растений / Н.Д. Тарасенко, О.В. Агафонова (Дорогина), А.В. Агафонов. – Новосибирск: Наука. – 1985. – 117 с.

Тарчевский, И.А. Метаболизм растений при стрессе / Тарчевский И.А. – Казань: ФЭН, 2001. – 448 с.

Телятьев, В.В. Полезные растения центральной Сибири / В.В. Телятьев. – Иркутск: Восточно-Сибирское книжное издательство. –1985. – 384 с.

Титов, А. Ф. Влияние низких повреждающих и закаливающих температур на активность протеолитических ферментов и ингибиторов протеиназ в листьях растений огурца / А.Ф. Титов, С.А.Фролова, В.В. Таланова // Труды Карельского научного центра РАН. – 2010. – № 2. – С. 47-51.

Титов, А.Ф. Устойчивость растений в начальный период действия неблагоприятных температур / А.Ф. Титов, Т.В. Акимова, В.В. Таланова, Л.В. Топчиева. – М.: Наука, 2006. – 143 с.

Топорова, Л.В. Состояние и перспективы производства БМВД и других добавок на основе полножирной сои / Л.В. Топорова, А.Н. Трошкин, И.В. Топорова // Птицефабрика. – 2005. – №8. – С. 33-36.

Трифенова Е.А. Молекулярные механизмы системной устойчивости растений к вирусным инфекциям и способы повышения вирусоустойчивости путем трансгенеза // Успехи современной биологии. – 2007. – Т. 127, №1. – С. 13-24.

Трунова, Т.И. Растение и низкотемпературный стресс / Т.И. Трунова // Тимирязевские чтения. – М.: Наука, 2007. – Т. 64. – 54 с.

Тулашвили, Н.И. Эколого-физиологические особенности некоторых высокогорных растений Центрального Кавказа в различных условиях местообитания / Н.И. Тулашвили, Л.Д. Хецуриани // Высокогорная система Казбеги. – Москва-Тбилиси. – 1977. (доклады к симпозиуму 1-7 июня 1977 г). – С. 39-43.

Усманов, И.Ю. Экологическая физиология растений: Учебник / И.Ю. Усманов, З.Ф. Рахманкулова, А.Ю. Кулагин. – М.: Логос, 2001. – 224 с.

Федорова, А.И. Онтогенетическая стратегия *Beckmannia syzigachne* (Steud.) Fern – вида доминанта прибрежно-водной растительности Лено – Виллойского междуречья / А.И. Федорова, М.М. Черосов // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2012. – Т. 14. №1(9). – С. 2307-2309.

Федченко, Б.А. Обзор видов рода *Hedysarum* / Б.А. Федченко. – Санкт-Петербург. – 1902. – С. 3-167.

Фисенко, Г.В. Биологическая ценность растительных белково-витаминных добавок / Г.В. Фисенко, О.В. Кощаева, А.В. Лунева, И.А. Петенко // Научный журнал КубГАУ. – 2014. – № 97 (03) <http://ej.kubagro.ru/2014/03/pdf/88.pdf>

Фролова, С.А. Влияние низкотемпературного закаливания на активность протеолитических ферментов и их ингибиторов в листьях проростков пшеницы и огурца / С.А. Фролова, А.Ф. Титов В. В., Таланова // Физиология растений. – 2011. – Т. 58, № 2. – С. 208-212.

Фролова, С.А. Влияние низкой температуры на активность протеиназно-ингибиторной системы растений. – Автореф....дис. канд. биол. наук, Петрозаводск. – 2008. – 23 с.

Хабибуллин, С.И. Активность ингибиторов экзогенных протеиназ в клубнях и листьях картофеля в связи с устойчивостью к колорадскому жуку. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. 03.00.12. Физиология и биохимия растений. – Уфа, 2003. – 24 с.

Хамидуллина, Е.А. Качественный состав сапониновой фракции из надземной части *Hedysarum alpinum* L. / Е.А. Хамидуллина, С.В. Зинченко, А.А. Семенов // Растительные ресурсы. – 2002. – Т. 38, вып. 1. – С. 78-81.

Хлуднев, Д.В. Поведение белка-ингибитора α -амилазы 2 из зерна пшеницы при прорастании / Д.В. Хлуднев, В.В. Мосолов // Физиология растений. – 1992. – Т.39. – С.120-125.

Чиркова, Т.В. Физиологические основы устойчивости растений / Т.В. Чиркова. – СПб.: СПбГУ, 2002. – 244 с.

Чуб, В.В. Рост и развитие растений / В.В. Чуб. – В кн.: Физиология растений: Под ред. И.П.Ермакова. – М.: Издательский центр «Академия», 2005. – 640 с. Учебник для студ. вузов. – С. 416-508.

Чхубианишвили, Е.И. Структурно-функциональные особенности листьев луговых растений в условиях высокогорий Малого Кавказа / Е.И. Чхубианишвили, Ш.Ш. Чанишвили, Н.Ф. Качарава, Г.Ш. Бадридзе // Физиология и биохимия культ. растений. – 2009. –Т. 41, № 2. – С. 132-139.

Шакирова, Ф.М. Неспецифическая устойчивость растений к стрессовым факторам и ее регуляция / Ф.М. Шакирова. Уфа: Гилем, 2001. – 160 с.

Шафранова, Л.М. Биоморфология растений и ее влияние на развитие экологии / Л.М. Шафранова, Л.Е. Гатцук, Н.И. Шорина. – М. МГПУ. – 2009. – 86 с.

Шевелуха, В.С. Периодичность роста сельскохозяйственных растений и пути ее регулирования / В.С. Шевелуха. – М.: Колос, 1980. – 454 с.

Серебренников, О.Н. Белково-витаминно-минеральный концентрат на основе полножировой сои в кормлении лактирующих коров. Дис. ...канд. биол. наук. 06.02.02 – Кормление сельскохозяйственных животных и технология кормов. – М. 2009. – 119 с. – Источник: Научная библиотека диссертаций и авторефератов disserCat <http://www.dissercat.com/content/belkovo-vitaminno-mineralnyi-kontsentrat-na-osnove-polnozhirovoi-soi-v-kormlenii-laktiruyush#ixzz3v8M066MJ>

Шильяк Д.Д. Децентрализованное управление сложными системами / Д.Д. Шильяк. – 1994. – Пер. с англ. М.: Мир., 1994. – 575с.

Шмальгаузен, И.И. Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора) / И.И. Шмальгаузен. – М.: Наука, 1968. – 445 с.

Шурова, М.В. Содержание химических веществ в растениях видов рода *Hedysarum* L. Горного Алтая / М.В. Шурова, С.Я. Сыева // Новые достижения в химии и химической технологии растительного сырья: материалы III Всерос. конф. (23-27 апр. 2007 г.). – Барнаул, 2007. – Кн. 2. – С. 170-174.

Экологический мониторинг: Состояние окружающей среды Томской области в 2009 году / Авторы: Гл. ред. А.М. Адам, редкол.: В.А. Коняшкин, С.Н. Воробьев; Департамент природн. ресурсов и охраны окружающ. среды Том. обл., ОГУ «Облкомприрода». – Томск: Издательство «Оптимум», 2010. – 164 с.

Экологический мониторинг: Состояние окружающей среды Томской области в 2010 году / Авторы: Гл. ред. А.М. Адам, редкол.: В.А. Коняшкин, С.Н. Воробьев, Ю.В. Лунева; Департамент природн. ресурсов и охраны окр. среды Том. обл., ОГУ «Облкомприрода». – Томск: Издательство «Графика ДТР», 2011. – 144 с.

Эрст, А.А. Эколого-географическая изменчивость копеечника чайного и особенности его размножения в культуре *in vitro* / А.А. Эрст, Т.В. Железниченко, Т.И. Новикова, О.В. Дорогина, Е.В. Банаев // Сибирский экологический журнал. – 2014. – № 1. – С. 87-92.

Яковлев, Г.П. Бобовые земного шара / Г.П. Яковлев. – Л.: Наука, 1991. – 144 с.

Ямалеев, А.М. Активность трипсиноподобных протеиназ и их ингибиторов в созревающих семенах пшеницы при заражении пыльной головней / А.М. Ямалеев, Р.И. Ибрагимов // Доклады ВАСХНИЛ. – 1986. – № 5. – С. 9-11.

Abdeen, A. Multiple insect resistances in transgenic tomato plants over-expressing two families of plant proteinase inhibitors / A. Abdeen, A. Virgos, E. Olivella, J. Villanueva., X. Aviles, R. Gabarra, S. Prat // Plant Mol. Biol. – 2005. – Vol. 57. – P. 189-202.

Abdel-Meguid, M. Proteases as Targets for Therapy / M. Abdel-Meguid, K. von der Helm, B.D. Korant, J.C. Cheronis. – Berlin: Springer-Verlag. 2000.

Abhay, M.H. Successive Use of Non-Host Plant Proteinase Inhibitors Required for Effective Inhibition of *Helicoverpa armigera* Gut Proteinases and

Larval Growth. / M.H. Abhay, P.G. Ashok, G.P. Aparna, S.G. Vidya, N.S. Mohini, K.R. Prabhakar, V.D. Vasanti // *Plant Phys.* – 1999. – Vol. 121. № 2. – P. 497-506.

Ackerly D.D. The evolution of Plant Ecophysiological Traits: Recent Advances and Future Directions / D.D. Ackerly, S.A. Dudley, S.E. Sultan, J. Schmitt, J.S. Coleman, C.R. Linder, D.R. Sandquist, M.A. Geber, A.S. Evans, T.E. Dawson, M.J. Lechowich // *BioScience.* – 2000. – Vol.50, № 11. – P 979-995.

Akbasheva, O. E. Parameters of plasma blood proteolysis and phenotypes of alpha1-proteinase inhibitor in children with duodenal ulcer / O. E. Akbasheva // *Biomed. Khim.* – 2007. – V. 53, № 3. – P. 338-344.

Alarson, J.J. The Influence of Plant Age On Wound Induction of Proteinase Inhibitors in Tomato / J.J. Alarson, M. Malone // *Physiologia Plantarum.* – 1995. – Vol. 95. – P. 423-427.

Alizadeh, H. Changes in trypsin inhibitory activity of developing seed parts and pod of red kidney bean / H. Alizadeh, D.W.M. Leung, Y. Edwards // *Agronomy New Zealand.* – 2012. – Vol. 42. – P. 171-180.

Anderson, R.L. Compositional changes in trypsin inhibitors, phytic acid, saponins and isoflavones related to soybean processing. / R.L. Anderson, W.J., Wolf // *J. Nutr.* – 1995. – Vol. 125(3 Suppl). – P. 581S-588S.

Armstrong, W.B. Development of the Bowman - Birk inhibitor for oral cancer chemoprevention and analysis of Neu immunohistochemical staining intensity with Bowman-Birk inhibitor concentrate treatment / W.B. Armstrong, X.S. Wan, A.R. Kennedy, T.H. Taylor, F.L. Meyskens // *Laryngoscope.* – 2003.– Vol. 113, № 10. – P. 1687-1702.

Ashton, P. M. S. Leaf adaptations of some *Shorea* species to sun and shade // / P. M. S. Ashton, G.P. Berlyn // *New Phytologist.* 1992. Vol. 121. № 4. – P. 587-596.

Balaguer, L. Population divergence in the plasticity of the response of *Quercus coccifera* to the light environment. / L. Balaguer, E. Mart´inez-Ferri, F. Valladares // *Functional Ecology.* – 2001. – Vol. 15, № 1. – P. 124-135.

Baquedano, F. J. Phenotypic plasticity blurs ecotypic divergence in the response of *Quercus coccifera* and *Pinus halepensis* to water stress. / F.J., Baquedano, F. Valladares, F.J. Castillo / European Journal of Forest Research. – 2008. – Vol. 127, № 6. – P. 495-506.

Barbero, M. Biogeography, ecology and history of Mediterranean *Quercus ilex* ecosystems / M. Barbero, R. Loisel, P. Quezel / Vegetatio. – 1992. – Vol. 99-100, № 1. – P. 19-34.

Bazzaz, F.A. Plant in Changing environments: Linking Physiological, Population, and Community Ecology / F.A. Bazzaz. – 1996. – Cambridge University Press, Cambridge. – 313 p.

Beekwilder, J. Characterization of potato proteinase inhibitor II reactive site mutants / J. Beekwilder, B. Schipper, P. Bakker, D. Bosch, M. Jongsma / Eur. J. Biochem. – 2000. – Vol. 267, № 7. – P. 1975-1984.

Benedict J.H. Plants, Genes and Crop Biotechnology. – In M.J. Chrispeels and D.E. Sadava (eds.), Jones and Bartlett Publishers, Sudbury MA, USA, 2003. – P. 414-445.

Birk, Y. Plant Protease Inhibitors / Y. Birk // Significance in Nutrition, Plant Protection, and Genetics Engineering Paperback. – 2003. – 165 p.

Bode, W. Structural basis of the endoprotease - protein inhibitor interaction. / W. Bode, R. Huber // Biochim. Biophys. Acta. – 2000. – Vol. 7, № 1477(1-2). – P. 241-252.

Bonito, A. Relationship between acorn size and seedling morphological and physiological traits of *Quercus ilex* L. from different climates / A. Bonito, L. Varone, L. Gratani / R. Borchers, C.W. Ackersen / Photosynthetica. – 2011. – Vol. 49, № 1. – P. 75-86.

Borchers, R. Trypsin inhibitor. IV. Occurrence in seeds of the *Leguminosae* and other seeds / R. Borchers, C.W. Ackersen // Arch. Biochem. Biophys. – 1947. – Vol. 13. – P. 291-293.

Brown, W.E. Isolation and characterisation of wound-induced trypsin inhibitor from alfalfa leaves / W.E. Brown, C.A. Ryan // *Biochem.* – 1984. – V. 23, № 15. – P. 3418-3422.

Carasco, I.F. Sequential expression of trypsin inhibitors in developing fruit of compea (*Vigna unguiculata*) / I.F. Carasco, I. Xavier-Filho // *Ann. Botany.* – 1981. – V.47, № 2. – P. 259-256.

Carlini, C.R. Plant toxic proteins with insecticidal properties. A review on their potentialities as bioinsecticides / C.R. Carlini, de Sa M.F. Grossi // *Toxicon.* – 2005. – Vol. 40. – P. 1515-1539.

Carter, R.R. Urease and trypsin inhibitor activity in soybeans as effected by extrusion / R.R. Carter, P.J. Cox // *Proc. Aust. Soc. Anim. Prod.* – 1984. – Vol. 15. – P. 661.

Carter, T.H. Ratnoff Cabbage Seed Protease Inhibitor: A Slow, Tight-Binding Inhibitor of Trypsin With Activity Toward Thrombin, Activated Stuart Factor (Factor Xa), Activated Hageman Factor (Factor XIIa), and Plasmin / T. H. Carter, A. B. Everson, D. Oscar // *Blood.* – 1990. – Vol. 75, № 1 (January 1). – P. 108-115.

Caruso, C. Induction of pathogenesis – related proteins in germinating wheat seeds infected with *Fusarium culmorum* / C. Caruso, G. Chilosi, C. Caporale // *Plant. Sci.* – 1999. – Vol. 140. – P. 87-97.

Catoni, R. Physiological, morphological and anatomical trait variations between winter and summer leaves of *Cistus* species / R. Catoni, L. Gratani, L. Varone // *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants.* – 2012. – Vol. 207. – P. 442-449.

Chan, Y.S. A thermostable trypsin inhibitor with antiproliferative activity from small pinto beans / Y.S. Chan, Y. Zhang, T.B. Ng // *Journal of Enzyme Inhibition and Medicinal Chemistry.* – 2014. – Vol. 29, №4. – P. 485-490.

Chandrashekharaiyah, K. S. Physico-Chemical and Antifungal Properties of Trypsin Inhibitor from the Seeds of *Mucuna Pruriens* / K.S. Chandrashekharaiyah // Oriental Journal of Chemistry. – 2013. – Vol. 29, № 3. – P.1061-1070.

Cleveland, T.E. Partial Purification of Proteinase Inhibitors from Wounded Tomato Plants / T.E. Cleveland, L.L. Black // Plant Physiol. – 1982. – Vol. 69. – P. 537-542.

Coldwell, M.M. Internal filters: prospect for UV – acclimation in higher plants / M.M. Coldwell, R.E. Robberecht, S.D. Lint // Physiol. Plant. – 1983. – Vol. 58. – P. 445-450.

Cordell, S. Physiological and morphological variation in *Metrosideros polymorpha*, a dominant Hawaiian tree species, along an altitudinal gradient: the role of phenotypic plasticity / S. Cordell, G. Goldstein, D. Mueller-Dombois, D. Webb, P.M. Vitousek // Oecologia. – 1998. – Vol. 113. – P. 188-196.

Costa, H.P.S. JcTI-I: a novel trypsin inhibitor from *Jatropha curcas* seed cake with potential for bacterial infection treatment / H.P.S. Costa, J.T.A. Oliveira, D.O.B. Sousa, J.K.S. Morais, F.B. Moreno, A.C.O. Monteiro-Moreira, R.A. Viegas, I.M. Vasconcelos // Front. Microbiol. – 2014. – Vol. 5. – P. 1-12.

Courtney, J. M. Morphological responses to simulated wind in the genus Brassica (Brassicaceae): allopolyploids and their parental species 1 / J.M. Courtney M. Piglucci // American Journal of Botany. – 2005. – Vol. 92, № 5. – P. 810-818.

Creelman, R.A. Oligosaccharins, brassinolides, and jasmonates: nontraditional regulators of plant growth, development, and gene expression. / R.A. Creelman, J.E. Muller // Plant Cell. – 1997. – Vol. 9. – P. 1211-1223.

Cruz de Cavalho, M.H. Aspartic Protease in Leaves of Common Bean (*Phaseolus vulgaris* L.) and Cowpea (*Vigna unguiculata* L.): Enzymatic Activity, Gene Expression, and Relation to Drought Susceptibility / M.H. Cruz de Cavalho, A. d'Arcy-Lameta, H. Roy-Macauley, M. Gareil, H. El Maarouf, A.-T. Pham-Thi, Y. Zuily-Fodil // FEBS Lett. – 2001. – Vol. 492. – P. 242-246.

Cusido, R.M. Effect of salinity on soluble protein, free amino acids and nicotine contents in *Nicotiana rustica* L. / R.M. Cusido, J. Palazon, T. Altobella, C. Morales // *Plant Soil*. – 1987. – Vol. 102. – P. 55-60.

Dale, M. P. The ecophysiology of *Veronica chamaedrys*, *V. montana* and *V. officinalis*. I. Light quality and light quantity / M.P. Dale, D.R. Causton // *Journal of Ecology*. – 1992. – Vol. 80, № 3. – P. 483-492.

Davidson, A. M., Jennions M., Nicotra A. B. Do invasive species show higher phenotypic plasticity than native species and, if so, is it adaptive? A meta-analysis / A.M. Davidson, M. Jennions, A.B. Nicotra // *Ecology Letters*. – 2011. – Vol. 14, № 4. – P. 419-431.

De la Vega, P. Plant genetic adaptedness to climatic and edaphic environment / P. De la Vega // *Adaptation in Plant Breeding* / Ed. P.M. A. Tigerstedt. – 1997. – P. 27-38.

De Leo, F. Opposite Effects on *Spodoptera littoralis* Larvae of High Expression Level of a Trypsin Inhibitor in Transgenic Plants / F. De Leo, M.A. Bonade-Bottino, L.R. Ceci, R. Gallerani, L. Jouanin // *Plant Physiol*. – 1998. – Vol. 118. – P. 997-1004.

De Leo, F. PLANT-PIs: a database for plant protease inhibitors and their genes / F. De Leo, M. Volpicella, F. Lucciulli, S. Liuni, R. Gallerani, L.R. Ceci // *Nucl. Acids Res*. – 2002. – Vol. 30. – P.347-348.

Dean, R.T. Cellular degradative processes / R.T. Dean. Chapman & Hall Ltd, London. Res. scient. CRC. – 1978. – P. 10-185.

Dengler, N.G. Comparative histological basis of sun and shade leaf dimorphism in *Helianthus annuus* / N.G. Dengler // *Canadian Journal of Botany*. – 1980. – Vol. 58. – P. 717-730.

DeWalt, S. J. Biomass allocation, growth, and photosynthesis of genotypes from native and introduced ranges of the tropical shrub *Clidemia hirta* / S.J. DeWalt, J.S. Denslow, J.L. Hamrick // *Oecologia*. – 2004. – Vol. 138, № 4. – P. 521-531.

Doherty, F. J. The ubiquitin-proteasome pathway of intracellular proteolysis / F.J. Doherty, S. Dawson, R.J. Mayer // J. Essays Biochem. – 2003. – Vol. 38. – P. 51-63.

Doi, M. Purification and Characterization of Two Benzoyl-L-Tyrosine p-Nitroanilide Hydrolases from Etiolated Leaves of *Zea mays* L. / M. Doi, Y. Shioi // Plant Physiol. – 1987. – Vol. 84. – P.770-774.

Dokka, M.K. Hemagglutinating Activity of Trypsin Inhibitors From the Seeds of *Abelmoschus moschatus* L. / M.K. Dokka, G. Konala, S.P. Davuluri // International Journal of Advanced Research. – 2014. – Vol. 2. Issue 6. – P. 892-903.

Dombrowski, J.E. Salt Stress Activation of Wound-Related Genes in Tomato Plants / J.E. Dombrowski // Plant Physiol. – 2003. – V. 132. – P. 2098-2107.

Dong, T.T.X. Phylogeny of *Astragalus* in China: Molecular Evidence from the DNA Sequences of 5S rRNA Spacer, ITS, and 18S rRNA / T.T.X. Dong, X.Q. Ma, C. Clarke, Z.H. Song, Z.N. Ji, C.K. Lo, K.W. K. Tsim // J. Agric. Food Chem. – 2003. – Vol. 51. – P. 6709-6714.

Dowling, W.L. *Brassica napus* Transcript Encoding a Protein Related to the Kunitz Protease Inhibitor Family Accumulates upon Water Stress in Leaves, Not in Seeds / W.L. Dowling, F. Mauxion, M.O. Fauvarque, M.P. Reviron, D. Vienne, N. Vartanian, J.A. Giraudat // Plant J. – 1992. – V.2. – P.658-693.

Dube, M. La plasticite phenotypique des caracteres anatomiques foliaires chez le *Festuca rubra* L. (Poaceae). / M. Dube, P. Morisset // Can. J. Bot. –1996. – Vol. 74. – P. 1708-1718.

Dulittle, R.F. Proteins / R.F. Dulittle // Scient.Amer. – 1985. – V. 253, №4. – P.88-99.

Edreva, A. Pathogenesis – related proteins: research progress in the last 15 years / A. Edreva // Gen. Appl. Plant Physiology. – 2005. – Vol. 31(1–2). – P.105-124.

Ee, K.Y. Characterisation of trypsin and α -chymotrypsin inhibitors in Australian wattle seed (*Acacia victoriae* Bentham). K.Y./ Ee, J. Zhao, A. Rehman, S. Agboola // Food Chemistry. – 2008. – Vol. 107. – P. 337-343.

Emery, R.J.N. Phenotypic plasticity of stem elongation in two ecotypes of *Stellaria longipes*, the role of ethylene and response to wind / R.J.N. Emery, D.M. Reid, C.C. Chinnappa // Plant, Cell and Environment. – 1994. – Vol. 17, № 6. – P. 691-700.

Erlanger, B.F. The preparation and properties of two new chromogenic substrates of trypsin / B.F. Erlanger, N. Kokowski, W. Cohen // Arch. Biochem Biophys. – 1961. – Vol. 95. – P. 271-278.

Evans, J. R. Leaf anatomy enables more equal access to light and CO₂ between chloroplasts / J.R. Evans // New Phytologist. – 1999. – Vol. 143, № 1. – P. 93-104.

Evans, J. R. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C₃ plants / J R. Evans // Oecologia. – 1989. – Vol. 78, № 1. – P. 9-19.

Fan, S. Characteristics of plant proteinase inhibitors and their applications in combating phytophagous insects / S. Fan, G. Wu // Bot. Bull. Acad. Sin. – 2005. – Vol. 46. – P. 273-292.

Fang, E.F. Isolation of a New Trypsin Inhibitor from the Faba Bean (*Vicia faba* cv. Giza 843) with Potential Medicinal Applications / E.F. Fang, A.E. Hassanien, J.H. Wong, C. Shui Fern Bah, S.S. Soliman, T.B. Ng // Protein & Peptide Letters. – 2011. – Vol. 18, № 9. – P. 64-72.

Fernanda, M.M. Proximate composition, amino acid content and haemagglutinating and trypsin-inhibiting activities of some Brazilian *Vigna unguiculata* (L) Walp cultivars / M.M. Fernanda, J. Oliveira, M.T.A. Matos, R.T. Moreira, I.M. Vasconcelos // Journal of the Science of Food and Agriculture. – 2000. – Vol. 80, № 4. – P. 453-458.

Ferreira, R.B. Effect of osmotic stress on protein turnover in *Lemna minor* fronds / R.B. Ferreira, N.M. Shaw // Planta. – 1989. – Vol. 179, № 3. – P. 456-465.

Filippetti, A. Breeding strategies for seed protein content and trypsin inhibitors inferred from combining ability and heterosis in test-crosses of *Vicia faba* / A. Filippetti, G.H. Azadegan, C. de Pace // Plant Breeding. –1999. – Vol. 118. – P. 411-416.

Franco, O.L. Effects of soybean Kunitz trypsin inhibitor on the cotton boll weevil (*Anthonomus grandis*) / O.L. Franco, D.C. Simoni, C.P. Magalhães, A.C.S. Monteiro, C. Bloch, M.R. Francislete, O.B. Osmundo, R.G. Monnerat, M.F. Grossi-de-Sa // Phytochemistry. – 2004. – Vol. 65, № 1. – P. 81-89.

Fu, H.C. *Hedysarum gmelinii* Ledebour / H.C. Fu // Flora of China. – 2010. – Vol. 10. – P. 515-522.

Gratani, L. Physiological and morphological leaf trait variations in two Apennine plant species in response to different altitudes. / L. Gratani, R. Catoni, G. Pirone, A.R. Frattaroli, L. Varone // Photosynthetica. – 2012. – Vol. 50, № 1. – P. 15-23.

Gratani, L. Morphological, anatomical and physiological leaf traits of *Q. ilex*, *P. latifolia*, *P. lentiscus*, and *M. communis* and their response to Mediterranean climate stress factors / L. Gratani, R. Catoni, L. Varone // Botanical Studie. – 2013. – Vol. 54. – P. 1-12.

Gratani, L. Leaf plasticity in response to light of three evergreen species of the Mediterranean maquis / L. Gratani, F. Covone, W. Larcher // Trees—Structure and Function. – 2006. – Vol. 20, № 5. – P. 549-558.

Gratani L. Structural and functional plasticity of *Quercus ilex* seedlings of different provenances in Italy / L. Gratani, M. Meneghini, P. Pesoli, M.F. Crescente // Trees—Structure and Function. – 2003. – Vol. 17, № 6. – P. 515-521.

Green, T.R. Wound-induced proteinase inhibitor in plant leaves: a possible defense mechanism against insects / T.R. Green, C.A. Ryan. // Science. – 1972. – Vol. 175. – P. 776-777.

Guerrero, F.D. Turgor-responsive gene transcription and RNA levels increase rapidly when pea shoots are wilted. Sequence and expression of three

inducible genes / F.D. Guerrero, J.T. Jones, J.E. Mullet // Plant Mol. Biol. – 1990. – Vol.15. – P. 11-26.

Gutierrez-Campos, R., J.A. The use of cysteine proteinase inhibitors to engineer resistance against potyviruses in transgenic tobacco plants / R. Gutierrez-Campos, J.A. Torres-Acosta, L.J. Saucedo-Arias, M.A. Gomez-Lim // Nature Biotech. – 1999. – Vol. 17. – P. 1223-1226.

Hacker, J. Inflorescences of alpine cushion plants freeze autonomously and may survive subzero temperatures by supercooling / J. Hacker, U. Ladinig, J. Wagner, G. Neuner // Plant Sci. – 2011. – Vol. 180, № 1. – P. 149-156.

Haq, S.K. Protein proteinase inhibitor genes in combat against insects, pests, and pathogens: natural and engineered phytoprotection / S.K. Haq, S.M. Atif, R.H. Khan // Arch Biochem Biophys. – 2004. – Vol. 431. – P. 145-159.

Harsulkar A.M. Successive use of non-host plant proteinase inhibitors required for effective inhibition of *Helicoverpa armigera* Gut proteinases and larval Growth / A.M. Harsulkar, A.P. Giri, A.G. Patankar, V.S. Gupta, M.N. Sainani, P.K. Ranjekar, V.V. Deshpande // Plant Physiol. – 1999. – Vol. 121. – P. 497-506.

Hayashi, K. Growth characteristics and silviculture in *Quercus mongolica* var. *crispula* Blume / K.Hayashi In Handbook for Hardwood, K. Sakaguchi, Ed., Association For Promotion of Forest Science. Tokyo, Japan. – 1985. – P. 122-128.

Heing, B. Different Classes of Proteases Are Involved in the Response to Drought of *Phaseolus vulgaris* L. Cultivars Differing in Sensitivity / B. Heing, K. Ugrinovicc, J. Sustar-Vozlic, M. Kidric // J. Plant Physiol. – 2004. – Vol. 161. – P. 519-530.

Higo, M. Regeneration behaviors of tree species of secondary stands regenerated on sites disturbed by Typhoon 15: based on the proportion of advanced regeneration, growth rate, and seedling density in closed mature stands. / M. Higo // Journal of the Japanese Forestry Society. – 1994. – Vol. 76. – P. 531-539.

Hikosaka, K. Nitrogen partitioning in the photosynthetic apparatus of *Plantago asiatica* leaves grown under different temperature and light conditions: similarities and differences between temperature and light acclimation / K. Hikosaka // *Plant and Cell Physiology*. – 2005. – Vol. 46, № 8. – P. 1283-1290.

Hirose, T. Maximizing daily canopy photosynthesis with respect to the leaf nitrogen allocation pattern in the canopy / T. Hirose, M. J. A. Werger // *Oecologia*. – 1987. – Vol. 72, № 4. – P. 520-526.

Hochachka, P.W. “Construction” of cell metabolism. Biochemical adaptation / P.W. Hochachka, N. S. Somero. Princeton: Univ. press. –1984. – P. 20. <http://www.ias.ac.in/jgenet/Vol85No3/237.pdf>; http://www.scielo.org/ve/scielo.php?pid=S0004-06222001000300009&script=sci_arttext

Huang, D.J. Antioxidant and antiproliferative activities of sweet potato (*Ipomoea batatas* [L.] Lam ‘Tainong 57’) constituents / D.J. Huang, C.D. Lin, H.J. Chen, Y.H. Lin // *Bot. Bull. Acad. Sin.* – 2004. – Vol. 45. – P. 179-186.

Huber, H. Spatial structure of stoloniferous herbs: an interplay between structural blue-print, ontogeny and phenotypic plasticity / H. Huber, S. Lukacs, M.A. Watson // *Plant Ecol.* – 1999. – Vol. 141. – P. 107-115.

Hulme, P.E. Phenotypic plasticity and plant invasions: is it all Jack? / P.E. Hulme // *Functional Ecology*. – 2008. – Vol. 22, № 1. – P. 3-7.

Hwang, D.L.R. Rapid release of protease inhibitors from soybeans. Immunochemical quantitation and parallels with lectins / D.L.R. Hwang, N.K. Yang, D.E. Foard // *Plant Physiol.* – 1978. – Vol. 61, № 1. – P. 30-34.

Izquierdo-Pulido, M.L. Oryzacystatin and other proteinase inhibitors in rice grain: potential use as a fish processing aid / M.L. Izquierdo-Pulido, T.A. Haard, J. Hung – Chu, N.F. Haard // *J.Ag.Food Chem.* – 1994. – Vol. 42. – P. 616-621.

Jouanin, L. Transgenic plants for insect resistance / L. Jouanin, M. Bonade-Bottino, C. Girard, et al. // *Plant Sci.* – 1998. – Vol. 131. – P. 1-11.

Jung, J.-L. Sunflower (*Helianthus annuus* L.) pathogenesis – related proteins. Induction by aspirin (acetylsalicylic acid) and characterization / J.-L. Jung, B. Fritting, G. Hahne // *Plant Physiol.* – 1993. – Vol. 101. – P. 873-880.

Kakade, M.L. Contribution of trypsin inhibitors to the deleterious effects of unheated soybeans fed to rats / M.L. Kakade, D.E. Hoffa, I.E. Liener // *J. Nutr.* – 1973. – Vol. 103. – P.1772-1778.

Kansal, R. Purification, characterization and evaluation of insecticidal potential of trypsin inhibitor from mungbean (*Vigna radiate* L. Wilczek) seeds / R. Kansal, R.N. Gupta, K.R. Koundal, K. Kuhar, V.K. Gupta // *Acta Physiol. Plant.* – 2008a. – Vol. 30. – P. 761-768.

Kansal, R. Purification and characterization of trypsin inhibitor from *Cicer arietinum* L. and its efficacy against *Helicoverpa armigera* / R. Kansal, M. Kumar, K. Kuhar, R.N. Gupta, B. Subrahmanyam, K. R. Koundal, V.K. Gupta // *Braz. J. Plant Physiol.* – 2008б. – Vol. 20, № 4. – P. 313-322.

Kauss, H. Influence of salicylic acid on the induction of competence for H₂O₂ elicitation. Comparison of ergosterol with other elicitors / H. Kauss, W. Jeblick // *Plant Physiol.* – 1996. – Vol. 111. – P. 755-763.

Kawecki, T. J. Conceptual issues in local adaptation / T.J. Kawecki, D. Ebert // *Ecology Letters.* – 2004. – Vol. 7, № 12. – P. 1225-1241.

Kennedy, A.R. Chemopreventive agents: protease inhibitors / A.R. Kennedy // *Pharmacol. Ther.* – 1998 a. – Vol. 78, № 3. – P. 167-209.

Kennedy, A.R. The Bowman-Birk inhibitor from soybeans as anticarcinogenic agent / A.R. Kennedy // *Am. J. Clin. Nutr.* – 1998 б. – Vol. 68, № 6. – P. 1406-1412.

Kim, J.-Y. Protease Inhibitors from Plants with Antimicrobial Activity / J.-Y. Kim, S.-C. Park, I. Hwang, H. Cheong, J.-W. Nah, K.-S. Hahm, Y. Park // *Int. J. Mol. Sci.* – 2009. – Vol. 10, № 6. – P. 2860-2872.

Klomklao, S. Extraction, purification and properties of trypsin inhibitor from Thai mung bean (*Vigna radiata* (L.) R. Wilczek) / S. Klomklao, S. Benjakul, H. Kishimura, M. Chaijan // Food Chemistry. – 2011. – Vol. 129. – P. 1348-1354.

Koiwa, H. Regulation of protease inhibitors and plant defense. / H. Koiwa, R.A. Bressan, P.M. Hasegawa // Trends Plant Sci. – 1997. – Vol. 2. – P. 379-384.

Kolb, R.M. Parameters affecting the early seedling development of four neotropical trees under oxygen deprivation stress / R.M. Kolb, A. Rawyler, R. Braendle // Ann Bot. – 2002. – Vol. 89, № 5. – P. 551-558.

Konarev, A. Insect and Fungal Enzyme Inhibitors in Study of Plant Variability and Evolution / A. Konarev // Czech. J. Genet. Plant Breed., –2000. – Vol. 2, № 36. – P. 1-3.

Konijn, A.M. Further purification and mode of action of a goitrogenic material from soybean flour / A.M. Konijn, B. Gerchon, K. Guggenheim // J.Nutr. – 1973. – Vol. 103. – P. 378-383.

Kvet, J. Canopy development in stands of *Typha latifolia* L. and *Phragmites communis* Trin. in South Moravia / J. Kvet, J. Svoboda, K. Fiala // Hidrobiologia. – 1969. – Vol. 10. – P. 63-75.

Kuss, P. Spatial isolation and genetic differentiation in naturally fragmented plant populations of the Swiss Alps / P. Kuss, A.R. Pluess, H.H. Aegisdottir, J. Stöcklin // Journal of Plant Ecology. – 2008. – Vol. 1. – P. 149-159.

Lajolo, F.M. Genovese M.I. Nutritional significance of lectins and enzyme inhibitors from legumes / F.M. Lajolo, M.I. Genovese // J. Agric. Food Chem. – 2002. – Vol. 23, № 50 (22). – P. 6592-6598.

Lancaster, L.H. Suppression of lung inflammation in rats by prevention of NF-kappaB activation in the liver / L.H. Lancaster, J.W. Christman, T.R. Blackwell, M.A. Koay, T.S. Blackwell // Inflammation. –2001. – Vol. 25, № 1. – P. 25-31.

Lankinen, A. In vitro pollen competitive ability in *Viola tricolor*: temperature and pollen donor effects / A. Lankinen // *Oecologia*. – 2001. – Vol. 128. – P. 492-498.

Larcher W., Kainmuller C., Wagner J. Survival types of high mountain plants under extreme temperatures / W. Larcher, C. Kainmuller, J. Wagner // *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*. –2010. – Vol. 205, № 1. – P. 3-18.

Lawrence, P.K. Plant protease inhibitors in control of phytophagous insects / P.K. Lawrence, K.R. Koundal // *Electron. J. Biotechnol.* – 2002. –Vol. 5. – P. 93-109.

Lee, M.C. A novel two-chain proteinase inhibitor generated by circularization of a multidomain precursor protein / M.C. Lee, M. J. Scanlon, D.J. Craik, M.A. Anderson // *Nat. Struct. Biol.* – 1999. – Vol. 6, № 6. – P. 526-530.

Leung, D.G. Protease inhibitors: current status and future prospects. / D. Leung, G. Abbenante, D.P. Fairlie // *J. Med. Chem.* – 2000. – Vol. 43. – P. 305-341.

Liener, L.E. Protease inhibitors In *Toxic Constituents of Plant Foodstuffs*, 2nd Ed. (I.E. Liener ed.) / L.E. Liener, M.L. Kakade. – 1980. –Academic Press, New York. – P. 7-71.

Lindstedt, K. A. Proteolysis of the Pericellular Matrix. A Novel Element Determining Cell Survival and Death in the Pathogenesis of Plaque Erosion and Rupture / K.A. Lindstedt, M.J. Leskinen, P.T. Kovanen // *Arterioscler. Thromb Vasc. Biol.* – 2004. – Vol. 24. – P. 1350-1358.

Liu, S.-B. Vegetative Storage Protein with Trypsin Inhibitor Activity Occurs in *Sapindus mukorassi*, a Sapindaceae Deciduous Tree / S.-B. Liu, X.-C. Wang, M.-J. Shi, Y.-Y. Chen, Z.-H. Hu, W.-M. Tian // *Journal of Integrative Plant Biology*. – 2009. – Vol. 51, № 4. – P. 352-359.

Longuetaud, F. Crown plasticity reduces inter-tree competition in a mixed broadleaved forest / F. Longuetaud, A. Piboule, H. Wernsdorfer, C. Collet // European Journal of Forest Research. – 2013. – Vol. 132. – P. 621-634.

López, Y.N. Light Intensity and Activity of Trypsin Inhibitors in Amaranth Leaves and Seeds / Y.N. López, A.B. Labra, J. Délano-Frier, E.P. Barrios // Artículo Científico Rev. Fitotec. Mex. – 2004. – Vol. 27 (2). – P. 127-132.

Lorensen, E. The Appearance of New Active Forms of Trypsin Inhibitor in Germinating Mung Bean (*Vigna radiata*) Seeds / E. Lorensen, R. Prevosto, K.A. Wilson // Plant Physiol. – 1981. – Vol. 68. – P. 88-92.

Lorito, M. Proteinase inhibitors from plants as a novel class of fungicides. / M. Lorito, R.M. Broadway, C.K. Hayes, S.L. Woo, C. Noviello, D.L. Williams, G.E. Harman // Mol. Plant - Microbe Int. – 1994. – Vol. 7. – P. 525-527.

Losso, J.N. The biochemical and functional food properties of the Bowman-birk inhibitor / J.N. Losso // Crit. Rev. Food Sci. Nutr. – 2008. – Vol. 48, № 1. – P. 94-118.

Macedo M.R. L., Sa C.M., Freire M.G.M. Parra J.R.P. A kunitz-type inhibitor of coleopteran proteases, isolated from *Adenanthera pavonina* L. seeds and its effect on *Callosobruchus maculatus* / M.R.L. Macedo, C.M. Sa, M.G.M. Freire, J.R.P. Parra // J. Agric. Food Chem. – 2004. – Vol. 52. – P. 2533-2540.

Madamanchi, N.R. Induced systemic resistance in plants / N.R., Madamanchi, J. Kus. In: G.T. Cole, H.C. Hoch, ed. // The fungal spore and disease initiation in plants and animals. – 1991. – New York. Plenum Press. – P. 347-362.

Maggo, S. Purification and characterization of protease inhibitor from rice bean (*Vigna umbellata*) / S. Maggo, S.P. Malhotra, K. Dhawan, R. Singh // J. Plant Biochem. Biotech. – 1999. – Vol. 8. – P. 61-64.

Mandal, S. Precursor of the inactive 2S seed storage protein from the Indian mustard *Brassica juncea* is a novel trypsin inhibitor. Characterization, post-translational processing studies, and transgenic expression to develop insect-

resistant plants / S. Mandal, P. Kundu, B. Roy, R.K. Mandal // J. Biol. Chem. – 2002. – Vol. 277. – P. 37161-37168

Markesteijn, L. Light-dependent leaf trait variation in 43 tropical dry forest tree species / L. Markesteijn, L. Poorter, F. Bongers // American Journal of Botany. – 2007. – Vol. 94, № 4. – P. 515-525.

Martinez, D.E. Vasuclar Cysteine Proteases of Wheat (*Triticum aestivum* L.) Are Common to Leaf Senescence Indused by Different Factors / D.E. Martinez, C.G. Barnoll, V. Girtic, J.J. Guiamet // J. Exp. Bot. – 2007. – Vol. 58. – P.1099-1107.

Matos, F. S. Phenotypic plasticity in response to light in the coffee tree / F.S. Matos, R. Wolfgramm, F.V. Goncalves, P.C. Cavatte, M.C. Ventrella, F.M. DaMatta // Environmental and Experimental Botany. – 2009. – Vol. 67, № 2. – P. 421-427.

McClendon, J.H. The control of leaf morphology and the tolerance of shade by woody plants / J.H. McClendon, G.G. McMillen // Botanical Gazette. – 1982. – Vol. 143, № 1. – P. 79-83.

McClendon, J.H. The relationship between the thickness of deciduous leaves and their maximum photosynthetic rate / J.H. McClendon // American Journal of Botany. – 1962. – Vol. 49. – P. 320-322.

Mendes, M.M. Acclimation of *Myrtus communis* to contrasting Mediterranean light environments—effects on structure and chemical composition of foliage and plant water relations / M.M. Mendes, L.C. Gazarini, M.L. Rodrigues // Environmental and Experimental Botany. – 2001. – Vol. 45, № 2. – P. 165-178.

Metraux, J.P. Systemic acquired resistance / J.P. Metraux, C. Nawrath, T. Genoud // Euphytica. – 2002. – Vol. 124. – P. 237-243.

Meyre D., Drought-adaptive mechanisms involved in the escape/tolerance strategies of *Arabidopsis erecta* Landsberg and Columbia ecotypes and their F 1 reciprocal progeny / D. Meyre, A. Leonardi, G. Brisson, N. Vartanian // Journal of Plant Physiology. – 2001. – Vol. 158. –P. 1145-1152.

Michaud, H. Variation in the genetic structure and reproductive biology of holm oak populations / H. Michaud, R. Lumaret, F. Romane // *Vegetatio*. – 1992. – Vol. 99-100, № 1. – P. 107-113.

Miller, B.L. Partial Purification and Characterization of Endoproteases from Senescing Barley Leaves / B.L. Miller, R.C. Huffaker // *Plant Physiol.* – 1981. – Vol. 68. – P. 930-936.

Miyagi, Y. Trypsin inhibitor activity in commercial soybean products in Japan / Y. Miyagi, S. Shinjo, R. Nishida, C Miyagi, K. Takamatsu, T. Yamamoto, S. Yamamoto // *J. Nutr. Sci. Vitaminol (Tokyo)*. – 1997. – Vol. 43, № 5. – P.575-580.

Molina-Montenegro, M.A. Higher plasticity in ecophysiological traits enhances the performance and invasion success of *Taraxacum officinale* (dandelion) in alpine environments / M.A. Molina-Montenegro, J. Penuelas, S. Munn, E. Bosch, J. Sardans // *Biological Invasions*. – 2012. – Vol. 14, № 1. – P. 21-33.

Morris, K. Salicylic acid has a role in regulating gene expression during leaf senescence / K. Morris, S.A.-H. Mackerness, T. Page // *Plant J.* – 2000. – Vol. 23. – P. 677-685.

Morris S.Z. Physiological and genetic Studies with trypsin inhibitor of Corn (*Zea mays* L.) / S.Z. Morris. A master's thesis. Department of Agronomy. Kansas State University, Manhattan, Kansas. – 1978. – 46 P.

Morsi, E.I. Legume seed protease inhibitors: their functions, actions and characteristics / E.I. Morsi, A. Fotoh // *Egyptian Journal of Biology*. – 2001. – Vol. 3. – P. 164-173.

Mulkey S. S. Percy R. W. Interactions between acclimation and photoinhibition of photosynthesis of a tropical forest understory herb, *Alocasia macrorrhiza*, during simulated canopy gap formation / S.S. Mulkey, R.W. Percy // *Functional Ecology*. – 1992. – Vol. 6. – P. 719-729.

Muni K., Prasad D., Prasad S. Antimicrobial activity of a trypsin inhibitor from the seeds of *Abelmoschus moschatus* L. / K. Muni, D. Prasad, S. Prasad // Int. J. Curr. Microbiol. App. Sci. – 2014. – Vol. 3, № 5. – P. 184-199.

Murdock, L.L. Lectins and protease inhibitors as plant defenses against insects / L.L. Murdock, R.E. Shade // J. Agric. Food Chem. – 2002. – Vol. 50. – P. 6605-6611.

Nahum, S. Phenotypic plasticity and gene diversity in *Pistacia lentiscus* L. along environmental gradients in Israel / S. Nahum, M. Inbar, G. Ne'eman, R. Ben-Shlomo // Tree Genetics and Genomes. – 2008. – Vol. 4, № 4. – P. 777-785.

Navas, M.–L. Plasticity of whole plant and leaf traits in *Rubia peregrina* in response to light, nutrient and water availability / M.–L. Navas, E. Garnier // Acta Oecologica. – 2002. – Vol. 23, № 6. – P. 375-383.

Neves, V.A. Changes in protein fractions, trypsin inhibitor and proteolytic activity in the cotyledons of germinating Chickpea / V.A. Neves, E.J. Lourenço // Archivos Latinoamericanos de Nutrición. – 2001. – Vol. 51, № 3. – P. 269-275.

Nichols, L. Coronary artery aneurysm: a review and hypothesis regarding etiology / L. Nichols, S. Lagana, A. Parwani // Arch. Pathol. Lab. Med. – 2008. – Vol. 132, № 5. – P. 823-828.

Niinemets, U. A review of light interception in plant stands from leaf to canopy in different plant functional types and in species with varying shade tolerance / U. Niinemets // Ecological Research. – 2010. – Vol. 25, № 4. – P. 693-714.

Niinemets, U. Photosynthetic acclimation to simultaneous and interacting environmental stresses along natural light gradients: optimality and constraints / U. Niinemets, F. Valladares // Plant Biology. – 2004. – Vol. 6, № 3. – P. 254-268.

Niinemets, U. An analysis of light effects on foliar morphology, physiology, and light interception in temperate deciduous woody species of contrasting shade tolerance. / U.

Niinemets, O. Kull, J.D. Tenhunen // *Tree Physiology*. – 1998. – Vol. 18, № 10. – P. 681-696.

Niinemets, U. Leaf-level phenotypic variability and plasticity of invasive *Rhododendron ponticum* and non-invasive *Ilex aquifolium* co-occurring at two contrasting European sites / U. Niinemets, F. Valladares, R. Ceulemans // *Plant, Cell and Environment*. – 2003. – Vol. 26, № 6. – P. 941-956.

Norton, G. Proteinase Inhibitors. / G. Norton. In J.P.F. D'Mello, C. M. Duffus, J.H. Duffus (eds.) *Toxic Substances in Crop Plants*. The Royal Society of Chemistry. – 1991. – P. 68-106.

Ogaya, R. Leaf mass per area ratio in *Quercus ilex* leaves under a wide range of climatic conditions / R. Ogaya, J. Peñuelas // *Acta Oecologia*. – 2007. – Vol. 31. – P. 168-173.

Oleksyn, J. Growth and physiology of *Picea abies* populations from elevational transects: common garden evidence for altitudinal ecotypes and cold adaptation / J. Oleksyn, J. Modrzyński, M.G. Tjoelker, R. Zytkowski, P.B. Reich, P. Karolewski // *Functional Ecology*. – 1998. – Vol. 12, № 4. – P. 573-590.

Page, D. Trypsin Inhibitor Activity Measurement: Simplifications of the Standard Procedure Used For Pea Seed / D. Page, L. Quillien, G. Duc // *Crop Sci*. – 2000. – Vol. 40. – P. 1485-1489.

Palmroth, S. Structural adaptation rather than water conservation was observed in Scots pine over a range of wet to dry climates / S. Palmroth, F. Berninger, E. Nikinmaa, J. Lloyd, P. Pulkkinen, P. Hari // *Oecologia*. – 1999. – Vol. 121, № 3. – P. 302-309.

Parelle, J. Intra- and interspecific diversity in the response to waterlogging of two co-occurring white oak species (*Quercus robur* and *Q. petraea*) / J. Parelle, O. Brendel, Y. Jolivet, E. Dreyer // *Tree Physiology*. – 2007. – Vol. 27. – P. 1027-1034.

Parida, A.K. Salt-Stress Induced Alterations in Protein Profile and Protease Activity in the Mangrove *Bruguiera parviflora* / A.K. Parida, A.B. Das, B. Mitra, P. Mohanty // Z. Naturforsch. – 2004. – Vol. 59. – P. 408-414.

Park, Y. Kunitz - type serine protease inhibitor from potato (*Solanum tuberosum* L. cv. Jopung) / Y. Park, B.H. Choi, J.S. Kwak, C.W. Kang, H.T. Lim, H.S. Cheong, K.S. Hahm // J. Agric. Food Chem. – 2005. – Vol. 53. – P. 6491-6496.

Pazlopez, C. M. Common beans cooked at high altitudes have higher trypsin inhibitor activity and lower protein digestibility than beans cooked at sea level / C.M. Pazlopez. Honors Thesis, May, 2012; – Research Honors Program. of Cornell University Источник: <http://dspace.library.cornell.edu/bitstream/1813/29093/2/Pazlopez,%20Claudia%20M.%20-%20%20Research%20Honors%20Thesis.pdf>

Pesic, M.B. Influence of Different Genotypes on Trypsin Inhibitor Levels and Activity in Soybeans / M.B. Pesic, B.V. Vucelic-Radovic, M.B. Barac, S.P. Stanojevic, V.A. Nedovic // Sensors. – 2007. – Vol. 7, № 1. – P. 67-74.

Pesoli, P. Responses of *Quercus ilex* from different provenances to experimentally imposed water stress / P. Pesoli, L. Gratani, W. Larcher // Biologia Plantarum. – 2003. – Vol. 46, № 4. – P. 577-581.

Pham, T.-C. Trypsin inhibitor in the aleurone grains of *Cucurbita pepo* var. *Patissonina* (White Bush) cotyledons / T.-C. Pham, L. Konopska-Waliszkiewicz, J. Leiuk // Biochem. Physiol. Pflanz. – 1986. – Vol. 181. – P.565-569.

Piergiovanni, A.R. Polymorphism of trypsin and chymotrypsin binding loops in Bowman Birk inhibitors from common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) / A.R. Piergiovanni, I. Galasso // Plant Science. – 2004. – Vol. 166. – P. 1525-1533.

Pigliucci, M. Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation / M. Pigliucci, C.J. Murren, C.D. Schlichting // J. Exp. Biol. – 2006. – Vol. 209. – P. 2362-2367.

Pintado, A. Exploring phenotypic plasticity in the lichen *Ramalina capitata*: morphology, water relations and chlorophyll content in North- and Southfacing populations / A. Pintado, F. Valladares, L.G. Sancho // *Annals of Botany*. – 1997. – Vol. 80, № 3. – P. 345-353.

Podlech, D. A taxonomic revision of the genus *Astragalus* L. (*Leguminosae*) in the Old World / D. Podlech, Sh. Zarre, M. Ekici, A.A. Maassomi, A. Sytin. Vienna: Natural History Museum. – 2013. – Vol. 1. – P. 1-822.

Polanowski, A. Isolation and partial amino acid sequence of the trypsin inhibitor from seeds of *Cucurbita maxima* / A. Polanowski, T. Wilusz, B. Nienartowitz, E. Cieslar, A. Slominska, K. Nowak // *Acta Biochim. Pol.* – 1990. – Vol. 27. – P.371-382.

Ponstein, A.S. A novel pathogen – and wound-inducible tobacco (*Nicotiana tabacum*) protein with antifungal activity / A.S. Ponstein, S.A. Bres-Vloemans, M.B. Sela-Buurlage // *Plant Physiol.* – 1994. – Vol. 104. – P. 109-118.

Poorter, H. A method to construct dose-response curves for a wide range of environmental factors and plant traits by means of a metaanalysis of phenotypic data / H. Poorter, U. Niinemets, A. Walter, F. Fiorani, U. Schurr // *Journal of Experimental Botany*. – 2010. – Vol. 61, № 8. – P. 2043-2055.

Poorter, L. Architecture of Iberian canopy tree species in relation to wood density, shade tolerance and climate / L. Poorter, E. Lianes, M. Moreno-de las Heras, M. A. Zavala // *Plant Ecology*. – 2012. – Vol. 213, № 5. – P. 707-722.

Prat, S. Gene expression during tuber development in potato plants / S. Prat, W.B. Frommer, R. Hofgene, M. Keil, J. Kossman, M. Koster-Topfer, X.J. Liu, B. Muller, H. Pena-Kortes, M. Rocha-Sosa // *FEBS Letters*. – 1990. – Vol. 268, № 2. – P.334-338.

Pui, Y.Y. Molecular identification of *Astragalus membranaceus* at the species and Locality levels / Y.Y. Pui, S.K. Hoi // *Journal of Ethno-pharmacology*. – 2006. – № 106. – P. 222-229.

Puzstai, A. Metabolism of trypsin inhibitory proteins in the germinating seeds of kidney bean (*Phaseolus vulgaris*) / A. Puzstai // *Planta*. – 1971. – Vol. 96. – P. 317-325.

Rackis, J.J. Biologically active components // *Soybeans: chemistry and technology* / J.J. Rackis / Eds A K Smith, S. J. Circle / AVJ Publ. Co. Nestport. Connecticut. – 1972. – P.158-169.

Reena, K. Trypsin inhibitor activity in developing and germinating seeds of *Dolichos biflorus* L. / K. Reena, K. N. Amarjit, S. Shilpa // *Journal of Food Legumes*. – 2014. – Vol. 27. – P. 264-267.

Richardson, M. The protease inhibitors of plants and microorganisms. / M. Richardson // *Phytochemistry*. – 1977. – Vol. 16. – P. 159-169.

Richardson, M. Seed storage proteins: The Enzyme inhibitors. / M. Richardson. *In* L.J. Rogers (ed.). *Methods in Plant Biochemistry*. – 1991. –Vol. 5. *Amino Acids, proteins and Nucleic Acids*. New York: Academic Press. – P. 259-305.

Robert, L.A. Compositional Changes in Trypsin inhibitors, phytic acid, saponins and isoflavones related to soybean processing / L.A. Robert, J.W. Walter // *J. Nutr*. – 1995. – Vol. 125, № 3. – P. 5815-5885.

Roy, D.N. Evidence isolation, purification and properties of a trypsin inhibitor in *Lathyrus sativus* / D.N. Roy, S.P. Rao // *J. Agr. Food. Chem*. – 1971. – Vol. 19, №2. – P. 257-261.

Ryan, C.A. Oligosaccharide signal: from plant defence to parasite offence / C.A. Ryan // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 1994. – Vol. 91. – P. 1-2.

Ryan, C.A. Proteinase inhibitors in plant leaves; a biochemical model for pest-induced natural plant protection. / C.A. Ryan // *Trends Biochem. Sci*. – 1978. – № 5. – P.148-150.

Ryan, C.A. Proteolytic enzymes and their inhibitors in plant / C.A. Ryan // *Annu. Rev. Plant Physiol*. – 1973. – Vol. 24. – P. 173-196.

Ryan, C.A. The search for the proteinase inhibitor-inducing factor, PIIF / C.A. Ryan // *Plant Mol. Biol.* – 1992. – Vol. 19, № 1. – P. 123-133.

Ryan, C.A. The systemic signalling pathways: differential activation of plant defensive genes / C.A. Ryan // *Biochim. Biophys. Acta.* – 2000. – Vol. 1477. – Pp. 112-121.

Saarikoski, P. A wound-inducible gene from *Salix viminalis* coding for a trypsin inhibitor / P. Saarikoski, D. Clapham, S. von Arnold // *Plant. Mol. Biol.* – 1996. – Vol. 3L. – P.465-478.

Sack, L. The functional morphology of juvenile plants tolerant of strong summer drought in shaded forest understories in southern Spain / L. Sack, P. J. Grubb, T. Marañón // *Plant Ecology.* – 2003. – Vol. 168, № 1. – P. 139-163.

Sack, L. How strong is intracanalopy leaf plasticity in temperate deciduous trees? / L. Sack, P.J. Melcher, W.H. Liu, E. Middleton, T. Pardee // *American Journal of Botany.* – 2006. – Vol. 93, № 6. – P. 829-839.

Sagili, R.R. Effects of soybean trypsin inhibitor on hypopharyngeal glandprotein content, total midgut protease activity and survival of the honey bee (*Apis mellifera* L.) / R.R. Sagili, T. Pankiw, K. Zhu-Salzman // *Journal of Insect Physiology.* – 2005. – Vol. 51. – P. 953-957.

Salve, R.V. Effect of Different Pretreatment on Trypsin Inhibitor Activity and Nutritional Composition of Moth Bean and its Utilization in Fortified Cake / R.V. Salve, Z.M. Mehrajfatema // *World Journal of Dairy & Food Sciences.* – 2011. – Vol. 6, № 2. – P. 212-218.

Sanchez-Gómez, D. Functional traits and plasticity in response to light in seedlings of four Iberian forest tree species / D. Sanchez-Gómez, F. Valladares, M.A. Zavala // *Tree Physiology.* – 2006. – Vol. 26, № 11. – P. 1425-1433.

Sanchez-Serrano, J.J. Nucleotide sequence of proteinase inhibitor II encoding cDNA of potato (*Solanum tuberosum*) and its mode of expression / J.J.

Sanchez-Serrano, R. Schmidt, J. Schell, L. Willmitzer // Mol. Gen. Genet. –1986. – Vol. 203. – P. 15-20.

Santos, M.M. Michael acceptors as cysteine protease inhibitors / M.M. Santos, R. Moreira // Mini Rev. Med. Chem. – 2007. – Vol. 7, № 10. – P. 1040-1050.

Santos, P.O. In vitro evaluation of antifungal activity of soybean (*Glycine max*) seed coat proteins / P.O. Santos, I.S. Santos, V.M. Gomes, O.L.T. Machado, K.V.S. Fernandes, J. Xavier-Filho, A.E.A. Oliveira // Journal of Stored Products Research. – 2008. – Vol. 44. – P. 310-315.

Sathe, S. K. Studies on trypsin and chymotrypsin inhibitory activities, hemagglutinating activity, and sugars in the Great Northern bean (*Phaseolus vulgaris* L.). / S.K. Sathe, D.K. Salunkhe // Journal of Food Science. – 1981. –Vol. 46, № 2. – P. 626-629.

Scheepens, J. F. Genotypic and environmental variation in specific leaf area in a widespread Alpine plant after transplantation to different altitudes / J.F. Scheepens, E.S. Frei, J. Stocklin // Oecologia. – 2010. – Vol. 164, № 1. – P. 141-150.

Schlichting, C.D. Phenotypic plasticity in plants / C.D. Schlichting // Plant Species Biology. – 2002. – Vol. 17. – P. 85-88.

Schulze, E.D. Whole-plant responses to drought / E.D. Schulze // Austral. J. Plant Physiol. –1986. – Vol.13. – P.127-141.

Shamei, Z.E. Influence of Wound Injury on Accumulation of Proteinase Inhibitors In Leaf And Stem Tissues of Two Processing Tomato Cultivars / Z.E. Shamei, J.W. Wu, N.F. Haard // Journal of Food Biochemistry. – 1996. –Vol. 20. – P. 155-171.

Shewry, P.R. Tuber storage proteins / P.R. Shewry // Ann. Bot. – 2003. – Vol. 91. – P. 755-769.

Silva, D.C.G. Evidence of ecotypic differentiation between populations of the tree species *Parapiptadenia rigida* due to flooding / D.C.G. Silva, M.C.C.G.

Carvalho, P.M. Ruas, C.F. Ruas, M.E. Medri // Genet. Mol. Res. – 2010. – Vol. 9, № 2. – P. 797-810.

Sin, S.F. Expression of proteinase inhibitor II proteins during floral development in *Solanum americanum* / S.F. Sin, M.L. Chye // Planta. – 2004.–Vol. 219. – P. 1010-1022.

Soares-Costa, A. A sugarcane cystatin: recombinant expression, purification, and antifungal activity. / A. Soares-Costa, L. Beltramini, O. Thieman, F. Henrique-Silva // Biochem. Biophys. Res. Commun. – 2002. – Vol. 296. – P. 1194-1199.

Solomon, M. The Involvement of Cysteine Proteases and Protease Inhibitor Genes in the Regulation of Programmed Cell Death / M. Solomon, B. Belenhi, M. Delledonne, E. Menachem, A. Levine // Plant Cell. – 1999. – Vol. 11. – P. 431-443.

Søreide, K. Proteinase-activated receptor 2 (PAR-2) in gastrointestinal and pancreatic pathophysiology, inflammation and neoplasia / K. Søreide // Scand. J. Gastroenterol. – 2008. – Vol. 43, № 8. – P. 902-909.

Sotelo, A. Variations in antinutritional factors at different development stages in seed of *Phaseolus vulgaris* and *Erythrina americana*. / A. Sotelo, B. Lucas. In: Recent Advances of Research in Antinutritional Factors in Legume Seeds and Rapeseed: Proceedings of the Third International Workshop. – 8-10 July, 1998. – Wageningen, The Netherlands. – P. 409-412.

Spencer, W.E. Acclimation of photosynthetic phenotype to environmental heterogeneity / W.E. Spencer, J. Teeri, R.G. Wetzel // Ecology. – 1994. – Vol. 75, № 2. – P. 301-314.

Stocklin, J. Genetic diversity, phenotypic variation and local adaptation in the alpine landscape: case studies with alpine plant species / J. Stocklin, S.P. Kuss, A.R. Pluess // Botanica Helvetica. – 2009. – Vol. 119, № 2. – P. 125-133.

Stuefer, J.F. Exploitation of environmental heterogeneity by spatial division of labor in a clonal plant / J.F. Stuefer, H. De Kroon, H.J. During // *Functional Ecology*. – 1996. – Vol. 10. – P. 328-344.

Sultan, S.E. An emerging focus on plant ecological development / S.E. Sultan // *New Phytologist*. – 2005. – Vol. 166, № 1. – P. 1-5.

Sultan, S.E. Promising directions in plant phenotypic plasticity / S.E. Sultan // *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. – 2004. – Vol. 6, № 4. – P. 227-233.

Sultan, S.E. Phenotypic plasticity in plants: a case study in ecological development / S.E. Sultan // *Evolution & Development*. – 2003. – Vol. 5, № 1. – P. 25-33.

Sultan, S.E. Metapopulation structure favors plasticity over local adaptation. / S.E. Sultan, H.G. Spenser // *Am. Nat.* – 2002. – Vol. 160. – P. 271-283.

Sun, J. Trypsin Isoinhibitors with Antiproliferative Activity toward Leukemia Cells from *Phaseolus vulgaris* cv “White Cloud Bean” / J. Sun, W. Hexiang, N.T. Bun // *Journal of Biomedicine and Biotechnology*. – 2010. – 8 pages. <http://dx.doi.org/10.1155/2010/219793>

Szmigielski, M. Determination of Trypsin Inhibitor Activity of Microwave-Heated Bean Seeds Using Bromocresole Purple Index (BCPI) / M. Szmigielski, M. Wesolowska-Janczarek, M. Szczepanik // *Pol. J. Food Nutr. Sci.* – 2010. – Vol. 60, № 4. – P. 329-333.

Tashiro, M. The complete amino acid sequence of rice bran trypsin inhibitor / M. Tashiro, K. Hashino, M. Shiozaki, F. Ibuki, Z. Maki // *J. Biochem.* – 1987. – Vol. 102. – P. 297-306.

Terradas, J. The influence of summer and winter stress and water relationship on the distribution of *Quercus ilex L.*, in *Quercus ilex L.* / J. Terradas, R. // *Save Ecosystems: Function, Dynamics and Management*. Eds. Kluwer Academic, Dodrecht, The Netherlands. – 1992. – P. 137-145.

Tibe, O. Trypsin Inhibitor Activity and Condensed Tannin Content in Bambara Groundnut (*Vigna Subterranea* (L.) Verdc) Grown in Southern Africa / O. Tibe, J.O. Amarteifio, R.M. Njogu // J. Appl. Sci. Environ. Manage. – 2007. – Vol. 11, № 2. – P. 159-164

Toyama, J. Varietal Differences in Trypsin Inhibitor Activity of Sweetpotato Roots / J. Toyama, M. Yoshimoto, O. Yamakawa // Breeding Research. – 2005. – Vol. 7, № 1. – P. 17-23.

Troncoso, M.F. A novel trypsin inhibitor from *Peltophorum dubium* seeds, with lectin-like properties, triggers rat lymphoma cell apoptosis / M.F. Troncoso, P. Cerdá Zolezzi, U. Hellman, C. Wolfenstein-Todel // Arch Biochem. Biophys. – 2003. – Vol. 411, № 1. – P. 93-104.

Troncoso, M.F. *Peltophorum dubium* and soybean Kunitz-type trypsin inhibitors induce human Jurkat cell apoptosis / M.F. Troncoso, A.B. Veronica, S.A. Longhi, L.A. Retegui, C. Wolfenstein-Todel // International Immunopharmacology. – 2007. – Vol. 7. – P. 625-636.

Valladares, F. Shade tolerance, photoinhibition sensitivity and phenotypic plasticity of *Ilex aquifolium* in continental Mediterranean sites / F. Valladares, S. Arrieta, I. Aranda // Tree Physiology. – 2005. – Vol. 25, № 8. – P. 1041-1052.

Valladares, F. Plasticity, instability and canalization: Is the phenotypic variation in seedlings of sclerophyll oaks consistent with the environmental unpredictability of Mediterranean ecosystems? / F. Valladares, L. Balaguer, E. Martinez-Ferri, E. Perez-Corona, E. Manrique // New Phytologist. – 2002. – Vol. 156, № 3. – P. 457-467.

Valladares, F. Ecological limits to plant phenotypic plasticity / F. Valladares, E. Gianoli, J.M. Gomez // New Phytologist. – 2007. – Vol. 176, № 4. – P. 749-763.

Valladares, F. Low leaf-level response to light and nutrients in Mediterranean evergreen oaks: a conservative resource-use strategy? / F.

Valladares, E. Martinez-Ferri, L. Balaguer, E. Perez-Corona, E. Manrique // *New Phytologist*. – 2000. – Vol. 148, № 1. – P. 79-91.

Valladares, F. Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications / F. Valladares, D. Sanchez-Gomez, M.A. Zavala // *Journal of Ecology*. – 2006. – Vol. 94, № 6. – P. 1103-1116.

Van der Valk, H.C.P.M. Proteolytic Enzymes in Developing Leaves of Oats (*Avena sativa* L.). I. Partial Purification and Characterization of the Major Endopeptidases / H.C.P.M. Van der Valk, L.C. Van Loon // *J. Plant Physiol.* – 1989. – Vol. 135. – P. 483-488.

Van Kleunen, M. Constraints on the evolution of adaptive phenotypic plasticity in plants / M. Van Kleunen, M. Fischer // *New Phytologist*. – 2005. – Vol. 166, № 1. – P. 49-60.

Van Loon, L.C. Recommendations for naming plant pathogenesis-related proteins. / L.C. Van Loon, W.S. Pierpoint, T. Boller, V. Conejero // *Plant Mol. Biol. Rep.* – 1994. – Vol. 12. – P. 245-264.

Vierstra, R.D. The biochemistry of plants. A comprehensive treatise / R.D. Vierstra. Vol. 15. Ed. Marcus A. Ney York; London; Tokyo: Acad. Press. – 1989. – 521 P.

Vogelmann, T.C. Carbon fixation profiles do reflect light absorption profiles in leaves / T.C. Vogelmann // *Aust. J. Plant Physiol. Plant. Mol. Biol.* – 1993. – Vol. 44. – P. 231-251.

Wahl, S. Phenotypic plasticity of grass root natomy in response to light intensity and nutrient supply / S. Wahl, P. Ryser, P.J. Edwards // *Annals of Botany*. – 2001. – Vol. 88. – P. 1071-1078.

Walker-Simmons, M. Proteinase inhibitor synthesis in tomato leaves. Induction by chitosan oligomers and chemically modified chitosan and chitin / M.

Walker-Simmons, C.A. Ryan // *Plant Physiol.* – 1984. – Vol. 76, №3. – P. 787-790.

Walters, M. B. Seed size, nitrogen supply, and growth rate affect tree seedling survival in deep shade / M.B. Walters, P.B. Reich // *Ecology.* – 2000. – Vol. 81, № 7. – P. 1887-1901.

Wati, R. K. Extraction of trypsin inhibitor from three legume seeds of the Royal Project Foundation / R.K. Wati, T. Theppakorn, S. Rawdkuen // *As. J. Food Ag-Ind.* – 2009. – Vol. 2, № 3. – P. 245-254.

Weinig, C. Plasticity versus canalization: population differences in the timing of shade-avoidance responses / C. Weinig // *Evolution.* – 2000. – Vol. 54. – P. 441-451.

Welham, T. Expression patterns of genes encoding seed trypsin inhibitors in *Pisum sativum* / T. Welham, M. O'Neill, S. Johnson, T.L. Wang, C. Domoney // *Plant Science.* – 1998. – Vol. 131. – P. 13-24.

Williams, D.G. Phenotypic variation in contrasting temperature environments: growth and photosynthesis in *Pennisetum setaceum* from different altitudes on Hawaii / D.G. Williams, R.A. Black // *Functional Ecology.* – 1993. – Vol. 7, № 5. – P. 623-633.

Wilson, K.A. The release of proteinase inhibitors from legume seeds during germination / K.A. Wilson // *Phytochemistry.* – 1980. – Vol. 19, № 12. – P. 2517-2519.

Wilson, K.A. Characterisation of the proteinase that initiates the degradation of the trypsin inhibitor in germinating mung beans / K.A. Wilson, A.L. Tan-Wilson // *Plant Physiol.* – 1987. – Vol. 84, №1. – P.93-98.

Wisniewski, K. Genotype-Dependent Proteolytic Response of Spring Wheat to Water Deficiency / K. Wisniewski, B. Zagdanska // *J. Exp. Bot.* – 2001. – Vol. 52. – P. 1455-1463.

Wu, R. Quantitative genetics of growth and development in *Populus*. III. Phenotypic plasticity of crown structure and function. / R. Wu, R.F. Stettler // *Heredity*. – 1998. – Vol. 81. – P. 299-310.

Wyka, T. P. Responses of leaf structure and photosynthetic properties to intra-canopy light gradients: a common garden test with four broadleaf deciduous angiosperm and seven evergreen conifer tree species / T.P. Wyka, J. Oleksyn, R. Zytkowski, P. Karolewski, A.M. Jagodzinski, P.B. Reich // *Oecologia*. – 2012. – Vol. 170. – P. 11-24.

Wylie, R.B. Principles of foliar organization shown by sunshade leaves from ten species of deciduous dicotyledonous trees / R.B. Wylie // *American Journal of Botany*. – 1951. – Vol. 36. – P. 355-361.

Yadav, R. K. P. Leaf structural features of Mediterranean perennial species: plasticity and life form specificity / R.K.P. Yadav, A.M. Bosabalidis, D. Vokou // *Journal of Biological Research*. – 2004. – Vol. 2. – P. 21-34.

Yao, J. Transgenic tobacco expressing *Pinellia ternate* agglutinin confers enhanced resistance to aphids / J. Yao, Y. Pang, H. Qi, B. Wan, X. Zhao, W. Kong, X. Sun, K. Tang // *Transgenic Res.* – 2003. – Vol. 12, № 6. – P. 715-772.

Yoshimura, K. Irradiance heterogeneity within crown affects photosynthetic capacity and nitrogen distribution of leaves in *Cedrela sinensis* / K. Yoshimura // *Plant, Cell and Environment*. – 2010. – Vol. 33, № 5. – P. 750-758.

Zavala, M.A. Constraints and trade-offs in Mediterranean plant communities: the case of holm oak-Aleppo pine forests / M.A. Zavala, J.M. Espelta, J. Retana // *Botanical Review*. – 2000. – Vol. 66, № 1. – P. 119-149.

Zhao, J. A protease inhibitor against acute stress-induced visceral hypersensitivity and paracellular permeability in rats / J. Zhao, J. Wang, L. Dong, H. Shi, X. Lu // *European Journal of Pharmacology*. – 2011. – Vol. 654, № 3. – P. 289-294.

Zunzunegui, M. Physiological, morphological and allocation plasticity of a semi-deciduous shrub / M. Zunzunegui, F. Ain-Lhout, M.C.D. Barradas, L. Alvarez-´Cansino, M. P. Esquivias, N.F. Garc´ıa // *Acta Oecologica*. – 2009. – Vol. 35, № 3. – P. 370-379.

СПИСОК ИЛЛЮСТРАТИВНОГО МАТЕРИАЛА

Таблицы

- Таблица 1. Диапазон средних значений АИТ (мг/г сухого веса) у растений семейства Fabaceae Стр. 99
- Таблица 2. Средние значения АИТ для видов рода *Astragalus* (мг/г сухого веса) в 2001–2013 годах. Стр. 102
- Таблица 3. Пределы изменчивости АИТ (мг/г сухого веса) в выборках из ЦП *Astragalus adsurgens*, *A. austrosibiric* и *A. mongholicus*. Стр. 103
- Таблица 4. Значения АИТ (мг/г сухого веса) в средней пробе листьев из ценопопуляций *Hedysarum gmelinii* (I), *H. neglectum* (II), *H. austrosibiricum* (III), *H. consanguineum* (IV) в 1982–2003 гг. Стр. 104
- Таблица 5. Средние значения АИТ (мг/г сухого веса) листьев у видов рода *Hedysarum* в выборках большего объема. Стр. 107
- Таблица 6. Пределы изменчивости АИТ (мг/г сухого веса) в выборках из ЦП *Hedysarum gmelinii* и *H. austrosibiricum*. Стр. 109
- Таблица 7. Влияние тепловой обработки на АИТ в средних образцах зеленой массы некоторых представителей сем. Fabaceae. Стр. 157
- Таблица 8. Значения морфологических признаков и АИТ у растений *Hedysarum gmelinii* (2000–2012 гг.). Стр. 167
- Таблица 9. Корреляционные связи морфологических признаков у растений *Hedysarum gmelinii* (2000–2012 гг.). Стр. 170
- Таблица 10. Влияние произрастания растений *Hedysarum gmelinii* на разных абсолютных высотах на изменчивость морфологических признаков. Стр. 171
- Таблица 11. Изменчивость значений АИТ (мг/г сухого веса) у растений 36 ЦП *Hedysarum gmelinii* в различных эколого-географических условиях. Стр. 185
- Таблица 12. Значения морфологических признаков и АИТ у растений *Hedysarum austrosibiricum*. Стр. 197
- Таблица 13. Корреляции морфологических признаков и АИТ у растений *Hedysarum austrosibiricum*. Стр. 198

- Таблица 14. Влияние фактора абсолютной высоты на изменчивость морфологических признаков и АИТ и распределение по индикаторным группам у растений *Hedysarum austrosibiricum*. Стр. 200
- Таблица 15. Значения АИТ у растений *Hedysarum austrosibiricum*. Стр. 207
- Таблица 16. Значения морфологических признаков растений *Astragalus austrosibiricus* в Республике Алтай и Алтайском Крае (19 ЦП). Стр. 220
- Таблица 17. Корреляции морфологических признаков и АИТ у растений *Astragalus austrosibiricus* в Республике Алтай и Алтайском Крае (19 ЦП). Стр. 222
- Таблица 18. Влияние высоты над уровнем моря на изменчивость морфологических признаков и АИТ у растений 19 алтайских ЦП *Astragalus austrosibiricus*. Стр. 223
- Таблица 19. Значения морфологических признаков и АИТ у растений в выборках из 25 ЦП *Astragalus austrosibiricus* в 2001–2013 гг. Стр. 229
- Таблица 20. Корреляции морфологических признаков и АИТ в выборке растений из 25 ЦП *Astragalus austrosibiricus*. Стр. 231
- Таблица 21. Влияние абсолютной высоты на изменчивость морфологических признаков и АИТ и взаимосвязь признаков у растений 25 ЦП *Astragalus austrosibiricus*. Стр. 233
- Таблица 22. Изменчивость АИТ в выборках из 33 ЦП растений *Astragalus austrosibiricus* на разной высоте над уровнем моря. Стр. 244
- Таблица 23. Варьирование морфологических признаков и АИТ у растений *Astragalus mongholicus* в 2003–2012 гг. Стр. 256
- Таблица 24. Корреляционные связи морфологических признаков и АИТ у растений *Astragalus mongholicus*. Стр. 258
- Таблица 25. Степень влияния фактора приуроченности растений *Astragalus mongholicus* к разным высотам над уровнем моря на изменчивость морфологических признаков. Стр. 260
- Таблица 26. Средние значения АИТ в выборках растений из ЦП *Astragalus mongholicus* в 2003-2012 гг. Стр. 267

Рисунки

- Рис. 1. *Hedysarum alpinum* в культуре в ЦСБС СО РАН (г. Новосибирск). Стр. 68
- Рис. 2. Местонахождения природных ЦП изученных видов. Стр. 90
- Рис. 3. Диапазон изменчивости средних значений АИТ в растениях *Hedysarum gmelinii*, *H. austrosibiricum*, *Astragalus mongholicus*, *A. austrosibiricus* и *A. adsurgens*. Стр. 100
- Рис. 4. Годичная изменчивость АИТ у растений *Astragalus austrosibiricus* в четырех местообитаниях. Стр. 112
- Рис. 5. Годичная изменчивость АИТ у растений *Hedysarum gmelinii* в Республике Алтай в четырех местообитаниях. Стр. 113
- Рис. 6. Годичная изменчивость АИТ у растений *Hedysarum theinum* в фазе бутонизации (РА, Усть-Канский р-н, окр. с. Кайтанак) в 2010 и 2013 гг. Стр. 114
- Рис. 7. Значения АИТ у растений *Hedysarum theinum* в течение трех лет наблюдений в фазе цветения (РА, Усть-Канский р-н, окр. с. Кайтанак; подножие горы Красная): 2003 г. (ЦП № 13_03), 2010 г. (ЦП №4_10) и 2014 г. (ЦП №5_14). Стр. 115
- Рис. 8. Значения АИТ у растений *Hedysarum austrosibiricum* в 2011 и 2012 гг. (РА, Онгудайский р-н, пер. Семинский) в разные годы наблюдений: ЦП №№ 1_11 (2011 г.) и 2_12 (2012 г.). Стр. 116
- Рис. 9. Значения АИТ в листьях у зрелых генеративных растений *Hedysarum alpinum* в ЦСБС СО РАН (2000 и 2006 гг.). Стр. 117
- Рис. 10. Растения *Hedysarum theinum* в СибБС ТГУ. Стр. 118
- Рис. 11. Годичная изменчивость и сезонная динамика АИТ в средних образцах листьев средневозрастных растений *Hedysarum theinum* в различных эколого-географических условиях, 2009–2010 гг. Стр. 120
- Рис. 12. Значения АИТ в листьях у растений *Hedysarum theinum* в разные фазы сезонного развития в 2010 г. в природных условиях (РА, Усть-Канский р-н, окр. с. Кайтанак, подножие г. Красной, ЦП № 4_10) и в культуре (СибБС ТГУ). Стр. 122

- Рис. 13. Динамика АИТ в листьях у растений *Hedysarum theinum* в условиях интродукции в СибБС ТГУ (2010 г.): индивидуальная изменчивость значений АИТ у маркированных растений Стр. 124
- Рис. 14. Сезонная динамика АИТ в средних образцах листьев растений *Hedysarum theinum* разного возраста в культуре (СибБС ТГУ, 2009 г.). Стр. 125
- Рис. 15. Динамика значений АИТ у маркированных растений *Hedysarum theinum* в фазах цветения и плодоношения в культуре (ЦСБС СО РАН, 2014 г.). Стр. 126
- Рис. 16. Сезонная динамика АИТ в средних образцах листьев разновозрастных растений *Hedysarum alpinum* в СибБС ТГУ (2009 г.). Стр. 127
- Рис. 17. Динамика АИТ у растений семейства Fabaceae, интродуцированных в ЦСБС СО РАН, в разные фазы сезонного развития. Стр. 129
- Рис. 18. АИТ у *Hedysarum alpinum* в средних образцах листьев растений разных онтогенетических состояний в условиях интродукции в СибБС ТГУ (2009 г.). Стр. 131
- Рис. 19. АИТ в средних образцах листьев у растений *Hedysarum theinum* разных онтогенетических состояний в культуре в СибБС ТГУ (2009 г.). Стр. 132
- Рис. 20. Значения АИТ *Astragalus sericeocanus* у растений разных онтогенетических состояний (24.07.2011 г.; приложение 1). Стр. 133
- Рис. 21. АИТ в листьях у растений *Hedysarum austrosibiricum* разных онтогенетических состояний (генеративный период) (30.06.2012 г.; приложение 4). Стр. 133
- Рис. 22. АИТ в листьях у растений *Hedysarum gmelinii* разных онтогенетических состояний (РА, ЦП 4_11, 2011 г., приложение 1). Стр. 134
- Рис. 23. АИТ при искусственной дефолиации у растений *Hedysarum alpinum* (ЦСБС СО РАН, фаза массового цветения, 2006 г.). Стр. 138
- Рис. 24. Динамика АИТ у растений *Hedysarum alpinum* при искусственной дефолиации (фаза цветения, средняя проба листьев) в ЦСБС СО РАН, 2007 г. Стр. 139
- Рис. 25. Динамика АИТ при удалении листьев у отдельных особей *Hedysarum theinum* (СибБС ТГУ, 2010 г.; фаза бутонизации). Стр. 140

- Рис. 26. Динамика АИТ при дефолиации у индивидуальных образцов растений *Hedysarum theinum* в фазе бутонизации в природных условиях (РА, Усть-Канский район, окр. п. Кайтанак, подножие г. Красная). Стр. 142
- Рис. 27. Динамика АИТ при искусственной дефолиации у растений *Hedysarum theinum* в фазе цветения, 2014 г. Стр. 146–147
- Рис. 28. Динамика АИТ при искусственной дефолиации в фазе цветения у растений *Hedysarum austrosibiricum*, 2014 г. Стр. 148
- Рис. 29. Динамика АИТ у растений *Hedysarum gmelinii* при искусственной дефолиации в фазе цветения. Стр. 149
- Рис. 30. Динамика АИТ при дефолиации у растений *Hedysarum theinum* в фазе плодоношения Стр. 152
- Рис. 31. *Hedysarum gmelinii* в Республике Алтай. Стр. 162
- Рис. 32. Изменение длины генеративных осевых побегов (см) у растений *Hedysarum gmelinii*. в различных эколого-географических условиях Стр. 173
- Рис. 33. Регрессия значений длины осевых генеративных побегов у растений *Hedysarum gmelinii* на разной абсолютной высоте Стр. 173
- Рис. 34. Группы сходства морфологических признаков у растений 11 ЦП *Hedysarum gmelinii* в РА. Стр. 181
- Рис. 35. Группы сходства морфологических признаков и АИТ у растений 11 ЦП *H. gmelinii* в РА. Стр. 181
- Рис. 36. Средние значения АИТ у растений *Hedysarum gmelinii* в разных географических районах. Стр. 182
- Рис. 37. Частота встречаемости значений АИТ у растений *Hedysarum gmelinii*. Стр. 183
- Рис. 38. Распределение изученных по значениям АИТ особей 36 ЦП *Hedysarum gmelinii* в различных типах лесостепи. Стр. 186
- Рис. 39. АИТ (мг/г сухого веса) у растений *Hedysarum gmelinii* из различных типов лесостепи. Стр. 188
- Рис. 40. Значения АИТ (мг/г сухого веса) в листьях у растений *Hedysarum gmelinii*.

- Стр. 191
- Рис. 41. *Hedysarum austrosibiricum* в РА. Стр. 196
- Рис. 42. Изменение средних значений пластичных морфологических признаков у растений *Hedysarum austrosibiricum*. Стр. 202–203
- Рис. 43. Распределение значений АИТ (мг/г сухого веса) в ЦП у растений *Hedysarum austrosibiricum* в разных эколого-географических условиях. Стр. 205
- Рис. 44. Значения АИТ у растений *Hedysarum austrosibiricum*. Стр. 206
- Рис. 45. Изменение значений АИТ (мг/г сухого веса) в листьях у растений *Hedysarum austrosibiricum*. Стр. 208
- Рис. 46. *Astragalus austrosibiricus* в различных типах лесостепи Алтайского Края и Республики Алтай. Стр. 213-216
- Рис. 47. Изменение длины побегов у растений 19 ЦП *Astragalus austrosibiricus* в различных эколого-географических условиях в АК и РА. Стр. 225
- Рис. 48. Изменение длины листочков у растений 19 ЦП *A. austrosibiricus* в различных эколого-географических условиях в РА и АК. Стр. 225
- Рис. 49. Изменение числа метамеров у растений 19 ЦП *Astragalus austrosibiricus* в различных эколого-географических условиях в АК и РА. Стр. 226
- Рис. 50. Изменение длины побегов, листочков (А), числа метамеров осевого генеративного побега и соотношение числа генеративных и вегетативных побегов (Б) у растений 25 ЦП *Astragalus austrosibiricus* в различных эколого-географических условиях. Стр. 235
- Рис. 51. Изменение значений числа листьев и соцветий на осевых генеративных побегах у растений 25 ЦП *Astragalus austrosibiricus*. Стр. 236
- Рис. 52. Изменчивость АИТ (мг/г сухого веса) в листьях у растений алтайских ЦП *Astragalus austrosibiricus*. Стр. 240
- Рис. 53. Средние значения АИТ (мг/г сухого веса) у растений *Astragalus austrosibiricus* в различных типах лесостепи. Стр. 242
- Рис. 54. Изменение АИТ (мг/г сухого веса) у растений *Astragalus austrosibiricus* А) в различных эколого-географических условиях; Б) на разной высоте над уровнем моря. Стр. 247

- Рис. 55 Растения *Astragalus mongholicus*. Стр. 254
- Рис. 56. Изменение средних значений длины побегов, числа метамеров и соцветий на побегах у растений *Astragalus mongholicus*. Стр. 262
- Рис. 57. Изменение средней длины листочков (см) у растений *Astragalus mongholicus* в различных эколого-географических условиях. Стр. 263
- Рисунок 58. Изменение диаметра каудекса (см) и числа вегетативных побегов у растений *Astragalus mongholicus* в различных эколого-географических условиях. Стр. 264
- Рис. 59. Изменение значений АИТ в листьях растений *Astragalus mongholicus* на разной высоте над уровнем моря. Стр. 269
- Рис. 60. Средние значения АИТ у растений *Astragalus mongholicus* в различных типах лесостепи. Стр. 271

ПРИЛОЖЕНИЯ

Приложение 1. Характеристика местообитаний и происхождение образцов растений семейства Fabaceae

| № п/п | Номер популяции, год сбора, район (р-н) исследований | Высота н. ур. м. (h) м | Название фитоценоза |
|------------------------------------|---|------------------------|--|
| 1 | 2 | 3 | 4 |
| <i>Astragalus adsurgens</i> Pallas | | | |
| 1. | 2002 г., Читинская обл., Карымский р-н, окр. с. Урульга | 900 м | Остепненный луг |
| 2. | 1_02, 2002 г. ЦСБС СО РАН (г. Новосибирск) | 180 м | Лесостепь Западной Сибири |
| 3. | 3_04, 2004 г. Республика Бурятия (РБ), Кяхтинский р-н, окр. с. Малая Кудара | 900 м | Сосново-березово-осиновое редколесье, восстановление после низового пожара |
| 4. | 5_04, 2004 г. РБ, Закаменский р-н, окр. с. Харацай | 800 м | Разнотравно-злаковый луг |
| 5. | 7_04, 2004 г. РБ, Закаменский р-н, окр.с. Ехэ-Цакир | 1100 м | Разнотравный луг на опушке смешанного леса |
| 6. | 11_04, 2004 г. РБ, окр. ж/д станции Онохой | 500 м | Железнодорожная насыпь |
| 7. | 15_11, 2011 г. РБ, окр. с. Вахмистрово | 700 м | Разнотравно-бобовый луг |
| <i>A. cicer</i> L. | | | |
| 1.* | 1995, 2004 гг.; ЦСБС СО РАН** (г. Новосибирск) исходные (исх.) семена (сем.): делектус (г. Минск) | 180 м | Лесостепь Западной Сибири |
| <i>A. frigidus</i> (L.) | | | |
| 1. | 2-02, 2002 г. РА, Улаганский р-н, окр. п. Язула | 1200 м | Елово-кедрово-лиственничный лес |
| <i>A. onobrychis</i> L. | | | |
| 1.* | 1989, 2002, 2007; ЦСБС СО РАН** исх. сем.: делектус (г. Омск) | 180 м | Лесостепь Западной Сибири |
| <i>A. sericeocanus</i> Gontsch. | | | |
| 1. | 2011 г., РБ, Прибайкальский р-н, окр. п. Турка | 450 м | Песчаные дюны на берегу озера Байкал |
| <i>Hedysarum alpinum</i> L. | | | |
| 1. | 1999, 2000, 2006 гг. ЦСБС СО РАН; исх.сем.: делектус (г. Омск) | 180 м | Лесостепь Западной Сибири |
| 2. | 2009, 2011 г. СибБС ТГУ (г. Томск); исх. сем. из ЦСБС СО РАН | 120 м | Лесная зона Западной Сибири |
| 3.* | 1989; 1998, 2000, 2007; ЦСБС СО РАН**; исх. сем.: делектус (г. Омска) | 180 м | Лесостепь Западной Сибири |
| <i>H. consanguineum</i> DC. | | | |
| 1. | 1-00, 2001 г., РА, Кош-Агачский район, окр. оросительной системы Кызыл-шин | 1900 м | Разнотравно-полевицевый закустаренный альпийский луг |

| 1 | 2 | 3 | 4 |
|--|--|---|--|
| 2. | 1-01, 2001 г. РА, Улаганский район, окр. оз. Узуккель | 2000 м | Высокогорная тундра кустарникового типа |
| 3. | 1-83, 1983 г., РХ, Таштыбский район, 12 км до оз. Улук-Мангышхоль | 2300 м | Высокогорная тундра кустарникового типа |
| 4. | 7-12, 2012 г. РА, Кош-Агачский р-н, г. Сайлюгем | 2300 м | Лиственничник зеленомошный |
| <i>H. flavescens</i> Regel. et Schmalh. | | | |
| 1.* | 1999 г. ЦСБС СО РАН | 180 м | Лесостепь Западной Сибири |
| <i>H. gmelinii</i> Ledeb. | | | |
| Предгорная лесостепь | | | |
| 1. | 7_11, 2011 г.; Республика Хакасия (РХ), Шарыповский район (р-н), окрестности села (окр. с.) Шарыпово | 312 м; берег озера (бер. оз.) Инголь, склон северной экспозиции (скл. сев. эксп.) | Разнотравно-злаковый луг (разнотр.-злак.) |
| Низкогорная умеренно–теплая лесостепь | | | |
| 2. | 9_11*, 2011 г.; РХ, Ширинский р-н, озеро (оз.) Иткуль | 500 м; бер. оз., сев. эксп. скл. | Остепненный (остепн.) злак.-разнотр. луг |
| 3. | 10_11*, 2011 г; Хакасия, окр. с. Сон | 500 м; | Остепн. луг по обочине дороги (обоч. дор.) |
| 4. | 1_01*; 2001 г.; Республика Алтай (РА), Улаганский р-н, окр. с. Коо | 650 м; терраса р. Башкаус | Остепн. разнотр. луг на опушке смешанного (смеш.) леса |
| 5. | 11_09*, 2009 г.; Иркутская обл. (ИО), Ольхонский р-н, окр. с. Сарма | 500 м | Влажный луг на берегу оз. Байкал |
| 6. | 2_10*, 2010 г.; Алтайский край (АК), Краснощекинский р-н, в 5 км от с. Чинета | 600 м; скл. южной (юж.) эксп. | Остепн. луг |
| 7. | 11_10*, 2010 г.; РА, Онгудайский р-н, окр. с. Купчегень | 700 м; 1-я надпойменная терраса р. Катунь, скл. сев.-вост. эксп. | Остепн. каменистый (камен.) скл. с валунами |
| 8. | 7_09*, 2009 г.; РА, Онгудайский р-н, окр. с. Онгудай | 800 м | Остепн. луг |
| 9. | 12_10*, 2010 г.; там же | 800 м | Остепн. луг |
| 10. | 14_10*, 2010 г.; РА, Чемальский р-н, окр. с. Чемал, Чемальская ГЭС | 600 м; скл. юж. эксп. над берегом реки | Опушка редкостойного (редкост.) сосняка |
| 11. | 4_11*, 2011 г. РА, Чемальский р-н, окр. с. Еланда | 500 м, створ Катунской ГЭС | Деградированный луг |
| 12. | 14_12, 2012 г.; РА, Усть-Канский р-н, окр. с. Черный Ануй | 700 м, скл. юж. эксп. | Разнотр. луг |

| 1 | 2 | 3 | 4 |
|---|---|---|--|
| 13. | 15_12, 2012 г.; РА, Чемальский р-н, окр. с. Куюс | 500 м, скл. юж. эксп. | Остепн. луг |
| Среднегорная умеренно–теплая лесостепь | | | |
| 14. | 1_00; 2000 г. **; РА, Онгудайский р-н, окр. с. Иня | 900 м; 2-я надпойменная терраса (terr) р. Чуя; южная (ю) экспозиция склона (эксп. скл.) | Разнотр.-злак. закустаренная (закустар.) степь на щебнистом (щебн.) грунте |
| 15. | 2а_00; 2000 г.; РА, Кош-Агачский р-н, дол. р. Шавла(1) | 1100 м; 2-я надпойменная терр. р. Шавла; скл. юго-западная (ю-з) эксп. | Разнотр.-злак. степь с кустарниками (куст.) на щебн. грунте |
| 16. | 2б-00; 2000 г.; РА, Кош-Агачский р-н, дол. р. Шавла(2) | 1100 м; 1-я надпойменная терр. р. Шавла; подножие скл. | Разнотр.-чиевая степь |
| 17. | 2с-00; 2000 г.; РА, Кош-Агачский р-н, дол. р. Шавла | 900 м; затопляемая пойма; по берегам (бер.) и на каменистом дне бывшего русла реки | Березово-тополевый лес с подлеском |
| 18. | 6_09, 2009 г.; РА, Онгудайский р-н, окр. с. Большой Яломан, | 900 м; 1-я надпойменная терр. на скл. ю-в эксп. | Камен. степь на бер. р. Большой Яломан |
| 19. | 3-00; 2000 г.; РА, Онгудайский р-н, окр. д. Малый Яломан | 1100 м; 2-я надпойменная терр. р. Сальдяр; ю-з эксп. скл. | Разн.-злак.-осоковый луг с куст. на мелкокамен.-песчаной почве |
| 20. | 4_00*; 2000 г.; РА, Онгудайский р-н, окр. д. Малый Яломан | 1100 м | Лесной остепн. луг |
| 21. | 6_00*; 2000 г.; РА, Усть-Канский р-н, окр. д. Яконур | 1100 м | Луговая степь |
| 22. | 2_03, 2003 г.; РА, Онгудайский р-н, окр. с. Хабаровка | 1000 м; западинка между холмами | Луговая степь |
| 23. | 3_03, 2003 г.; РА, Онгудайский р-н, окр. д. Ело | 1100 м, обочина дороги | Ковыльная степь |
| 24. | 4_03, 2003 г.; РА, Усть-Канский р-н, окр. д. Оро | 1250 м, обочина дороги | Луговая степь |
| 25. | 5_03; 2003 г.; РА, Усть-Канский р-н, окр. с. Усть-Кан | 1100 м, 1-я надпойменная терр. р. Чарыш | Ковыльно-разнотр.-копеечниковая луговая степь |
| 26. | 6_14*; 2014 г.; РА, Усть-Канский р-н, окр. с. Усть-Кан | 1100 м, 1-я надпойменная терраса р. Чарыш | Злак.-разнотр.-копеечниковая луговая степь |

Продолжение прил.1

| 1 | 2 | 3 | 4 |
|---|---|---|---|
| 27. | 8_09*, 2009 г.; РА, Онгудайский р-н, перевал (пер.) Чике-Таман | 1115 м; склон с-з эксп. | Остепн. камен. луг под пологом редкост. лиственничника (листв.) |
| 28. | 9_10*, 2010 г.; РА, Усть-Канский р-н, окр. с. Бел Ануй | 1050 м; склон холма юж. эксп. | Остепн. луг |
| 29. | 2_11, 2011 г.; РА, Онгудайский р-н, пер. Чике-Таман | 1115 м, склон с-з эксп. | Остепн. луг под пологом редкост. листв. леса |
| 30. | 3_12, 2012 г.; РА, Онгудайский р-н, пер. Чике-Таман | 1115 м; склон с-з эксп. | Остепн. луг под пологом редкост. листв. с камен. выходами (вых.) |
| 31. | 4_12, 2012 г.; РА, Онгудайский р-н, устье. р. Айгулак | 1150 м; склон юж. эксп. на холме выше надпойменной терр. | Остепн. луг на скл. с камен. вых. на опушке паркового листв. леса |
| 32. | 9_12, 2012 г.; РА, Онгудайский р-н, окр. с. Кулада. | 1100 м, склон холма юж. эксп. | Деградированная степь с камен. вых., выпас |
| 33. | 11_12, 2012 г.; РА, Онгудайский р-н, окр. с. Ело | 1100 м, обоч. дор. | Луговая степь |
| 34. | 12_12, 2012 г.; РА, Усть-Канский р-н, окр. п. Яконур | 1100 м, обоч. дор. | Деградированная степь; выпас |
| 35. | 13_12, 2012 г.; РА, Усть-Канский р-н, окр. с. Белый Ануй | 1000 м, скл. ю-в эксп. | Степь на участке с камен. вых. |
| 36. | 1_99, 1999 г. **РА, Онгудайский р-н, дол. р. Кадрин | - | Лесной остепненный луг |
| 37. | 2_99, 1999 г. **РА, Онгудайский р-н, устье Чуи | - | |
| Среднегорная умеренно – холодная лесостепь | | | |
| 38. | 5_09, 2009 г.; РА, Кош-Агачский р-н, окр. с. Кызыл-Таш | 1700 м; 2-я надпойменная терр. р. Ак-Туру, скл. юж. эксп. | Злак.-разнотр. луг на опушке листв. леса |
| 39. | 7_10, 2010 г.; РА, Усть-Канский р-н, окр. с. Абай | 1300 м; склон холма юж. эксп. | Остепн. луг |
| Высокогорная холодная лесостепь | | | |
| 40. | 1_03; 2003 г.; РА, Кош-Агачский р-н, окр. пос. Кош-Агач | 2200 м; 1-я надпойменная терраса на берегу р. Таркаты; восточная (вост.) эксп. скл. | Деградированная степь |
| 41. | 5_07, 2007 г.; РА, Улаганский р-н, окр. пос. Акташ, бывший ртутный рудник (1) | 2000 м, подножие скл. ю-в эксп. | Альпийский луг с камен. субстратом и нарушениями почвенного покрова |

Продолжение прил. 1

| 1 | 2 | 3 | 4 |
|--------------------------------|---|---------------------------------|--|
| 42. | 15_10*, 2010 г.; РА, Улаганский р-н, окр. пос. Акташ (2) | 2000 м; подножие скл. ю-в эксп. | Альпийский луг с камен. субстратом |
| <i>H. neglectum</i> Ledeb | | | |
| 1. | 1-00, 2000 г., РА, Кош-Агачский район, перевал в Ачик | 2000 м | Кедрово-лиственничное редколесье с березой круглолистной и ивой карликовой |
| 2. | 2-00, 2000 г., РА, Онгудайский район, окр. д. Малый Яломан | 1000 м | Субальпийский луг |
| 3. | 3-00, 2000 г., РА, Усть-Канский район, окр. оз. Мультиинское | 1700 м | Остепненный лесной луг |
| 4. | 2-01, 2001 г., РА, Улаганский район, в 15 км от с. Улаган | 2000 м | Кедрово-лиственничный лес |
| 5. | 3а-01, 2001 г., РА, Улаганский район, берег оз. Мертвое | 2000 м | Разнотравный лесной луг |
| 6. | 3б-01, 2001 г., РА, Улаганский район, берег оз. Мертвое | 2000 м | Остепненный лесной луг |
| 7. | 6_10, 2010 г. РА, Усть-Коксинский р-н, окр. оз Мультиинского | 1500 м | Альпийский луг |
| 8. | 8_10, 2010 г. РА, Усть-Канский р-н, окр. с. Черный Ануй | 900 м | Остепненный луг |
| 9. | 3_07, 2007 г. РА, Кош-Агачский р-н, окр. с. Кош-Агач | 2100 м | Разреженный лиственничник |
| 10. | 6_07, 2007 г. РА, Улаганский р-н, окр. с. Акташ | 2160 м | Разреженный лиственничник |
| <i>H. theinum</i> Krasnob. | | | |
| 1. | 2009 г., 2010 г. СибБС ТГУ (г. Томск). Исх. сем.: Западный Алтай, Восточный Казахстан, хр. Проходной | 120 м | Лесная зона Западной Сибири; исх.: кедрово-лиственничное редколесье |
| 2. | 13_03, 2003 г.; 4_10, 2010 г.; 12_13, 13_13, 2013 г.; 5_14, 2014 г. РА, Усть-Коксинский р-н, окр. с. Кайтанак | 1800 м | Кедровое редколесье у подножия г. Красная |
| 3. | 1_14, 2014 г. РА, Онгудайский р-н, перевал Семинский | 1800 м | Парковый лиственнично-кедровый лес |
| 4. | 1999, 2010, 2014 гг. ЦСБС СО РАН. Исх. сем.: РА, Усть-Канский р-н, хр. Холзун | 180 м | Лесостепь Западной Сибири |
| <i>Glycine max</i> (L.) Merr.* | | | |
| 1. | 2009 г. Кемеровская обл., Прокопьевский р-н, п. Шарап; Кемеровский ин-т (филиал) РЭУ им. Плеханова, сорт «СибНИИСхоз-6» | 350 м | Лесостепь Кузнецкой котловины |

| 1 | 2 | 3 | 4 |
|-------------------------------|--|-------|-------------------------------|
| 2. | 2009 г. Кемеровская обл., Прокопьевский р-н, п. Шарап; Кемеровский ин-т (филиал) РЭУ им. Плеханова, сорт СибНИИК-315 | 350 м | Лесостепь Кузнецкой котловины |
| 3. | 2009 г. СибБС ТГУ, сорт «СибНИИК-315» | 120 м | лесная зона Западной Сибири |
| 4. | 2009 г. СибБС ТГУ, сорт «ООО Викор» | 120 м | лесная зона Западной Сибири |
| <i>Lathyrus sylvestris</i> L. | | | |
| 1. | ЦСБС СО РАН | 180 м | Лесостепь Западной Сибири |
| <i>Trifolium ambiguum</i> L. | | | |
| 1.* | 1986, 1990, 1991; ЦСБС СО РАН**; исх. сем.: делектус (г. Ялта) | 180 м | Лесостепь Западной Сибири |
| <i>T. medium</i> L. | | | |
| 1* | 1986, 2002; ЦСБС СО РАН**; исх. сем.: делектус (Голландия) | 180 м | Лесостепь Западной Сибири |
| 2* | 2002; ЦСБС СО РАН** исх. сем. из НСО | 180 м | Лесостепь Западной Сибири |
| <i>T. pannonicum</i> Jacq. | | | |
| 1. | 2001 г., в культуре в ЦСБС СО РАН; исх. сем.: делектус (Румыния, г. Бухарест) | 180 м | Лесостепь Западной Сибири |
| 2. | 1999 г., ЦСБС СО РАН, исх. сем.: делектус (г. Екатеринбург) | 180 м | Лесостепь Западной Сибири |
| <i>Vicia biennis</i> L. | | | |
| 1. | ЦСБС СО РАН (г. Новосибирск) исх. сем. из НСО | 180 м | Лесостепь Западной Сибири |

Примечание: * - изучены семена; ** указаны семена разных лет сбора

Примечание: звездочкой отмечены ЦП, у растений которых исследована только АИТ; ** данные за 1999–2000 годы любезно предоставлены к.б.н. Н.А.Карнауховой

Приложение 2. Характеристика морфологических признаков растений *Hedysarum gmelinii*

| № ЦП, h н. ур. м. | n | M | m | Cv, % | min | max | σ |
|--------------------------------------|----|------|-----|-------|------|------|----------|
| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 |
| Длина побегов, см | | | | | | | |
| 7_11, 300 | 20 | 69.6 | 1.7 | 11.0 | 56.5 | 84.0 | 7.6 |
| 15_12, 500 | 15 | 27.8 | 2.1 | 29.3 | 18.5 | 48.0 | 8.1 |
| 14_12, 700 | 10 | 58.2 | 2.6 | 14.0 | 48.0 | 78.0 | 8.1 |
| 1_00, 900 | 16 | 43.1 | 1.8 | 17.1 | 31.5 | 55.0 | 7.4 |
| 2с-00, 900 | 10 | 54.6 | 3.1 | 18.2 | 39.0 | 67.0 | 9.9 |
| 2_03, 1000 | 9 | 38.9 | 2.8 | 21.9 | 29.0 | 55.0 | 8.5 |
| 13_12, 1000 | 10 | 20.4 | 1.3 | 19.7 | 14.5 | 26.5 | 4.0 |
| 2а-00, 1100 | 10 | 39.4 | 2.1 | 16.6 | 32.0 | 53.0 | 6.5 |
| 2b-00, 1100 | 10 | 53.3 | 2.8 | 16.6 | 40.0 | 65.0 | 8.9 |
| 3-00, 1100 | 15 | 62.3 | 2.9 | 18.3 | 47.0 | 85.0 | 11.4 |
| 3_03, 1100 | 20 | 33.0 | 1.9 | 26.2 | 17.0 | 52.0 | 8.6 |
| 5_03, 1100 | 20 | 45.3 | 0.9 | 8.8 | 39.0 | 53.5 | 4.0 |
| 2_11, 1100 | 10 | 28.5 | 2.1 | 22.9 | 18.1 | 37.5 | 6.5 |
| 3_12, 1100 | 10 | 36.7 | 2.1 | 17.8 | 23.5 | 45.5 | 6.5 |
| 9_12, 1100 | 15 | 21.1 | 1.0 | 18.0 | 15.2 | 29.0 | 3.8 |
| 11_12, 1100 | 10 | 29.8 | 2.3 | 24.5 | 17.2 | 37.5 | 7.3 |
| 12_12, 1100 | 10 | 15.8 | 1.8 | 36.4 | 6.5 | 27.0 | 5.7 |
| 4_12, 1100 | 10 | 30.2 | 2.8 | 28.9 | 20.0 | 45.0 | 8.7 |
| 4_03, 1250 | 20 | 31.4 | 1.8 | 26.2 | 16.3 | 45.0 | 8.2 |
| 6_09, 1250 | 6 | 44.0 | 2.6 | 14.7 | 37.0 | 53.0 | 6.4 |
| 7_10, 1400 | 11 | 28.0 | 2.1 | 24.5 | 17.5 | 43.0 | 6.9 |
| 5_09, 1700 | 10 | 24.0 | 0.7 | 9.3 | 21.0 | 28.0 | 2.2 |
| 5_07, 2000 | 13 | 30.1 | 1.3 | 15.9 | 22.5 | 37.0 | 4.8 |
| 1_03, 2200 | 17 | 21.0 | 1.6 | 30.5 | 13.0 | 34.0 | 6.4 |
| Диаметр надземной части каудекса, см | | | | | | | |
| 15_12, 500 | 15 | 4.2 | 0.4 | 38.9 | 2.5 | 8.0 | 1.6 |
| 14_12, 700 | 10 | 6.1 | 0.7 | 35.8 | 4.0 | 10.0 | 2.2 |
| 1_00, 900 | 16 | 3.1 | 0.2 | 24.5 | 2.0 | 4.5 | 0.8 |
| 2с-00, 900 | 10 | 4.9 | 0.5 | 35.7 | 3.0 | 8.0 | 1.7 |
| 2_03, 1000 | 9 | 7.7 | 1.0 | 38.2 | 3.0 | 13.5 | 2.9 |
| 13_12, 1000 | 10 | 3.7 | 0.5 | 42.4 | 2.0 | 6.0 | 1.6 |
| 2а-00, 1100 | 10 | 8.1 | 0.8 | 32.7 | 5.0 | 12.0 | 2.6 |
| 2b-00, 1100 | 10 | 8.4 | 1.0 | 37.7 | 5.0 | 13.0 | 3.1 |
| 3-00, 1100 | 15 | 6.7 | 0.3 | 19.5 | 5.0 | 10.0 | 1.3 |
| 3_03, 1100 | 20 | 3.7 | 0.3 | 31.7 | 1.5 | 6.5 | 1.2 |
| 5_03, 1100 | 20 | 5.1 | 0.4 | 36.2 | 1.8 | 9.5 | 1.9 |
| 3_12, 1100 | 10 | 6.3 | 0.6 | 29.3 | 4.0 | 9.0 | 1.8 |
| 9_12, 1100 | 15 | 4.5 | 0.2 | 17.3 | 3.0 | 5.5 | 0.8 |
| 11_12, 1100 | 10 | 6.6 | 0.4 | 17.8 | 5.0 | 9.0 | 1.2 |

Продолжение прил. 2

| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 |
|----------------------|----|-----|-----|------|-----|------|-----|
| 12_12, 1100 | 10 | 2.8 | 0.2 | 23.1 | 2.0 | 3.5 | 0.6 |
| 4_12, 1100 | 10 | 5.4 | 0.4 | 21.2 | 3.5 | 7.0 | 1.1 |
| 4_03, 1250 | 20 | 5.3 | 0.4 | 31.0 | 3.0 | 9.0 | 1.6 |
| 7_10, 1400 | 9 | 6.7 | 0.4 | 16.3 | 4.5 | 8.0 | 1.1 |
| 5_09, 1700 | 10 | 6.9 | 0.5 | 25.3 | 4.5 | 10.0 | 1.7 |
| 5_07, 2000 | 12 | 5.0 | 0.4 | 25.6 | 3.0 | 7.5 | 1.3 |
| 1_03, 2200 | 17 | 5.9 | 0.3 | 17.7 | 3.5 | 8.0 | 1.0 |
| Длина листочков, см | | | | | | | |
| 7_11, 300 | 20 | 2.6 | 0.1 | 17.7 | 1.6 | 3.4 | 0.5 |
| 15_12, 500 | 15 | 1.5 | 0.1 | 16.1 | 1.1 | 2.0 | 0.2 |
| 14_12, 700 | 10 | 2.2 | 0.1 | 13.9 | 1.8 | 2.7 | 0.3 |
| 1_00, 900 | 16 | 1.7 | 0.1 | 15.4 | 1.3 | 2.3 | 0.3 |
| 2с-00, 900 | 10 | 1.3 | 0.1 | 23.8 | 1.0 | 1.8 | 0.3 |
| 2_03, 1000 | 9 | 1.8 | 0.2 | 26.3 | 1.0 | 2.6 | 0.5 |
| 13_12, 1000 | 10 | 1.5 | 0.1 | 19.0 | 1.1 | 1.8 | 0.3 |
| 2а-00, 1100 | 10 | 1.4 | 0.1 | 21.5 | 1.0 | 2.0 | 0.3 |
| 2b-00, 1100 | 10 | 1.3 | 0.1 | 35.2 | 1.0 | 2.5 | 0.5 |
| 3-00, 1100 | 15 | 1.7 | 0.1 | 22.6 | 1.0 | 2.2 | 0.4 |
| 3_03, 1100 | 20 | 1.2 | 0.1 | 22.2 | 0.7 | 1.5 | 0.3 |
| 5_03, 1100 | 20 | 1.7 | 0.1 | 16.0 | 1.2 | 2.2 | 0.3 |
| 2_11, 1100 | 10 | 1.3 | 0.1 | 16.4 | 0.9 | 1.6 | 0.2 |
| 3_12, 1100 | 10 | 1.5 | 0.1 | 22.2 | 1.0 | 2.2 | 0.3 |
| 9_12, 1100 | 15 | 0.9 | 0.1 | 21.8 | 0.6 | 1.3 | 0.2 |
| 11_12, 1100 | 10 | 1.3 | 0.1 | 25.1 | 0.9 | 1.7 | 0.3 |
| 12_12, 1100 | 10 | 0.9 | 0.1 | 20.8 | 0.6 | 1.2 | 0.2 |
| 4_12, 1100 | 10 | 1.4 | 0.1 | 22.0 | 1.1 | 1.9 | 0.3 |
| 4_03, 1250 | 20 | 1.3 | 0.1 | 23.2 | 0.7 | 1.7 | 0.3 |
| 6_09, 1250 | 6 | 1.6 | 0.1 | 19.2 | 1.3 | 2.1 | 0.3 |
| 7_10, 1400 | 11 | 1.4 | 0.1 | 23.4 | 1.1 | 2.3 | 0.3 |
| 5_09, 1700 | 10 | 1.4 | 0.1 | 19.5 | 1.1 | 1.9 | 0.3 |
| 5_07, 2000 | 13 | 2.3 | 0.2 | 30.1 | 1.6 | 4.5 | 0.7 |
| 1_03, 2200 | 17 | 1.1 | 0.1 | 19.0 | 0.7 | 1.5 | 0.2 |
| Ширина листочков, см | | | | | | | |
| 7_11, 300 | 20 | 1.0 | 0.1 | 24.7 | 0.6 | 1.5 | 0.2 |
| 15_12, 500 | 15 | 0.6 | 0.0 | 24.4 | 0.4 | 0.9 | 0.1 |
| 14_12, 700 | 10 | 0.8 | 0.1 | 43.1 | 0 | 1.1 | 0.3 |
| 2_03, 1000 | 9 | 0.9 | 0.1 | 28.3 | 0.5 | 1.4 | 0.3 |
| 13_12, 1000 | 10 | 0.8 | 0.0 | 19.8 | 0.6 | 1.1 | 0.2 |
| 3_03, 1100 | 20 | 0.5 | 0.0 | 26.8 | 0.3 | 0.8 | 0.1 |
| 5_03, 1100 | 20 | 0.7 | 0.0 | 13.4 | 0.5 | 0.9 | 0.1 |
| 2_11, 1100 | 10 | 0.4 | 0.0 | 16.7 | 0.3 | 0.5 | 0.1 |

Продолжение прил. 2

| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 |
|---------------------|----|------|-----|------|-----|------|-----|
| 3_12, 1100 | 10 | 0.7 | 0.1 | 24.3 | 0.5 | 0.9 | 0.2 |
| 9_12, 1100 | 15 | 0.4 | 0.0 | 35.1 | 0.2 | 0.7 | 0.1 |
| 11_12, 1100 | 10 | 0.6 | 0.1 | 33.5 | 0.3 | 0.9 | 0.2 |
| 12_12, 1100 | 10 | 0.5 | 0.0 | 25.6 | 0.4 | 0.7 | 0.1 |
| 4_12, 1100 | 10 | 0.6 | 0.0 | 21.4 | 0.4 | 0.7 | 0.1 |
| 4_03, 1250 | 20 | 0.6 | 0.0 | 20.4 | 0.4 | 0.9 | 0.1 |
| 6_09, 1250 | 6 | 0.6 | 0.0 | 19.1 | 0.5 | 0.8 | 0.1 |
| 7_10, 1400 | 11 | 0.7 | 0.1 | 33.9 | 0.4 | 1.3 | 0.2 |
| 5_09, 1700 | 10 | 0.7 | 0.0 | 13.5 | 0.6 | 0.9 | 0.1 |
| 5_07, 2000 | 13 | 1.1 | 0.1 | 26.9 | 0.7 | 1.9 | 0.3 |
| 1_03, 2200 | 17 | 0.6 | 0.0 | 21.3 | 0.4 | 0.8 | 0.1 |
| Длина соцветий, см | | | | | | | |
| 7_11, 300 | 20 | 7.8 | 0.7 | 37.3 | 3.0 | 13.5 | 2.9 |
| 15_12, 500 | 15 | 4.8 | 0.4 | 33.1 | 3.0 | 8.5 | 1.6 |
| 14_12, 700 | 10 | 8.4 | 1.1 | 41.1 | 4.0 | 12.5 | 3.5 |
| 1_00, 900 | 16 | 7.1 | 0.6 | 31.6 | 3.5 | 12.0 | 2.2 |
| 2с-00, 900 | 10 | 7.2 | 1.1 | 48.0 | 3.5 | 14.0 | 3.4 |
| 2_03, 1000 | 9 | 5.1 | 0.4 | 21.1 | 3.5 | 6.8 | 1.1 |
| 13_12, 1000 | 10 | 3.5 | 0.4 | 32.6 | 1.8 | 5.5 | 1.1 |
| 2а-00, 1100 | 10 | 7.7 | 0.4 | 16.8 | 6.0 | 9.5 | 1.3 |
| 2б-00, 1100 | 10 | 7.6 | 0.4 | 16.4 | 6.0 | 10.0 | 1.2 |
| 3-00, 1100 | 15 | 7.5 | 0.6 | 31.8 | 4.0 | 12.0 | 2.4 |
| 3_03, 1100 | 20 | 6.8 | 0.5 | 35.3 | 3.5 | 13.0 | 2.4 |
| 5_03, 1100 | 20 | 7.2 | 0.4 | 22.5 | 3.5 | 10.0 | 1.6 |
| 2_11, 1100 | 10 | 5.0 | 0.6 | 40.2 | 1.8 | 7.5 | 2.0 |
| 3_12, 1100 | 10 | 7.0 | 1.0 | 45.6 | 2.0 | 12.0 | 3.2 |
| 9_12, 1100 | 15 | 4.3 | 0.3 | 30.2 | 2.8 | 6.5 | 1.3 |
| 11_12, 1100 | 10 | 5.0 | 0.8 | 49.1 | 2.6 | 9.5 | 2.4 |
| 12_12, 1100 | 10 | 3.3 | 0.4 | 38.2 | 1.5 | 5.2 | 1.3 |
| 4_12, 1100 | 10 | 4.8 | 0.9 | 58.9 | 2.0 | 12.0 | 2.8 |
| 4_03, 1250 | 20 | 6.0 | 0.4 | 29.6 | 3.0 | 10.5 | 1.8 |
| 6_09, 1250 | 6 | 10.6 | 1.6 | 36.6 | 7.0 | 18.0 | 3.9 |
| 7_10, 1400 | 11 | 2.9 | 0.4 | 47.6 | 1.3 | 5.8 | 1.4 |
| 5_09, 1700 | 10 | 5.7 | 0.5 | 30.2 | 2.3 | 8.2 | 1.7 |
| 5_07, 2000 | 13 | 5.9 | 0.7 | 41.1 | 2.5 | 10.5 | 2.4 |
| 1_03, 2200 | 17 | 4.2 | 0.3 | 28.6 | 2.3 | 7.5 | 1.2 |
| Ширина соцветий, см | | | | | | | |
| 7_11, 300 | 20 | 2.5 | 0.1 | 22.8 | 1.6 | 3.5 | 0.6 |
| 15_12, 500 | 15 | 2.4 | 0.1 | 22.7 | 1.0 | 3.0 | 0.5 |
| 14_12, 700 | 10 | 2.8 | 0.1 | 16.4 | 2.1 | 3.5 | 0.5 |
| 1_00, 900 | 16 | 2.0 | 0.1 | 10.3 | 1.6 | 2.3 | 0.2 |
| 2с-00, 900 | 9 | 1.8 | 0.1 | 18.2 | 1.2 | 2.2 | 0.3 |

Продолжение прил. 2

| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 |
|-----------------|----|-----|-----|------|-----|-----|-----|
| 2_03, 1000 | 9 | 3.0 | 0.1 | 12.9 | 2.5 | 3.7 | 0.4 |
| 13_12, 1000 | 10 | 2.1 | 0.2 | 26.7 | 1.2 | 3.0 | 0.6 |
| 2a-00, 1100 | 3 | 2.4 | 0.1 | 8.6 | 2.2 | 2.6 | 0.2 |
| 2b-00, 1100 | 8 | 1.8 | 0.1 | 12.0 | 1.5 | 2.0 | 0.2 |
| 3-00, 1100 | 15 | 2.0 | 0.1 | 14.1 | 1.5 | 2.5 | 0.3 |
| 3_03, 1100 | 20 | 1.9 | 0.1 | 23.6 | 1.2 | 3.2 | 0.5 |
| 5_03, 1100 | 20 | 3.1 | 0.1 | 10.3 | 2.5 | 3.8 | 0.3 |
| 2_11, 1100 | 10 | 2.1 | 0.2 | 26.8 | 1.3 | 2.8 | 0.6 |
| 3_12, 1100 | 10 | 1.5 | 0.1 | 15.7 | 1.2 | 2.0 | 0.2 |
| 9_12, 1100 | 15 | 1.9 | 0.1 | 26.9 | 1.2 | 2.8 | 0.5 |
| 11_12, 1100 | 10 | 2.3 | 0.2 | 27.9 | 1.1 | 3.2 | 0.6 |
| 12_12, 1100 | 10 | 2.1 | 0.1 | 18.9 | 1.7 | 2.9 | 0.4 |
| 4_12, 1100 | 10 | 1.7 | 0.1 | 19.4 | 1.0 | 2.1 | 0.3 |
| 4_03, 1250 | 20 | 2.1 | 0.1 | 16.3 | 1.3 | 2.7 | 0.3 |
| 6_09, 1250 | 4 | 2.3 | 0.2 | 20.4 | 1.7 | 2.7 | 0.5 |
| 7_10, 1400 | 11 | 2.2 | 0.2 | 25.5 | 1.4 | 3.4 | 0.6 |
| 5_09, 1700 | 10 | 2.2 | 0.1 | 15.4 | 1.6 | 3.0 | 0.3 |
| 5_07, 2000 | 13 | 2.2 | 0.1 | 19.9 | 1.7 | 3.0 | 0.4 |
| 1_03, 2200 | 17 | 2.7 | 0.1 | 14.5 | 2.2 | 3.5 | 0.4 |
| Число метамеров | | | | | | | |
| 7_11, 300 | 20 | 5.2 | 0.2 | 13.0 | 4 | 6.0 | 0.7 |
| 15_12, 500 | 15 | 2.9 | 0.3 | 41.4 | 1.0 | 5.0 | 1.2 |
| 14_12, 700 | 10 | 4.4 | 0.2 | 15.9 | 3.0 | 5.0 | 0.7 |
| 2c-00, 900 | 10 | 2.1 | 0.1 | 15.1 | 2.0 | 3.0 | 0.3 |
| 2_03, 1000 | 9 | 5.3 | 0.4 | 24.8 | 3.0 | 7.0 | 1.3 |
| 13_12, 1000 | 10 | 2.1 | 0.2 | 27.0 | 1.0 | 3.0 | 0.6 |
| 2a-00, 1100 | 10 | 1.7 | 0.2 | 39.7 | 1.0 | 3.0 | 0.7 |
| 2b-00, 1100 | 10 | 2.9 | 0.2 | 19.6 | 2.0 | 4.0 | 0.6 |
| 3-00, 1100 | 15 | 6.5 | 0.4 | 26.1 | 3.0 | 9.0 | 1.7 |
| 3_03, 1100 | 20 | 4.2 | 0.2 | 25.2 | 2.0 | 6.0 | 1.1 |
| 5_03, 1100 | 20 | 5.4 | 0.2 | 13.9 | 4.0 | 7.0 | 0.7 |
| 2_11, 1100 | 10 | 3.7 | 0.3 | 25.6 | 3.0 | 5.0 | 0.9 |
| 3_12, 1100 | 10 | 4.7 | 0.4 | 28.5 | 3.0 | 6.0 | 1.3 |
| 9_12, 1100 | 15 | 2.8 | 0.2 | 30.8 | 2.0 | 5.0 | 0.9 |
| 11_12, 1100 | 10 | 3.0 | 0.1 | 15.7 | 2.0 | 4.0 | 0.5 |
| 12_12, 1100 | 10 | 3.1 | 0.3 | 28.2 | 1.0 | 4.0 | 0.9 |
| 4_12, 1100 | 10 | 3.7 | 0.4 | 36.1 | 2.0 | 6.0 | 1.3 |
| 4_03, 1250 | 20 | 4.1 | 0.2 | 23.6 | 3.0 | 6.0 | 1.0 |
| 6_09, 1250 | 6 | 3.3 | 0.3 | 24.5 | 2.0 | 4.0 | 0.8 |
| 7_10, 1400 | 11 | 3.1 | 0.3 | 30.5 | 2.0 | 5.0 | 0.9 |
| 5_09, 1700 | 10 | 2.8 | 0.3 | 36.9 | 1.0 | 5.0 | 1.0 |
| 5_07, 2000 | 13 | 4.0 | 0.2 | 14.4 | 3.0 | 5.0 | 0.6 |

Продолжение прил. 2

| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 |
|----------------------------|----|------|-----|------|-------|------|------|
| 1_03, 2200 | 17 | 3.1 | 0.2 | 27.5 | 2.0 | 5.0 | 0.9 |
| Число боковых побегов | | | | | | | |
| 7_11, 300 | 20 | 0.4 | 0.1 | 0.6 | 167.8 | 0.0 | 2.0 |
| 2_03, 1000 | 9 | 0.1 | 0.1 | 0.3 | 300.0 | 0.0 | 1.0 |
| 2_11, 1100 | 10 | 0.7 | 0.2 | 0.5 | 69.0 | 0.0 | 1.0 |
| 3_12, 1100 | 10 | 0.6 | 0.2 | 0.7 | 116.5 | 0.0 | 2.0 |
| 4_12, 1100 | 10 | 0.4 | 0.2 | 0.7 | 174.8 | 0.0 | 2.0 |
| 5_09, 1700 | 10 | 0.9 | 0.1 | 0.3 | 35.1 | 0.0 | 1.0 |
| Число листьев | | | | | | | |
| 7_11, 300 | 20 | 6.0 | 0.3 | 20.2 | 4.0 | 9.0 | 1.2 |
| 15_12, 500.00 | 15 | 4.6 | 0.3 | 27.0 | 3.0 | 7.0 | 1.2 |
| 14_12, 700.00 | 10 | 4.8 | 0.2 | 16.4 | 4.0 | 6.0 | 0.8 |
| 13_12, 1000 | 10 | 3.8 | 0.3 | 27.2 | 3.0 | 6.0 | 1.0 |
| 2_11, 1100 | 10 | 4.9 | 0.3 | 20.3 | 3.0 | 6.0 | 1.0 |
| 3_12, 1100 | 10 | 4.0 | 0.3 | 26.4 | 2.0 | 5.0 | 1.1 |
| 9_12, 1100 | 15 | 3.4 | 0.2 | 24.4 | 2.0 | 5.0 | 0.8 |
| 11_12, 1100 | 10 | 3.7 | 0.2 | 18.2 | 3.0 | 5.0 | 0.7 |
| 12_12, 1100 | 9 | 3.7 | 0.4 | 36.1 | 2.0 | 6.0 | 1.3 |
| 4_12, 1100 | 10 | 4.6 | 0.3 | 21.0 | 3.0 | 6.0 | 1.0 |
| 6_09, 1250 | 6 | 3.7 | 0.3 | 22.3 | 3.0 | 5.0 | 0.8 |
| 7_10, 1400 | 11 | 3.5 | 0.3 | 27.0 | 2.0 | 5.0 | 0.9 |
| 5_09, 1700 | 10 | 4.1 | 0.4 | 29.2 | 2.0 | 6.0 | 1.2 |
| 5_07, 2000 | 13 | 6.3 | 0.5 | 27.8 | 4.0 | 11.0 | 1.8 |
| 1_03, 2200 | 17 | 4.1 | 0.2 | 20.8 | 3.0 | 6.0 | 0.9 |
| Число вегетативных побегов | | | | | | | |
| 15_12, 500 | 15 | 3.0 | 0.3 | 43.6 | 1.0 | 5.0 | 1.3 |
| 14_12, 700 | 10 | 1.1 | 0.1 | 28.7 | 1.0 | 2.0 | 0.3 |
| 1_00, 900 | 16 | 2.1 | 0.4 | 68.5 | 1.0 | 6.0 | 1.5 |
| 2с-00, 900 | 10 | 4.2 | 0.9 | 70.8 | 1.0 | 9.0 | 3.0 |
| 2_03, 1000 | 9 | 19.0 | 5.8 | 91.9 | 4.0 | 61.0 | 17.5 |
| 13_12, 1000 | 10 | 1.8 | 0.2 | 43.8 | 1.0 | 3.0 | 0.8 |
| 2а-00, 1100 | 9 | 9.7 | 1.7 | 51.5 | 4.0 | 17.0 | 5.0 |
| 2b-00, 1100 | 10 | 1.8 | 0.4 | 73.1 | 1.0 | 5.0 | 1.3 |
| 3-00, 1100 | 15 | 3.1 | 0.7 | 85.8 | 1.0 | 10.0 | 2.6 |
| 3_03, 1100 | 20 | 8.9 | 1.0 | 50.0 | 4.0 | 24.0 | 4.4 |
| 5_03, 1100 | 20 | 18.2 | 1.8 | 43.3 | 7.0 | 38.0 | 7.9 |
| 3_12, 1100 | 10 | 3.1 | 0.9 | 96.7 | 1.0 | 8.0 | 3.0 |
| 9_12, 1100 | 15 | 2.1 | 0.3 | 58.4 | 0 | 5.0 | 1.2 |
| 11_12, 1100 | 10 | 6.0 | 1.3 | 66.7 | 1.0 | 14.0 | 4.0 |
| 12_12, 1100 | 10 | 2.5 | 0.3 | 43.2 | 1.0 | 4.0 | 1.1 |
| 4_12, 1100 | 10 | 3.1 | 0.4 | 44.2 | 1.0 | 5.0 | 1.4 |

Продолжение прил. 2

| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 |
|---|----|------|-----|-------|------|------|------|
| 4_03, 1250 | 20 | 16.4 | 1.8 | 48.8 | 8.0 | 38.0 | 8.0 |
| 5_09, 1700 | 10 | 7.4 | 1.3 | 57.0 | 1.0 | 14.0 | 4.2 |
| 5_07, 2000 | 12 | 4.4 | 1.0 | 75.7 | 1.0 | 11.0 | 3.3 |
| 1_03, 2200 | 17 | 16.6 | 1.5 | 37.8 | 8.0 | 28.0 | 6.3 |
| Число генеративных побегов | | | | | | | |
| 15_12, 500 | 15 | 5.9 | 0.4 | 29.4 | 4.0 | 9.0 | 1.7 |
| 14_12, 700 | 10 | 9.2 | 1.5 | 53.2 | 3.0 | 19.0 | 4.9 |
| 1_00, 900 | 16 | 4.6 | 0.6 | 47.9 | 2.0 | 10.0 | 2.2 |
| 2с-00, 900 | 10 | 8.7 | 1.6 | 58.4 | 4.0 | 21.0 | 5.1 |
| 2_03, 1000 | 9 | 12.3 | 2.4 | 57.2 | 6.0 | 29.0 | 7.1 |
| 13_12, 1000 | 10 | 3.4 | 0.9 | 83.4 | 1.0 | 9.0 | 2.8 |
| 2а-00, 1100 | 9 | 11.9 | 2.1 | 51.9 | 5.0 | 24.0 | 6.2 |
| 2b-00, 1100 | 10 | 28.3 | 4.4 | 49.6 | 13.0 | 47.0 | 14.0 |
| 3-00, 1100 | 15 | 15.5 | 1.5 | 38.2 | 10.0 | 32.0 | 5.9 |
| 3_03, 1100 | 20 | 4.4 | 0.4 | 36.7 | 2.0 | 8.0 | 1.6 |
| 5_03, 1100 | 20 | 11.9 | 1.1 | 42.4 | 5.0 | 28.0 | 5.0 |
| 3_12, 1100 | 10 | 12.9 | 2.5 | 60.8 | 6.0 | 31.0 | 7.8 |
| 9_12, 1100 | 15 | 11.7 | 0.9 | 29.5 | 7.0 | 18.0 | 3.4 |
| 11_12, 1100 | 10 | 19.6 | 2.3 | 37.8 | 8.0 | 30.0 | 7.4 |
| 12_12, 1100 | 10 | 5.2 | 0.7 | 44.2 | 3.0 | 10.0 | 2.3 |
| 4_12, 1100 | 10 | 7.9 | 1.1 | 42.4 | 3.0 | 14.0 | 3.3 |
| 4_03, 1250 | 20 | 8.6 | 0.8 | 41.8 | 4.0 | 20.0 | 3.6 |
| 5_09, 1700 | 10 | 12.0 | 2.9 | 77.3 | 4.0 | 34.0 | 9.3 |
| 5_07, 2000 | 12 | 4.5 | 0.8 | 61.8 | 2.0 | 12.0 | 2.8 |
| 1_03, 2200 | 17 | 9.8 | 1.1 | 45.6 | 4.0 | 23.0 | 4.5 |
| Соотношение числа генеративных и вегетативных побегов | | | | | | | |
| 15_12, 500 | 15 | 2.4 | 0.3 | 51.8 | 1.0 | 5.0 | 1.2 |
| 14_12, 700 | 10 | 8.8 | 1.6 | 58.6 | 3.0 | 19.0 | 5.2 |
| 1_00, 900 | 16 | 2.8 | 0.5 | 63.4 | 0.7 | 7.0 | 1.8 |
| 2с-00, 900 | 10 | 2.5 | 0.4 | 46.7 | 1.0 | 5.0 | 1.2 |
| 2_03, 1000 | 9 | 1.1 | 0.3 | 75.9 | 0.2 | 2.4 | 0.8 |
| 13_12, 1000 | 10 | 2.2 | 0.8 | 112.4 | 0.5 | 9.0 | 2.5 |
| 2а-00, 1100 | 9 | 1.4 | 0.2 | 53.6 | 0.6 | 3.0 | 0.7 |
| 2b-00, 1100 | 10 | 21.2 | 4.7 | 70.1 | 4.2 | 47.0 | 14.9 |
| 3-00, 1100 | 15 | 7.5 | 0.9 | 49.1 | 1.3 | 12.0 | 3.7 |
| 3_03, 1100 | 20 | 0.5 | 0.0 | 35.9 | 0.3 | 1.0 | 0.2 |
| 5_03, 1100 | 20 | 0.8 | 0.1 | 50.2 | 0.2 | 1.5 | 0.4 |
| 3_12, 1100 | 10 | 7.2 | 1.5 | 66.3 | 1.1 | 15.5 | 4.8 |
| 9_12, 1100 | 14 | 6.1 | 0.8 | 47.1 | 2.5 | 12.0 | 2.9 |
| 11_12, 1100 | 10 | 4.3 | 0.8 | 56.6 | 2.0 | 9.0 | 2.5 |
| 12_12, 1100 | 10 | 2.4 | 0.4 | 50.0 | 1.0 | 5.0 | 1.2 |
| 4_12, 1100 | 10 | 3.0 | 0.5 | 56.2 | 1.0 | 6.5 | 1.7 |

Продолжение прил. 2

| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 |
|---------------------------|----|------|-----|-------|------|------|-----|
| 4_03, 1250 | 20 | 0.6 | 0.0 | 35.4 | 0.2 | 0.9 | 0.2 |
| 5_09, 1700 | 10 | 2.5 | 1.0 | 128.5 | 0.6 | 11.3 | 3.3 |
| 5_07, 2000 | 12 | 1.7 | 0.4 | 85.7 | 0.2 | 5.0 | 1.4 |
| 1_03, 2200 | 17 | 0.7 | 0.1 | 69.0 | 0.1 | 2.1 | 0.5 |
| Число соцветий на побегах | | | | | | | |
| 7_11, 300 | 20 | 3.6 | 0.3 | 36.0 | 1.0 | 6.0 | 1.3 |
| 15_12, 500 | 15 | 2.0 | 0.2 | 46.3 | 1.0 | 4.0 | 0.9 |
| 14_12, 700 | 9 | 2.9 | 0.3 | 27.1 | 2.0 | 4.0 | 0.8 |
| 1_00, 900 | 16 | 2.4 | 0.2 | 0.6 | 1.2 | 3.5 | 0.6 |
| 2с-00, 900 | 10 | 2.2 | 0.2 | 0.7 | 1.2 | 3.2 | 0.7 |
| 2_03, 1000 | 9 | 3.7 | 0.3 | 27.3 | 2.0 | 5.0 | 1.0 |
| 13_12, 1000 | 8 | 2.0 | 0.2 | 26.7 | 1.0 | 3.0 | 0.5 |
| 2а-00, 1100 | 9 | 1.9 | 0.4 | 1.1 | 0.5 | 4.2 | 1.1 |
| 2b-00, 1100 | 10 | 2.1 | 0.1 | 0.4 | 1.5 | 3.0 | 0.4 |
| 3-00, 1100 | 15 | 3.0 | 0.3 | 1.0 | 1.3 | 4.5 | 1.0 |
| 3_03, 1100 | 20 | 3.3 | 0.2 | 29.7 | 2.0 | 5.0 | 1.0 |
| 5_03, 1100 | 20 | 4.2 | 0.2 | 19.8 | 3.0 | 5.0 | 0.8 |
| 2_11, 1100 | 10 | 2.5 | 0.3 | 43.2 | 1.0 | 4.0 | 1.1 |
| 3_12, 1100 | 10 | 2.9 | 0.3 | 37.9 | 1.0 | 5.0 | 1.1 |
| 9_12, 1100 | 15 | 2.4 | 0.2 | 30.7 | 1.0 | 4.0 | 0.7 |
| 11_12, 1100 | 10 | 2.2 | 0.3 | 41.8 | 1.0 | 3.0 | 0.9 |
| 12_12, 1100 | 10 | 2.3 | 0.4 | 54.4 | 1.0 | 5.0 | 1.3 |
| 4_12, 1100 | 10 | 2.5 | 0.2 | 21.1 | 2.0 | 3.0 | 0.5 |
| 4_03, 1250 | 20 | 3.7 | 0.3 | 36.9 | 2.0 | 6.0 | 1.3 |
| 6_09, 1250 | 6 | 3.0 | 0.3 | 21.1 | 2.0 | 4.0 | 0.6 |
| 7_10, 1400 | 11 | 3.1 | 0.3 | 33.8 | 1.0 | 5.0 | 1.0 |
| 5_09, 1700 | 10 | 2.5 | 0.3 | 34.0 | 1.0 | 4.0 | 0.8 |
| 5_07, 2000 | 13 | 1.6 | 0.1 | 31.3 | 1.0 | 2.0 | 0.5 |
| 1_03, 2200 | 17 | 1.5 | 0.2 | 43.1 | 1.0 | 3.7 | 0.7 |
| Число цветков в соцветиях | | | | | | | |
| 7_11, 300 | 20 | 20.1 | 1.9 | 42.6 | 6.0 | 45.0 | 8.6 |
| 15_12, 500 | 15 | 16.5 | 1.2 | 28.5 | 12.0 | 25.0 | 4.7 |
| 14_12, 700 | 10 | 26.5 | 1.7 | 20.7 | 16.0 | 33.0 | 5.5 |
| 1_00, 900 | 16 | 28.0 | 2.3 | 32.5 | 10.0 | 50.0 | 9.1 |
| 2с-00, 900 | 10 | 22.1 | 2.0 | 28.9 | 10.0 | 32.0 | 6.4 |
| 13_12, 1000 | 10 | 12.4 | 2.1 | 53.7 | 2.0 | 23.0 | 6.7 |
| 2а-00, 1100 | 10 | 27.5 | 2.9 | 33.5 | 17.0 | 44.0 | 9.2 |
| 2b-00, 1100 | 10 | 23.0 | 1.7 | 22.8 | 16.0 | 32.0 | 5.2 |
| 3-00, 1100 | 14 | 28.8 | 1.9 | 25.0 | 19.0 | 45.0 | 7.2 |
| 3_03, 1100 | 16 | 20.1 | 1.5 | 30.2 | 13.0 | 33.0 | 6.1 |
| 5_03, 1100 | 20 | 24.6 | 1.4 | 24.6 | 15.0 | 41.0 | 6.0 |
| 2_11, 1100 | 10 | 15.4 | 2.4 | 49.1 | 5.0 | 25.0 | 7.6 |

Продолжение прил. 2

| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 |
|---|----|------|-----|-------|------|------|-----|
| 3_12, 1100 | 10 | 24.0 | 3.0 | 39.1 | 12.0 | 40.0 | 9.4 |
| 9_12, 1100 | 15 | 18.6 | 1.6 | 32.4 | 11.0 | 29.0 | 6.0 |
| 11_12, 1100 | 10 | 19.2 | 3.0 | 49.8 | 6.0 | 37.0 | 9.6 |
| 12_12, 1100 | 9 | 14.4 | 0.7 | 15.1 | 11.0 | 18.0 | 2.2 |
| 4_12, 1100 | 10 | 13.4 | 1.6 | 36.6 | 6.0 | 25.0 | 4.9 |
| 4_03, 1250 | 19 | 18.2 | 1.3 | 31.6 | 6.0 | 27.0 | 5.8 |
| 6_09, 1250 | 6 | 23.0 | 2.3 | 24.7 | 14.0 | 29.0 | 5.7 |
| 5_09, 1700 | 10 | 24.0 | 2.7 | 35.1 | 10.0 | 41.0 | 8.4 |
| 5_07, 2000 | 11 | 11.9 | 1.8 | 50.9 | 6.0 | 29.0 | 6.1 |
| 1_03, 2200 | 17 | 15.3 | 2.2 | 58.9 | 5.0 | 33.3 | 9.0 |
| Число порядков ветвления осевых побегов | | | | | | | |
| 7_11, 310 | 20 | 0.4 | 0.2 | 170.1 | 0 | 2 | 0.7 |
| 2_03,1000 | 9 | 0.2 | 0.2 | 300.0 | 0 | 2 | 0.7 |
| 2_11,1100 | 10 | 0.7 | 0.2 | 69.0 | 0 | 1 | 0.5 |
| 3_12,1100 | 10 | 0.7 | 0.3 | 117.6 | 0 | 2 | 0.8 |
| 4_12,1100 | 10 | 0.3 | 0.2 | 161.0 | 0 | 1 | 0.5 |
| 5_09,1700 | 10 | 1.0 | 0.1 | 47.1 | 0 | 2 | 0.5 |

Приложение 3. Изменчивость морфологических признаков *Hedysarum gmelinii* в различных эколого-географических условиях; с отсутствием регрессии (рис. П3а-П3г) и с недостоверной регрессией (рис. П3д-П3н)

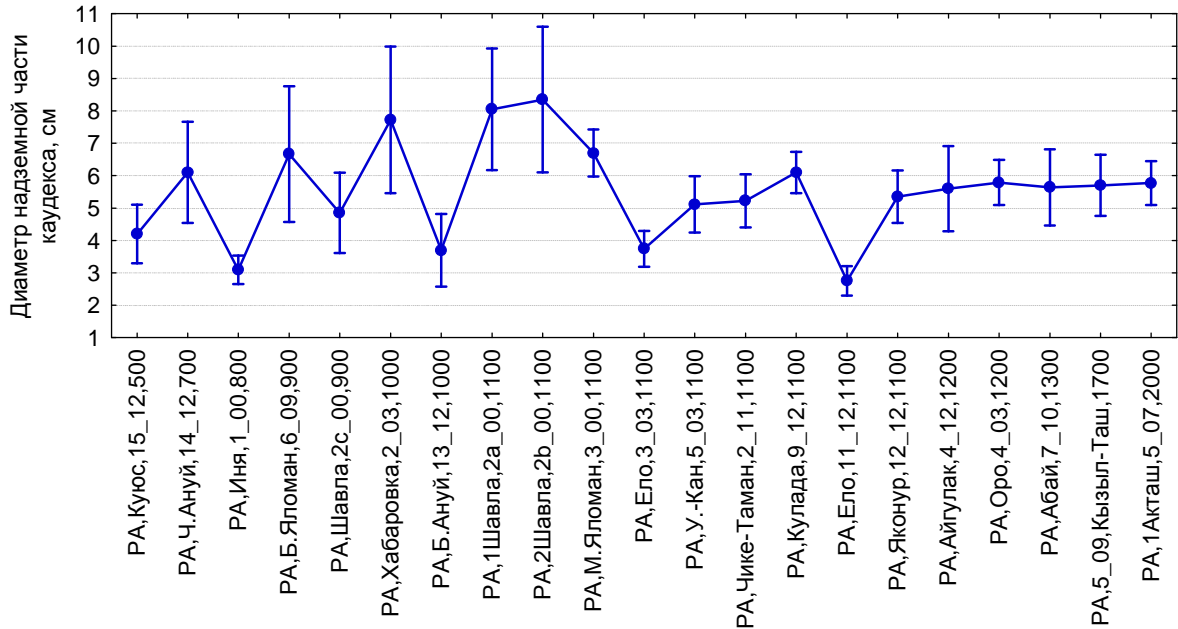


Рис. П3а) Диаметр надземной части каудекса у растений *Hedysarum gmelinii*

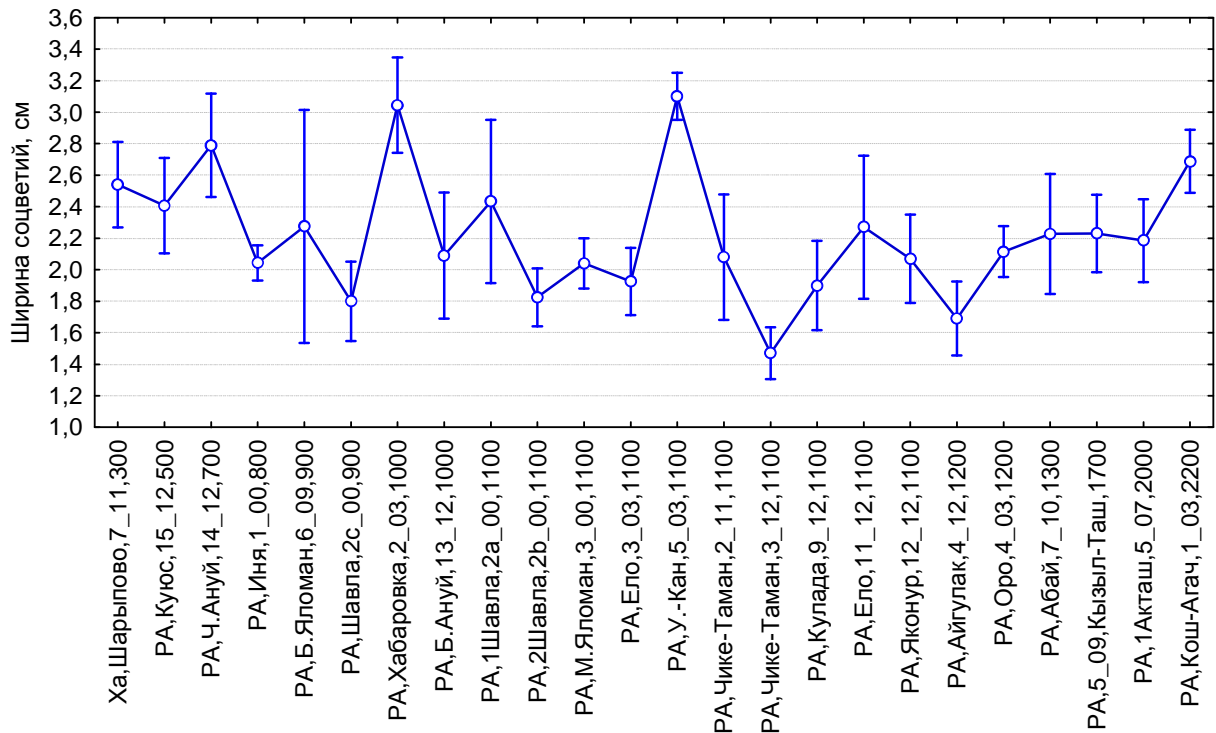


Рис. П3б) Ширина соцветий у растений *H. gmelinii*

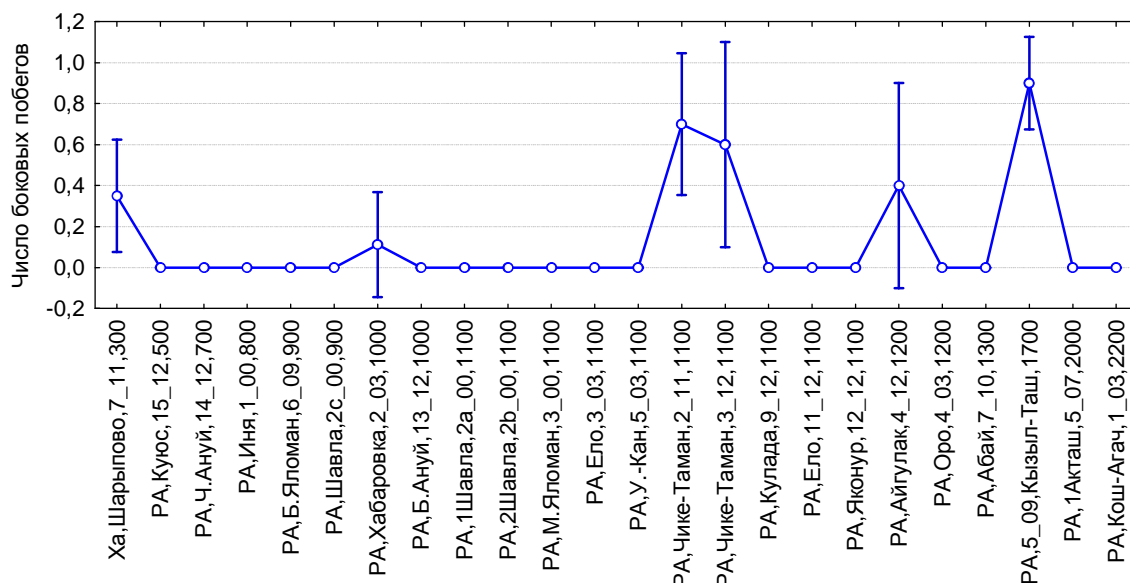
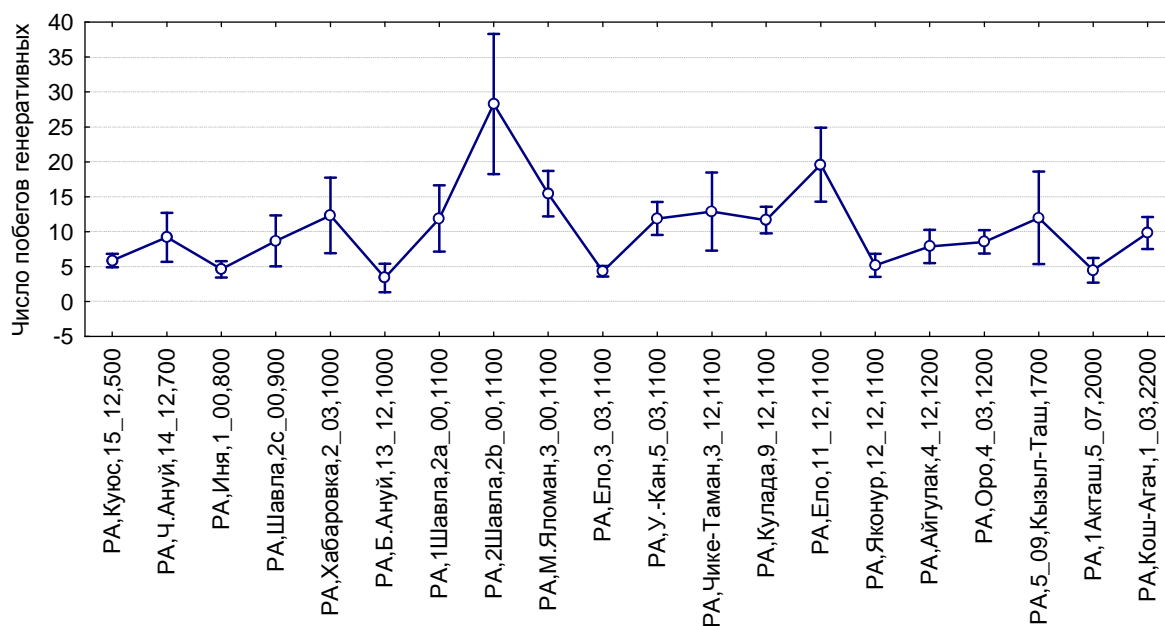
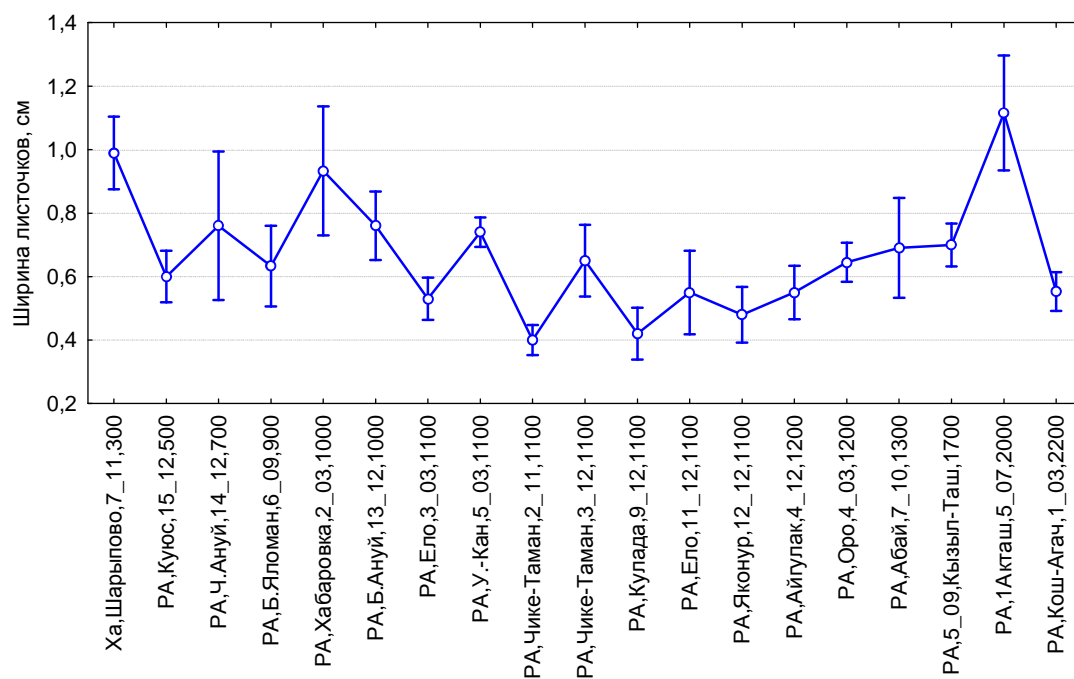
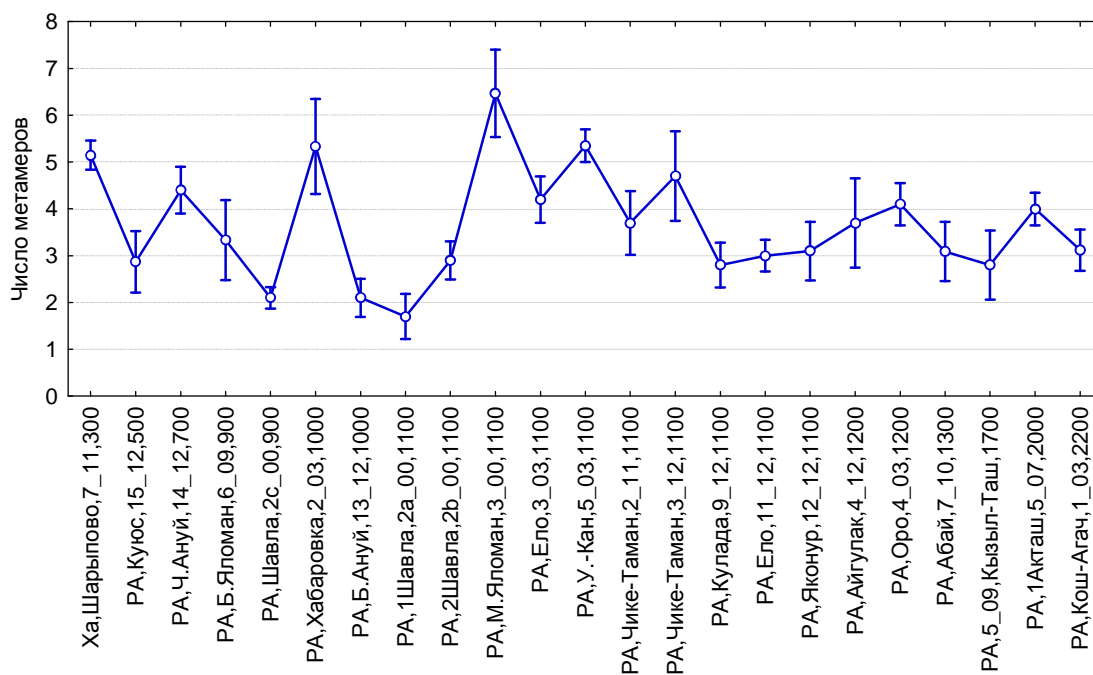
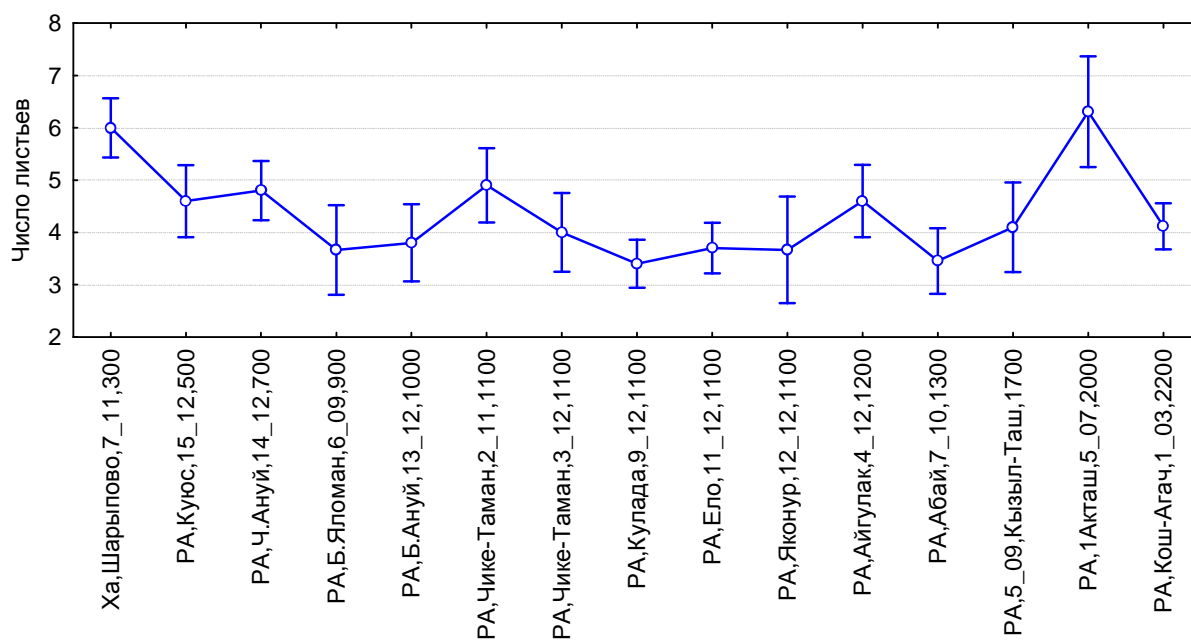
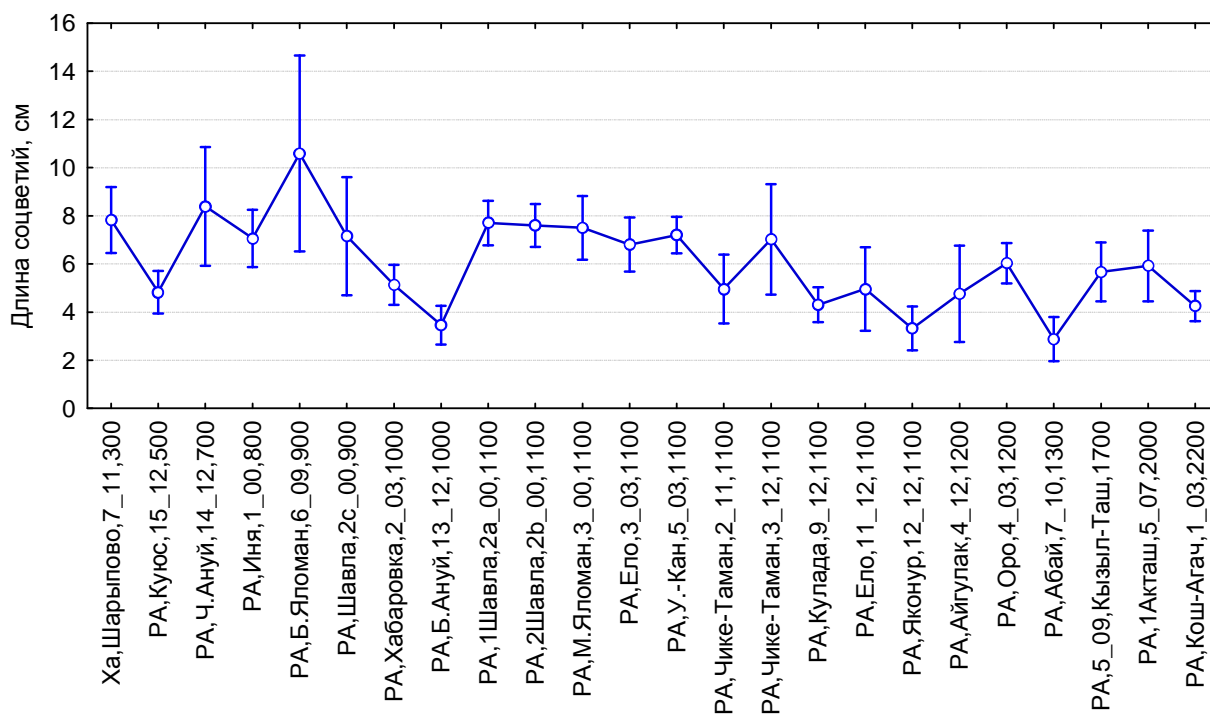
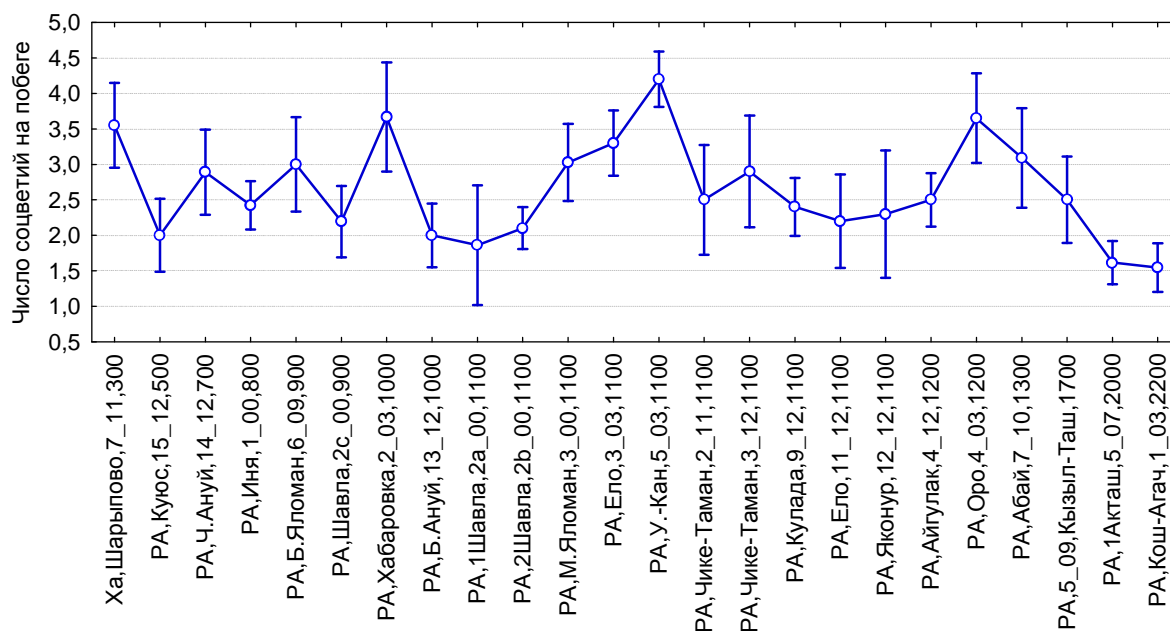
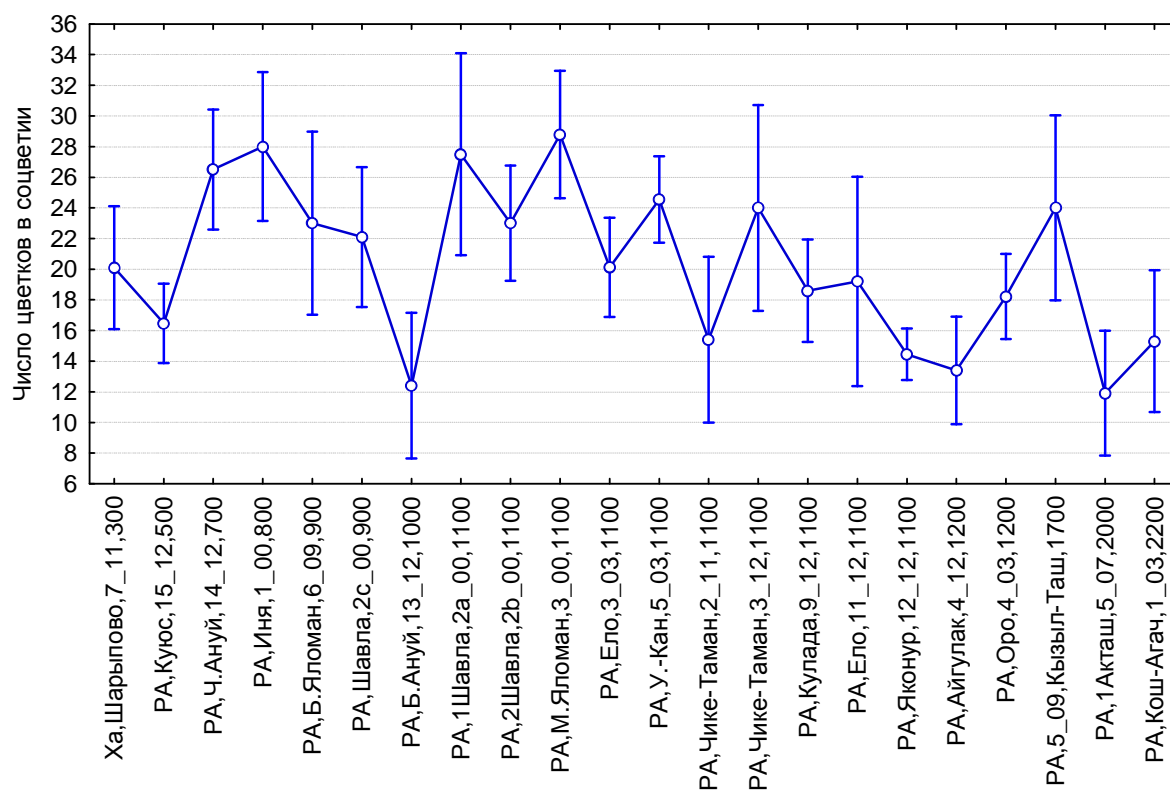
Рис. ПЗв) Число побегов обогашения у растений *H. gmelinii*Рис. ПЗг) Число генеративных побегов у растений *H. gmelinii*

Рис. ПЗ. Изменение морфологических признаков у растений *H. gmelinii* в различных эколого-географических условиях. На оси ординат расположены средние значения признаков с доверительным интервалом (95%), на оси абсцисс—местообитание, номера популяций и высота н. ур. м. (м) (через запятую).

Рис. ПЗд) Ширина листочков у растений *H. gmelinii*Рис. ПЗе) Число метамеров у растений *H. gmelinii*

Рис. ПЗж) Число листьев у растений *H. gmelinii*Рис. ПЗз) Длина соцветий у растений *H. gmelinii*

Рис. П3и) Число соцветий у растений *H. gmelinii*Рис. П3к) Число цветков у растений *H. gmelinii*

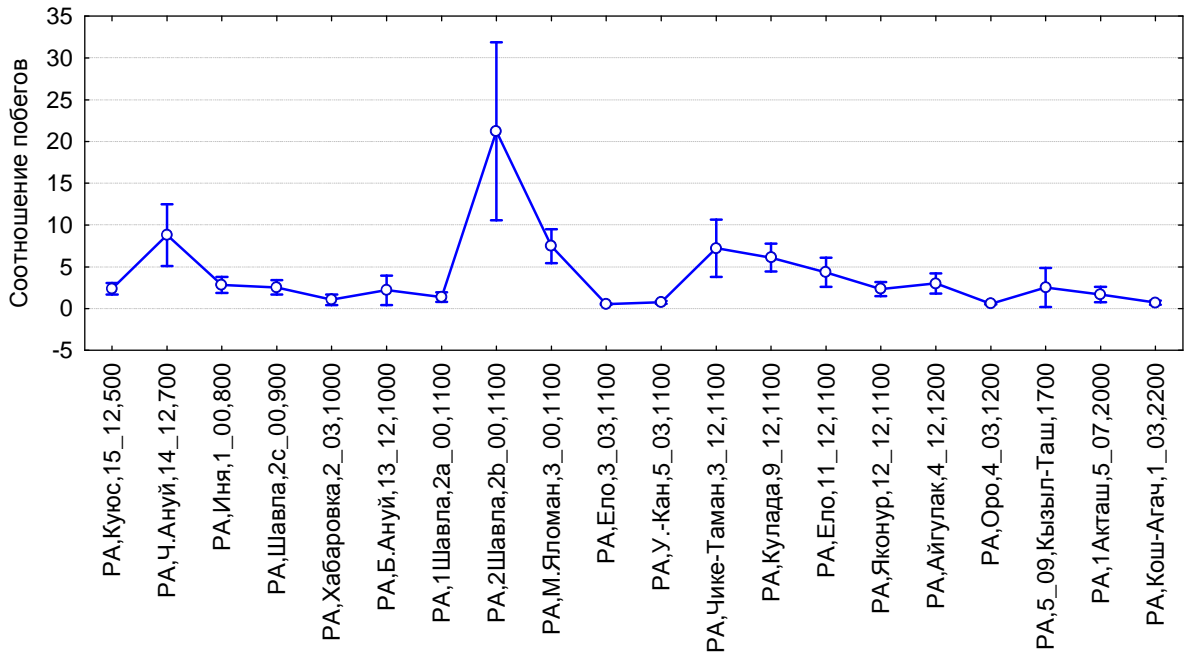


Рис. ПЗл) Соотношение числа генеративных и вегетативных побегов у растений *H. gmelinii*

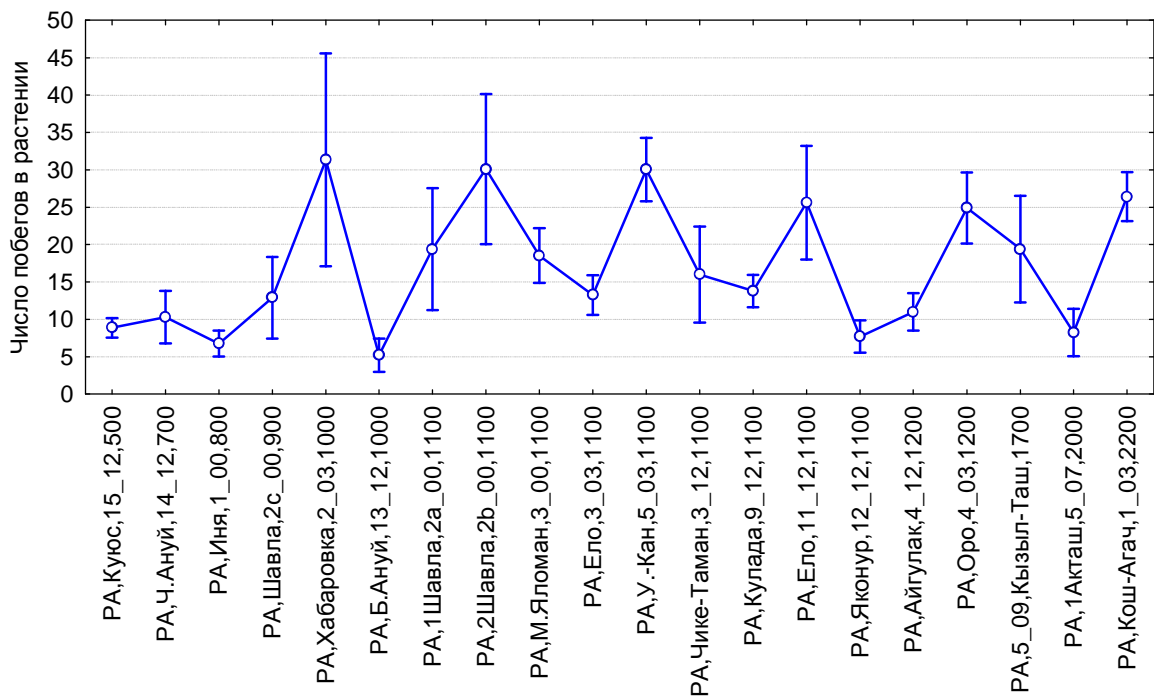


Рис. ПЗм) Число побегов у растений *H. gmelinii*

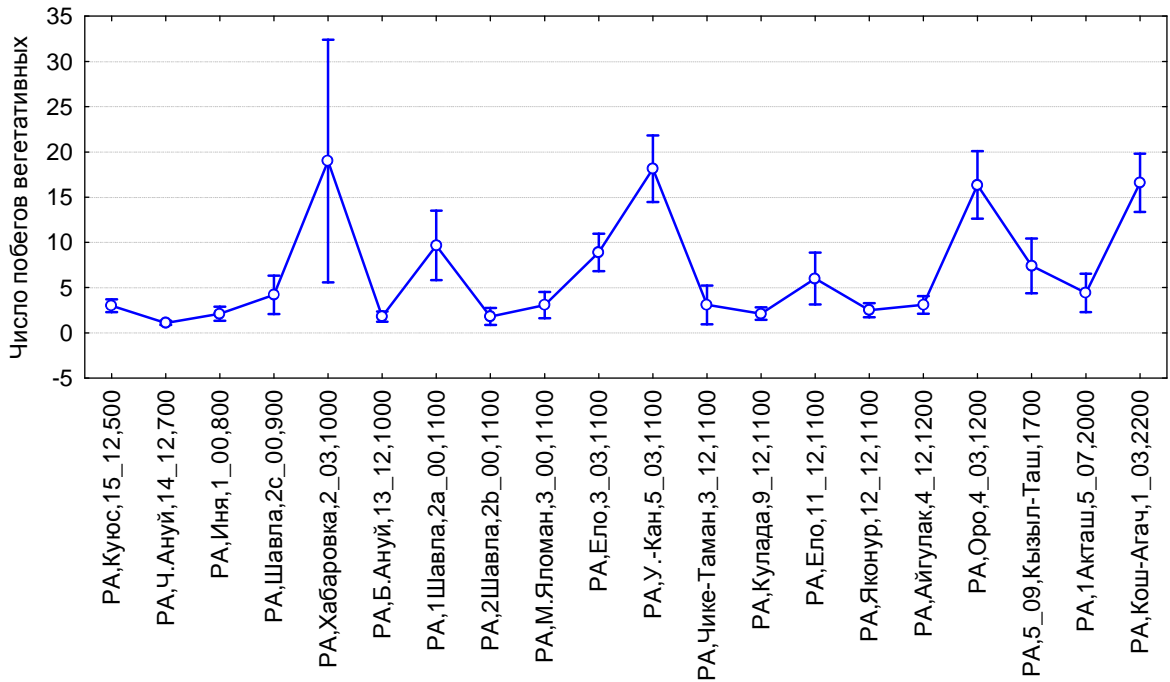
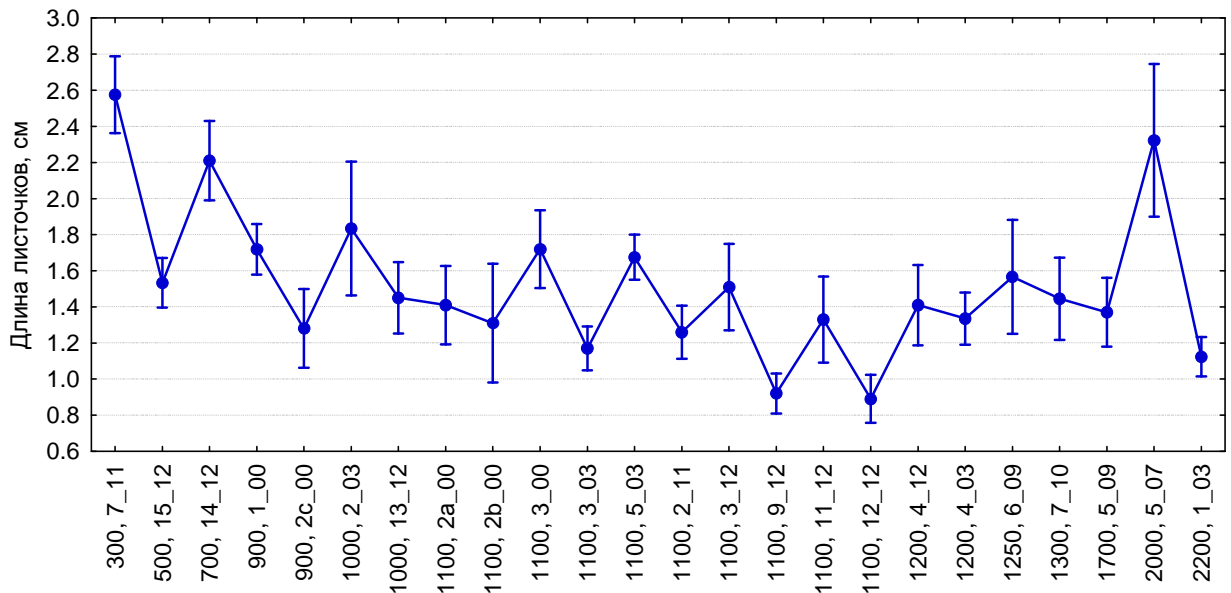
Рис. ПЗн) Число вегетативных побегов у растений *H. gmelinii*Рис. ПЗо) Длина листочков у растений *H. gmelinii*

Рис. ПЗ. Изменение морфологических признаков с недостоверной регрессией у растений *Hedysarum gmelinii* в Горном Алтае и Хакасии; (23 ЦП): На оси ординат расположены средние значения признаков с доверительным интервалом (95%); на оси абсцисс – происхождение, номер популяции и высота н. ур. м. (м) (через запятую).

Приложение 4. Характеристика местообитаний *Hedysarum austrosibiricum*

| № п/п | Номер популяции, год сбора, район (р-н) исследований | Высота над уровнем моря, экспозиция склона | Название фитоценоза |
|-------|---|--|--|
| 1 | 1_82**; 1982 г. РХ; Орджоникидзевский р-н, окр. пос. Приисковый | 800 м | Осоково–разнотравный луг |
| 2 | 1_99**1999 г.; РА, Онгудайский р-н, дол. р. Айлугуш | 800 м; лог Кызыл–Арт | Альпийский луг |
| 3 | 2_99**1999 г.; РА, Онгудайский р-н, Айлугушский хр., | 900 м; перевал Арамза | Высокогорный альпийский луг с карликовой ивой |
| 4 | 3_99**1999 г.; РА, Кош-Агачский р-н. | вершина горы Кош-Агаш | Высокогорный альпийский луг с карликовой ивой |
| 5 | 4_99** 1999 г.; РА, Кош-Агачский р-н. | 1300 м; дол. р. Малый Дыралу | Злаково-разнотравный субальпийский луг с редкостойным кедром |
| 6 | 5_99** 1999 г.; РА, Кош-Агачский р-н | Дол. р. Малый Дыралу | Разнотравно-злаково-осоковый субальпийский луг |
| 7 | 1_00**, 2000 г.; РА, Кош-Агачский р-н, оросительная система (орос. сист.) Кызыл–Шин | 2000 м | Альпийский луг |
| 8 | 3_09, 2009 г.; РА, Кош-Агачский р-н, окр. с. Бельтир | 2150 м, склон с-з эксп. | Опушка паркового лиственничника |
| 9 | 1_11, 2011 г.; РА, Онгудайский р-н, пер. Семинский | 1900 м, склон ю-в экспозиции | Дриадовая тундра на опушке парк. кедр. леса |
| 10 | 12_11, 2011 г.; РХ, Ширинский р-н, окр. пос. Приисковый | 1200 м, склон юж. эксп. у 1-го оз. | Опушка березняка с подростом кедра и пихты |
| 11 | 13_11, 2011 г.; РХ, Ширинский р-н, окр. пос. Приисковый | 1300 м, склон ю-з эксп. | Курумник вдоль 2-го бер. оз. Ивановского |
| 12 | 2_12, 2012 г. РА, Онгудайский р-н, пер. Семинский | 1900 м; склон ю-з эксп. | Дриадовая тундра на опушке парк. кедр. леса |
| 13 | 6_12, 2012 г.; РА, Кош-Агачский р-н, окр. с. Кокоря | 2300 м; склон с-зап. эксп. | Зеленомошный лиственничник |
| 14 | 5_13, 2013 г.; РА, Улаганский р-н, окр. оз. Чойбеккель (1) | 1900 м; склон ю-з эксп. | Альпийский луг на опушке кедрового леса |
| 15 | 6_13, 2013 г.; РА, Улаганский р-н, окр. оз. Чойбеккель (2) | 2100 м, склон ю-вост. эксп | Альпийский луг в кедром зеленомошном |
| 16 | 7_13, 2013 г.; РА, Улаганский р-н, окр. оз. Чойбеккель (3) | 2200 м, склон ю-вост. эксп. | Альпийский луг |
| 17 | 3_14, 2014 г.; РА, Онгудайский р-н, окр. с. Белый Бом | 2300 м; заболоч. высокогорн. плато | Альпийский луг с <i>Betula nana</i> |

Примечание: **–средние образцы листьев предоставлены Н.А.Карнауховой

Приложение 5. Характеристика морфологических признаков *H. austrosibiricum*

| h н. ур. м., № ЦП | n | M | m | Cv,% | min | max | σ |
|----------------------|----|------|-----|------|------|------|----------|
| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 |
| Длина побегов, см | | | | | | | |
| 1200, 12_11 | 10 | 44.2 | 2.5 | 17.9 | 28.0 | 52.0 | 7.9 |
| 1300, 13_11 | 10 | 39.4 | 1.6 | 12.6 | 32.5 | 46.5 | 4.9 |
| 1900, 2_12 | 16 | 32.1 | 1.1 | 13.9 | 27.0 | 41.0 | 4.5 |
| 1900, 1_11 | 11 | 24.1 | 1.1 | 15.1 | 19.5 | 33.0 | 3.6 |
| 1900, 5_13 | 10 | 36.7 | 2.0 | 17.4 | 28.5 | 49.0 | 6.4 |
| 2100, 6_13 | 10 | 32.3 | 2.2 | 21.1 | 22.5 | 44.0 | 6.8 |
| 2150, 3_09 | 10 | 23.1 | 1.1 | 15.6 | 19.5 | 31.5 | 3.60 |
| 2200, 7_13 | 21 | 27.5 | 0.8 | 12.8 | 22.0 | 35.0 | 3.5 |
| 2300, 6_12 | 30 | 40.5 | 1.3 | 17.7 | 28.0 | 65.0 | 7.2 |
| Длина листочков, см | | | | | | | |
| 1200, 12_11 | 10 | 2.3 | 0.1 | 17.1 | 1.6 | 2.9 | 0.4 |
| 1300, 13_11 | 10 | 2.3 | 0.1 | 14.8 | 1.8 | 2.9 | 0.3 |
| 1900, 2_12 | 15 | 1.6 | 0.1 | 16.9 | 1.2 | 2 | 0.3 |
| 1900, 1_11 | 11 | 1.5 | 0.1 | 27.0 | 0.9 | 2.2 | 0.4 |
| 1900, 5_13 | 10 | 2.3 | 0.3 | 44.5 | 1.4 | 4.9 | 1.0 |
| 2100, 6_13 | 10 | 1.9 | 0.2 | 26.0 | 1.2 | 3.0 | 0.5 |
| 2150, 3_09 | 10 | 1.5 | 0.1 | 24.9 | 0.8 | 1.9 | 0.4 |
| 2200, 7_13 | 21 | 1.6 | 0.1 | 11.5 | 1.0 | 1.9 | 0.2 |
| 2300, 6_12 | 30 | 1.6 | 0.1 | 21.3 | 0.9 | 2.4 | 0.3 |
| Ширина листочков, см | | | | | | | |
| 1200, 12_11 | 10 | 0.9 | 0.1 | 23.9 | 0.6 | 1.2 | 0.2 |
| 1300, 13_11 | 10 | 0.9 | 0.1 | 34.4 | 0.7 | 1.8 | 0.3 |
| 1900, 2_12 | 15 | 0.6 | 0.1 | 14.4 | 0.5 | 0.8 | 0.1 |
| 1900, 1_11 | 11 | 0.6 | 0.1 | 20.8 | 0.4 | 0.7 | 0.1 |
| 1900, 5_13 | 10 | 0.8 | 0.1 | 22.5 | 0.4 | 1.0 | 0.2 |
| 2100, 6_13 | 10 | 0.8 | 0.1 | 34.1 | 0.4 | 1.3 | 0.3 |
| 2150, 3_09 | 10 | 0.7 | 0.1 | 21.7 | 0.4 | 0.9 | 0.1 |
| 2200, 7_13 | 21 | 0.7 | 0.1 | 15.1 | 0.6 | 1.0 | 0.1 |
| 2300, 6_12 | 30 | 0.7 | 0.1 | 25.9 | 0.4 | 1.1 | 0.2 |
| Длина соцветий, см | | | | | | | |
| 1200, 12_11 | 10 | 6.5 | 0.4 | 21.1 | 4.5 | 8.5 | 1.4 |
| 1300, 13_11 | 10 | 6.5 | 0.6 | 26.6 | 4.0 | 9.0 | 1.7 |
| 1900, 2_12 | 15 | 6.0 | 0.4 | 26.8 | 3.5 | 9.0 | 1.6 |
| 1900, 1_11 | 11 | 3.9 | 0.4 | 36.9 | 2.3 | 6.8 | 1.5 |
| 1900, 5_13 | 10 | 6.8 | 0.5 | 21.4 | 4.0 | 9.0 | 1.5 |
| 2100, 6_13 | 10 | 4.7 | 0.5 | 30.4 | 2.5 | 7.0 | 1.4 |
| 2150, 3_09 | 10 | 5.1 | 0.6 | 37.6 | 2.5 | 9.0 | 1.9 |
| 2200, 7_13 | 21 | 5.1 | 0.2 | 21.4 | 3.0 | 6.5 | 1.1 |
| 2300, 6_12 | 30 | 10.9 | 0.6 | 28.4 | 5.0 | 17.5 | 3.1 |

Продолжение прил. 5

| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 |
|--------------------------|----|------|------|------|------|------|-----|
| Ширина соцветий, см | | | | | | | |
| 1200, 12_11 | 10 | 3.5 | 0.2 | 15.9 | 2.5 | 4.6 | 0.6 |
| 1300, 13_11 | 9 | 3.2 | 0.2 | 14.7 | 2.5 | 4.0 | 0.5 |
| 1900, 2_12 | 15 | 3.0 | 0.1 | 13.2 | 2.5 | 3.5 | 0.4 |
| 1900, 1_11 | 11 | 2.7 | 0.2 | 20.6 | 1.8 | 3.8 | 0.6 |
| 1900, 5_13 | 10 | 2.8 | 0.2 | 19.9 | 2.0 | 4.0 | 0.6 |
| 2100, 6_13 | 10 | 3.2 | 0.1 | 10.9 | 3.0 | 4.0 | 0.4 |
| 2150, 3_09 | 10 | 2.9 | 0.1 | 14.6 | 2.4 | 3.7 | 0.4 |
| 2200, 7_13 | 21 | 3.7 | 0.1 | 12.7 | 2.6 | 4.5 | 0.5 |
| 2300, 6_12 | 30 | 2.7 | 0.1 | 18.4 | 1.7 | 3.6 | 0.5 |
| Число метамеров | | | | | | | |
| 1200, 12_11 | 10 | 4.3 | 0.2 | 15.7 | 3.0 | 5.0 | 0.7 |
| 1300, 13_11 | 10 | 4.5 | 0.2 | 15.7 | 3.0 | 5.0 | 0.7 |
| 1900, 2_12 | 15 | 4.8 | 0.2 | 19.6 | 3.0 | 7.0 | 0.9 |
| 1900, 1_11 | 11 | 4.7 | 0.2 | 16.6 | 4.0 | 6.0 | 0.8 |
| 1900, 5_13 | 10 | 5.2 | 0.3 | 17.7 | 3.0 | 6.0 | 0.9 |
| 2100, 6_13 | 10 | 3.8 | 0.3 | 24.2 | 2.0 | 5.0 | 0.9 |
| 2150, 3_09 | 10 | 3.3 | 0.2 | 20.5 | 2.0 | 4.0 | 0.7 |
| 2200, 7_13 | 21 | 3.2 | 0.1 | 16.6 | 2.0 | 4.0 | 0.5 |
| 2300, 6_12 | 30 | 4.3 | 0.1 | 16.2 | 3.0 | 6.0 | 0.7 |
| Число листьев | | | | | | | |
| 1200, 12_11 | 10 | 5.8 | 0.2 | 10.9 | 5.0 | 7.0 | 0.6 |
| 1300, 13_11 | 10 | 5.4 | 0.2 | 9.0 | 5.0 | 6.0 | 0.5 |
| 1900, 2_12 | 15 | 5.6 | 0.2 | 14.8 | 4.0 | 7.0 | 0.8 |
| 1900, 1_11 | 11 | 5.4 | 0.4 | 22.5 | 3.0 | 7.0 | 1.2 |
| 1900, 5_13 | 10 | 5.6 | 0.4 | 24.1 | 3.0 | 8.0 | 1.4 |
| 2100, 6_13 | 10 | 4.8 | 0.2 | 13.2 | 4.0 | 6.0 | 0.6 |
| 2150, 3_09 | 10 | 4.2 | 0.2 | 15.1 | 3.0 | 5.0 | 0.6 |
| 2200, 7_13 | 21 | 4.9 | 0.2 | 13.5 | 4.0 | 6.0 | 0.7 |
| 2300, 6_12 | 30 | 5.9 | 0.13 | 11.7 | 5.0 | 8.0 | 0.7 |
| Число соцветий на побеге | | | | | | | |
| 1200, 12_11 | 10 | 1.9 | 0.1 | 16.6 | 1.0 | 2.0 | 0.3 |
| 1300, 13_11 | 10 | 2.1 | 0.1 | 15.1 | 2.0 | 3.0 | 0.3 |
| 1900, 2_12 | 15 | 1.8 | 0.2 | 37.6 | 1.0 | 3.0 | 0.7 |
| 1900, 1_11 | 11 | 1.6 | 0.2 | 33.8 | 1.0 | 2.0 | 0.5 |
| 1900, 5_13 | 10 | 2.5 | 0.2 | 21.1 | 2.0 | 3.0 | 0.5 |
| 2100, 6_13 | 10 | 1.6 | 0.2 | 32.3 | 1.0 | 2.0 | 0.5 |
| 2150, 3_09 | 10 | 1.2 | 0.1 | 35.1 | 1.0 | 2.0 | 0.4 |
| 2200, 7_13 | 21 | 1.2 | 0.1 | 33.8 | 1.0 | 2.0 | 0.4 |
| 2300, 6_12 | 30 | 1.5 | 0.1 | 37.3 | 1.0 | 3.0 | 0.6 |
| Число цветков в соцветии | | | | | | | |
| 1200, 12_11 | 10 | 22.7 | 1.8 | 25.0 | 13.0 | 30.0 | 5.7 |

Продолжение прил. 5

| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 |
|-----------------------------------|----|------|------|-------|------|------|-----|
| 1300, 13_11 | 10 | 20.2 | 1.7 | 26.9 | 10.0 | 28.0 | 5.4 |
| 1900, 2_12 | 15 | 26.9 | 2.2 | 32.2 | 12.0 | 44.0 | 8.6 |
| 1900, 1_11 | 11 | 17.2 | 1.8 | 35.7 | 11.0 | 32.0 | 6.1 |
| 1900, 5_13 | 7 | 33.4 | 3.0 | 24.1 | 23.0 | 45.0 | 8.0 |
| 2100, 6_13 | 10 | 31.6 | 2.3 | 22.6 | 20.0 | 41.0 | 7.1 |
| 2150, 3_09 | 10 | 14.6 | 1.7 | 36.4 | 9.0 | 27.0 | 5.3 |
| 2200, 7_13 | 10 | 32.2 | 1.9 | 18.5 | 22.0 | 42.0 | 5.9 |
| 2300, 6_12 | 30 | 27.2 | 1.2 | 24.9 | 12.0 | 38.0 | 6.8 |
| Число боковых побегов | | | | | | | |
| 1300, 13_11 | 10 | 0.1 | 0.00 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 1900, 2_12 | 15 | 0.7 | 0.3 | 149.9 | 0 | 3.0 | 1.1 |
| 1900, 1_11 | 11 | 0.64 | 0.2 | 105.9 | 0 | 2.0 | 0.7 |
| 1900, 5_13 | 10 | 1.1 | 0.4 | 108.8 | 0 | 4.0 | 1.2 |
| 2100, 6_13 | 10 | 0.1 | 0.1 | 316.2 | 0 | 1.0 | 0.3 |
| 2150, 3_09 | 10 | 0.9 | 0.2 | 81.9 | 0 | 2.0 | 0.7 |
| 2200, 7_13 | 21 | 0.3 | 0.1 | 162.0 | 0 | 1.0 | 0.5 |
| 2300, 6_12 | 30 | 0.8 | 0.2 | 126.7 | 0 | 3.0 | 0.9 |
| Число порядков ветвления | | | | | | | |
| 1900, 2_12 | 15 | 0.4 | 0.1 | 126.8 | 0 | 1.0 | 0.5 |
| 1900, 1_11 | 11 | 0.5 | 0.2 | 95.7 | 0 | 1.0 | 0.5 |
| 1900, 5_13 | 10 | 0.7 | 0.2 | 69.0 | 0 | 1.0 | 0.5 |
| 2100, 6_13 | 10 | 0.1 | 0.1 | 316.2 | 0 | 1.0 | 0.3 |
| 2150, 3_09 | 10 | 0.7 | 0.2 | 69.0 | 0 | 1.0 | 0.5 |
| 2200, 7_13 | 21 | 0.3 | 0.1 | 162.0 | 0 | 1.0 | 0.5 |
| 2300, 6_12 | 30 | 0.5 | 0.1 | 108.7 | 0 | 1.0 | 0.5 |
| Диаметр каудекса, см | | | | | | | |
| 1200, 12_11 | 10 | 5.3 | 0.3 | 16.9 | 3.5 | 7.0 | 0.9 |
| 1900, 2_12 | 16 | 5.7 | 0.3 | 20.9 | 4.0 | 8.5 | 1.2 |
| 2150, 3_09 | 10 | 6.1 | 0.3 | 17.2 | 4.5 | 8.0 | 1.1 |
| 2300, 6_12 | 30 | 7.6 | 0.3 | 24.7 | 4.0 | 11.0 | 1.9 |
| Число генеративных побегов | | | | | | | |
| 1200, 12_11 | 10 | 5.2 | 0.8 | 50.3 | 3.0 | 12.0 | 2.6 |
| 1900, 2_12 | 16 | 6.0 | 0.5 | 33.3 | 3.0 | 11.0 | 2.0 |
| 2150, 3_09 | 10 | 3.9 | 0.4 | 35.1 | 2.0 | 6.0 | 1.4 |
| 2300, 6_12 | 30 | 9.2 | 0.6 | 36.0 | 5.0 | 20.0 | 3.3 |
| Число вегетативных побегов | | | | | | | |
| 1200, 12_11 | 10 | 1.3 | 0.2 | 51.9 | 1.0 | 3.0 | 0.7 |
| 1900, 2_12 | 16 | 1.5 | 0.2 | 48.7 | 1.0 | 3.0 | 0.7 |
| 2150, 3_09 | 10 | 2.0 | 0.4 | 62.4 | 1.0 | 5.0 | 1.3 |
| 2300, 6_12 | 30 | 2.6 | 0.4 | 78.6 | 1.0 | 8.0 | 2.0 |

Продолжение прил. 5

| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 |
|---|----|-----|-----|------|-----|------|-----|
| Соотношение числа генеративных и вегетативных побегов | | | | | | | |
| 1200, 12_11 | 10 | 4.9 | 0.9 | 62.3 | 1.0 | 12.0 | 3.0 |
| 1900, 2_12 | 16 | 4.9 | 0.6 | 52.4 | 1.3 | 11.0 | 2.5 |
| 2150, 3_09 | 10 | 2.5 | 0.5 | 59.9 | 1.0 | 5.0 | 1.5 |
| 2300, 6_12 | 30 | 5.2 | 0.6 | 60.1 | 0.8 | 14.0 | 3.1 |

Приложение 6. Изменчивость морфологических признаков *H. austrosibiricum* в различных эколого-географических условиях; с отсутствием регрессии (Пба-Пбв) и с недостоверной регрессией (Пбг-Пбз).

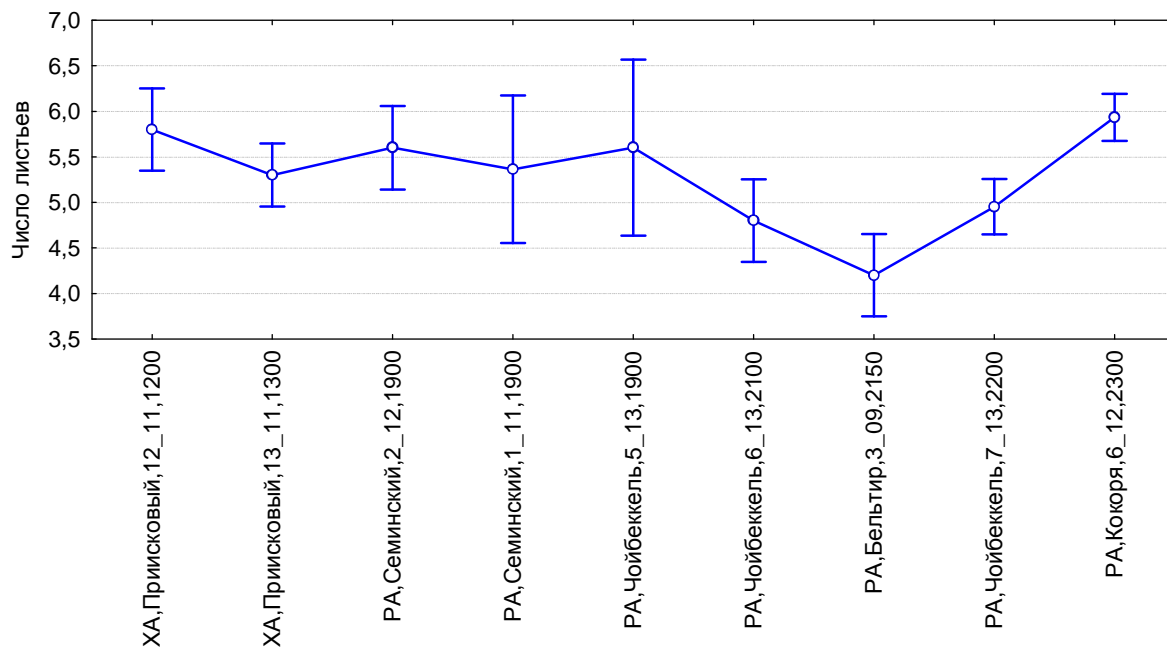


Рис. Пба) Число листьев на осевом побеге у растений *H. austrosibiricum*

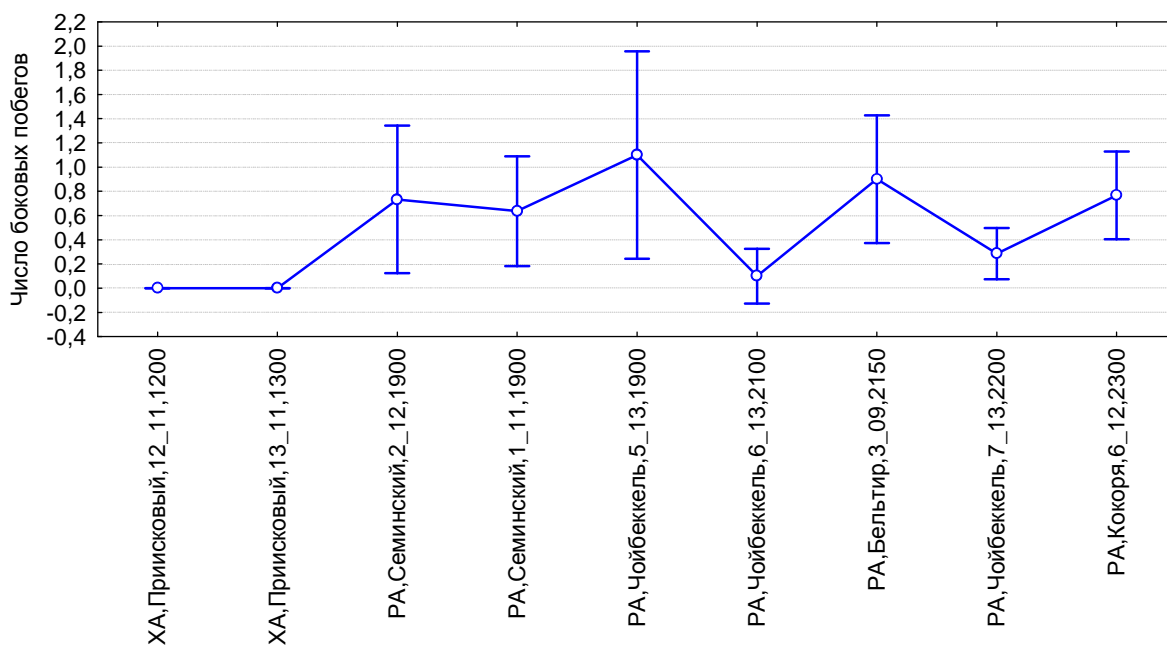


Рис. Пбб) Число побегов обогащения на осевых побегах у растений *H. austrosibiricum*

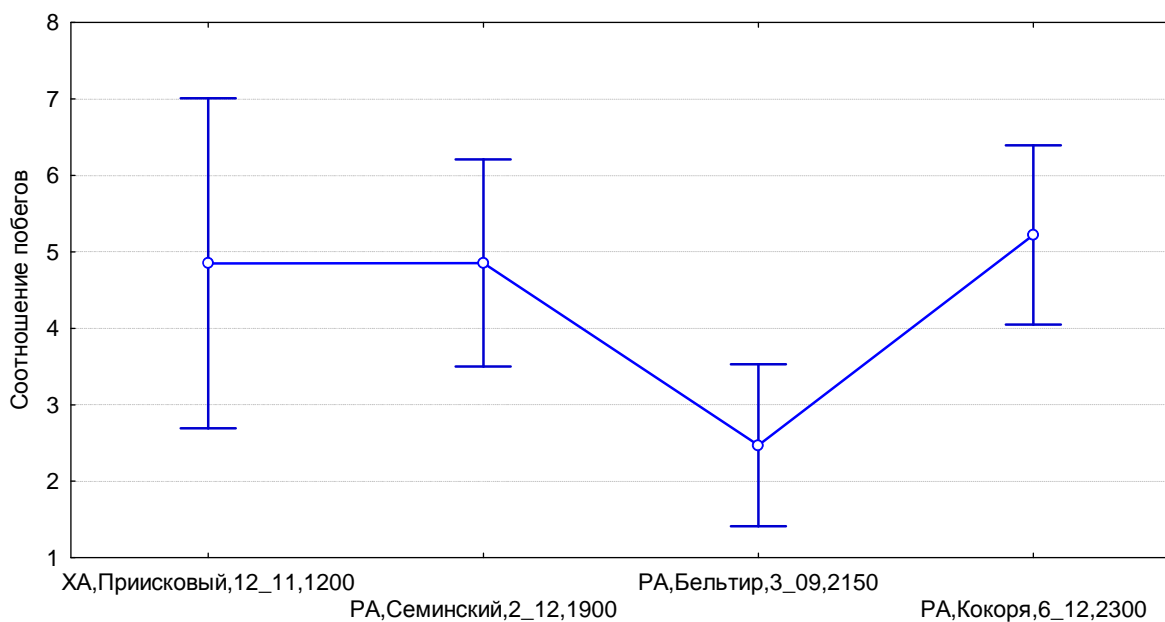


Рис. Пбв) Соотношение числа генеративных и вегетативных побегов у растений *H. austrosibiricum*

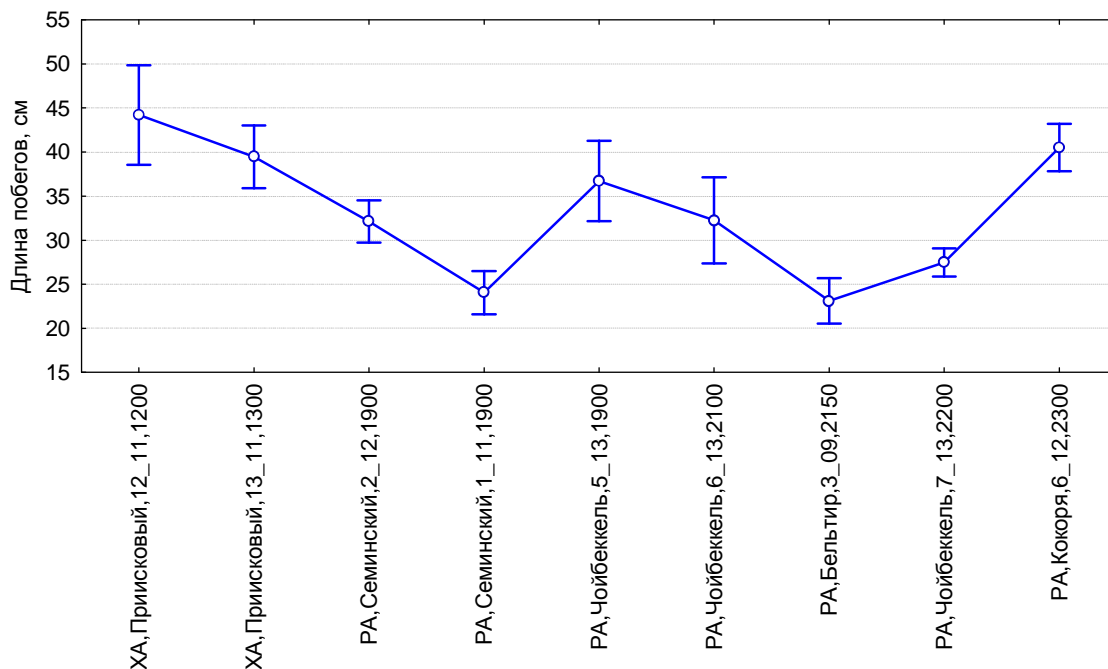
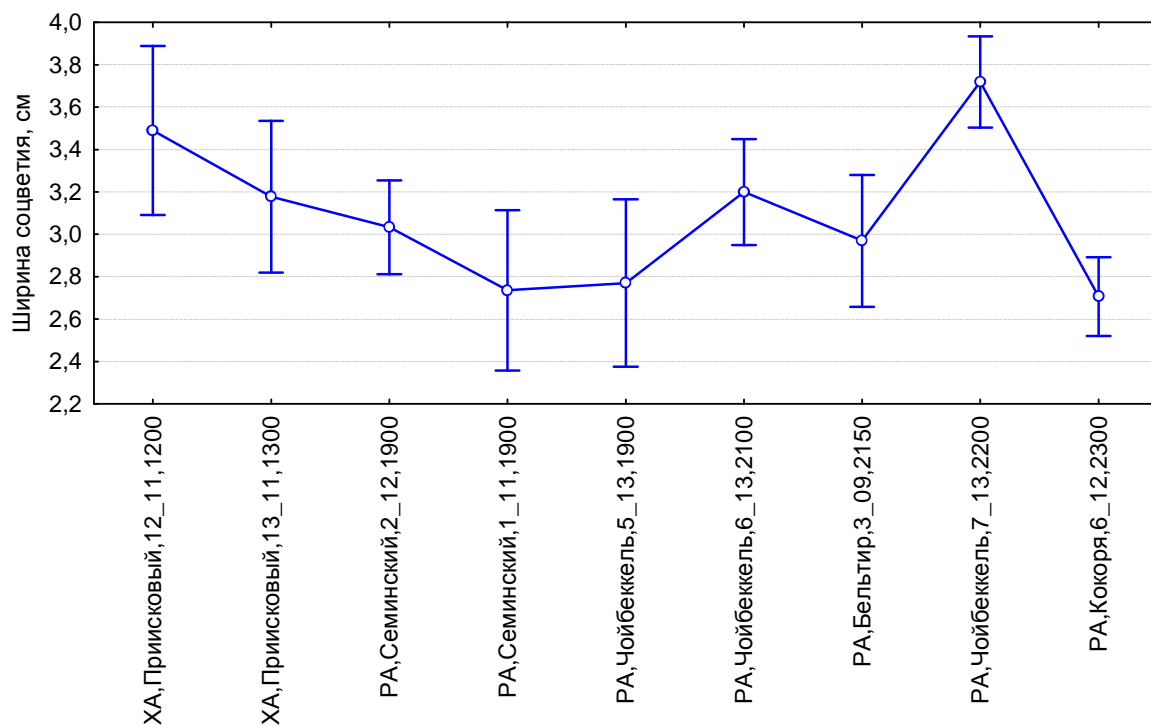
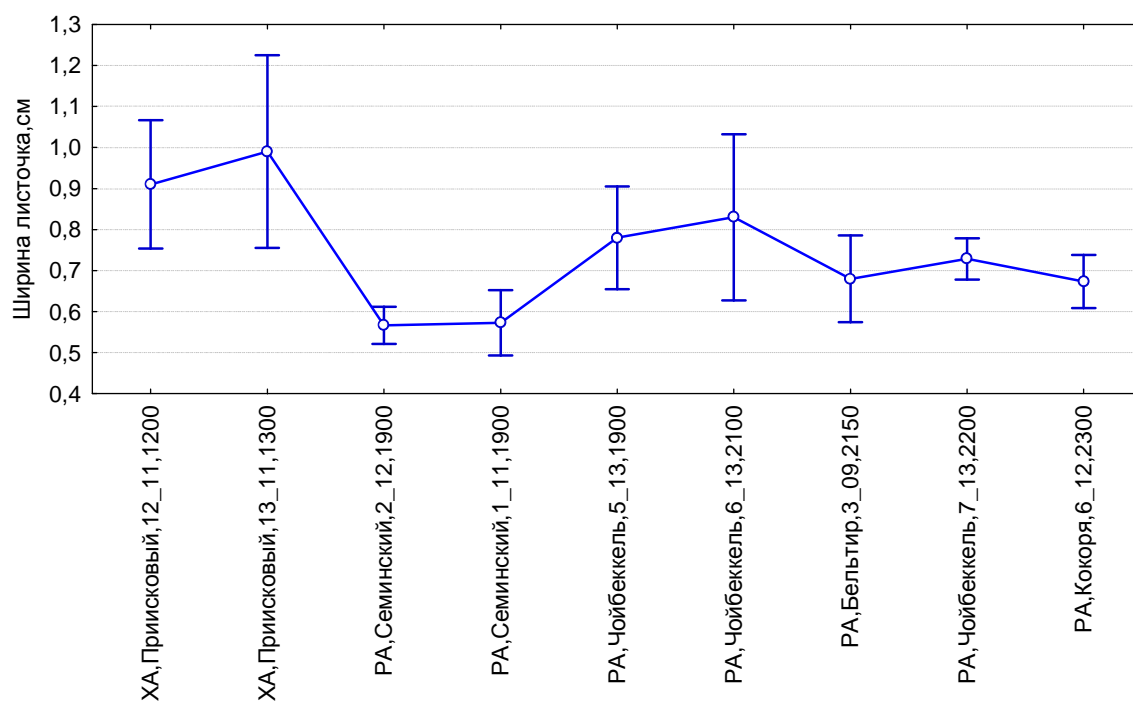


Рис. Пбг) Длина побегов у растений *H. austrosibiricum*

Рис. Пбд) Ширина соцветий у растений *H. austrosibiricum*Рис. Пбе) Ширина листочков у растений *H. austrosibiricum*

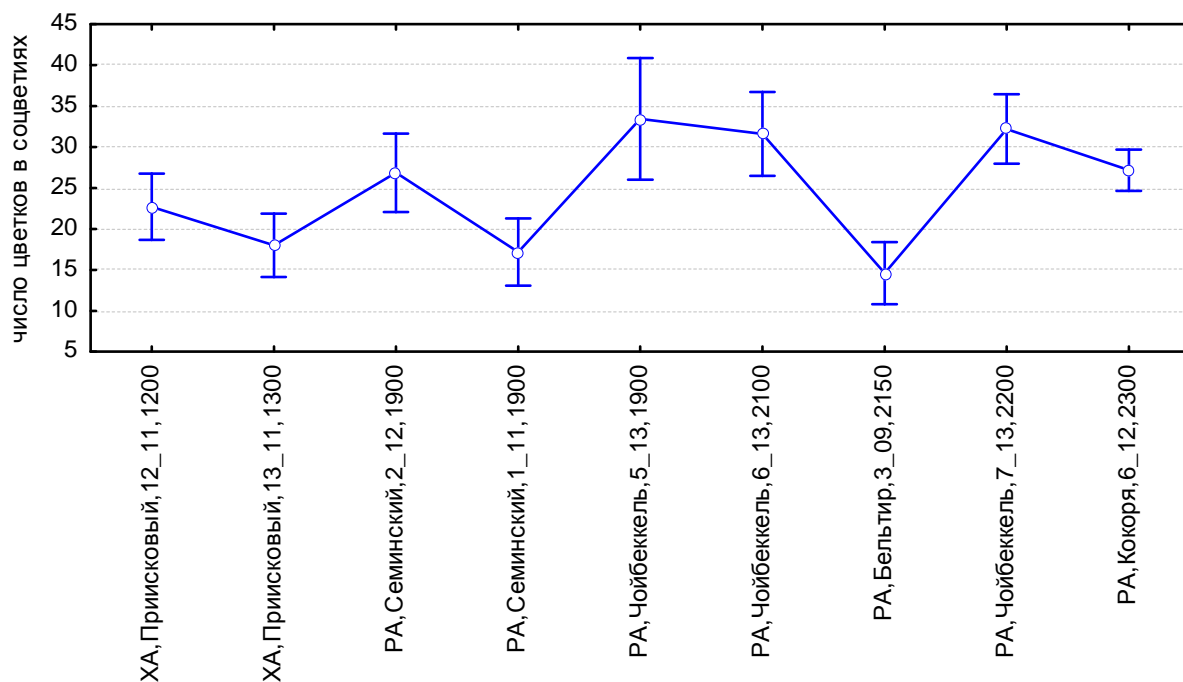
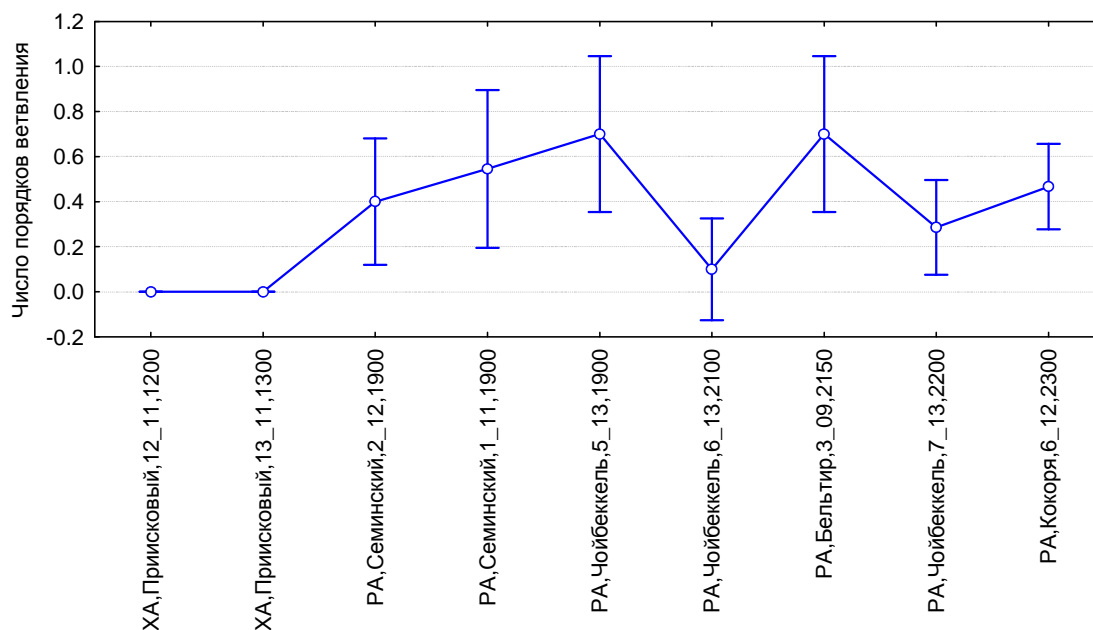
Рис. Пбж) Число цветков в соцветиях у растений *H. austrosibiricum*Рис. Пбз) Число порядков ветвления осевых побегов у растений *H. austrosibiricum*

Рис. Пб. Изменение морфологических признаков у растений *H. austrosibiricum* в разных эколого-географических условиях: на оси ординат расположены средние значения признаков с доверительным интервалом (95%), на оси абсцисс – местонахождение высота н. ур. м. (м) и номера популяций (через запятую).

Приложение 7. Характеристика местообитаний *Astragalus austrosibiricus*

| № п/п | Номер популяции, год сбора, район (р-н) исследований | h, эксп. скл. | Название фитоценоза |
|---|--|--------------------------|--|
| Предгорная лесостепь | | | |
| 1 | 2 | 3 | 4 |
| 1. | 6_11*; 2011 г.; АК, г. Бийск, бер. р. Бия, лесопарковая зона | 180 м | Песчаный берег реки в редкост. сосняке |
| 2. | 1_13**; 2013 г.; АК, г. Бийск, бер. р. Бия, лесопарковая зона | 180 м | Песчаный берег реки в редкост. сосняке |
| 3. | 1_10*; 2010 г.; АК, окр. оз. Колыванского | 300 м | Остепн. луг |
| 4. | 1_12; 2012 г.; АК, окр. оз. Колыванского | 300 м | Остепн. луг |
| Низкогорная умеренно–теплая лесостепь | | | |
| 5. | 1_01; 2001 г.; РА, долина реки Чулышман, окр. с. Коо | 500 м | Тополево-березовое редколесье на каменистом берегу |
| 6. | 2_01; 2001 г.; РА, окр. с. Кок-Паш | 500 м | Сосново-березовое редколесье на камен. бер. р. Башкаус |
| 7. | 4_04; 2004 г.; РБ, Кяхтинский р-н, окр. с. Киран | 600 м | Разнотравно- житнякаво- гребенчатая степь |
| 8. | 14_04; 2004 г. РБ, г. Улан-Удэ | 530 м | Обочина дороги |
| 9. | 10_04**; 2004 г. РБ, окр. с. Горячинск | 450 м | Кедровое редколесье |
| 10. | 6_05; 2005 г.; ИО, о-в Ольхон, окр. с. Песчанка | 500 м | Опушка сосново- рододендронового леса, пески |
| 11. | 7_05; 2005 г.; ИО, мыс Хобой | 600 м; скл.. ю-з эксп. | Редкост. парковый листв. лес |
| 12. | 8_05; 2005 г.; ИО, Прибайкальский р-н, мыс Зундук | 500 м | Опушка леса (березово–ивово– листв.) |
| 13. | 12_09*; 2009 г.; ИО, о. Ольхон, мыс Хобой | 600 м; склон ю-з эксп. | Камен. скл. |
| 14. | 14_09*; 2009 г.; Иркутская обл. о. Ольхон, окр. мыса Саган-Хушун | 600 м | Злак. камен. степь |
| 15. | 13_10*; 2010 г.; РА, Чемальский р-н, окр. Чемальской ГЭС | 600 м; скл. юж. эксп. | редкост. сосновый лес |
| 16. | 5_11*; 2011 г.; 2010 г., РА, Чемальский р-н, окр. Чемальской ГЭС | 600 м; скл. юж. эксп. | Редкост. сосновый лес |
| 17. | 8_11*; 2011 г.; Республика Хакасия (РХ), бер. оз. Иткуль | 500 м | Остепн. злак. -разнотр. луг |
| 18. | 11_11*; 2011 г.; РХ, окр. с. Сон | 500 м | Остепн. луг |
| Среднегорная умеренно – теплая лесостепь | | | |
| 19. | 9_09; 2009 г.; РА, Онгудайский р-н, окр. д. Кулада. | 1200 м; скл. ю -в. эксп. | Злак.-разнотр. степь с камен. вых. |
| 20. | 10_12*; 2012 г.; РА, Онгудайский р-н, окр. д. Боочы | 1200 м; скл. ю-в. эксп. | Злак.-разнотр. степь с камен. вых. |

Продолжение прил. 7

| 1 | 2 | 3 | 4 |
|---|---|------------------------------|--|
| 21. | 3_11; 2011 г.; РА, Онгудайский р-н, пер. Чике - Таман | 1100 м; сев-зап. эксп. | Парковый листв. лес на остепн. скл. |
| Среднегорная умеренно – холодная лесостепь | | | |
| 22. | 5_01; 2001 г.; РА, долина реки Кубадру, подъем на Улаганский перевал, окр.с. Улаган | 1500 м; скл. юж. эксп. | Остепн. луг на щебн. скл. опушки листв. редколесья |
| 23. | 1_02; 2002 г.; РА, окр. пос. Язула. Зимовье Язулинского лесничества. | 1500 м; скл. юж. эксп. | Разнотр. луг на поляне листв. редколесья с редкими валунами |
| 24. | 3_02; 2002 г.; РА, окр.с. Саратан | 1800 м; скл. юж. эксп. | Остепн. луг под пологом листв. редколесья с валунами |
| 25. | 4_02; 2002 г.; РА, зимовье Карасу в верховье реки Башкауc | 1600 м; скл. юж. эксп. | Остепн. луг на поляне листв. Леса |
| 26. | 6_02; 2002 г.; РА, окр. с. Балыктуюль, | 1500 м | Разнотр.-злак. луг на поляне листв. редколесья. I терраса в пойме реки |
| 27. | 9_02; 2002 г.; РА, дол. р. Кубадру, окр.с. Улаган | 1500 м; скл. юж. эксп. | Злак.-разнотр. луг на опушке елово-листв. леса |
| 28. | 1_03; 2003 г.; РА, Кош-Агачский р-н, окр. с. Кокоря. | 1900 м | Разнотр.-бобово-злак. остепн. луг. |
| 29. | 4_03; 2003 г.; РА, Кош-Агачский р-н, окр. с. Джазатор, степь Самаха | 1600 м | Опушка небольшого листв. леса; остепн. луг. |
| 30. | 7_03; 2003 г.; РА, Кош-Агачский р-н, окр. с. Джазатор | 1700 м | Остепн. луг с камен. вых. у опушки листв. леса |
| 31. | 1_09*; 2009 г.; РА, Улаганский р-н, окр. с. Чибит | 1400 м | Остепн. луг на левом бер. р. Чуя |
| 32. | 4_09; 2009 г.; РА, Кош-Агачский р-н, окр. с. Кызыл-Таш | 1700 м; пр. бер. р. Ак-Туру, | Злак.-разнотр. луг на опушке листв. леса |
| 33. | 10_10*; 2010 г.; РА, дорога с Ябоганского пер., окр.с. Ело | 1400 м; скл. вост. эксп. | Склон |
| Высокогорная холодная лесостепь | | | |
| 34. | 5_12; 2012 г.; РА, Кош-Агачский р-н, окр. с. Ортолык | 2200 м | Камен. степь |
| 35. | 2_09; 2009 г.; РА, Кош-Агачский р-н, окр. с. Бельтир. | 2200 м; скл. сев.-зап. эксп. | Парковый листв. лес; выпас |

* – у растений изучена только АИТ; ** – у растений изучены только морфологические признаки

Приложение 8. Характеристика морфологических признаков *A. austrosibiricus*

| № ЦП, h н.ур.м. | n | M | m | Cv,% | min | max | σ |
|----------------------|----|------|-----|------|------|------|------|
| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 |
| Длина побегов, см | | | | | | | |
| 1_13,180 | 10 | 38.2 | 2.4 | 19.8 | 26.0 | 53.0 | 7.5 |
| 1_12,300 | 13 | 31.0 | 1.7 | 19.4 | 22.0 | 44.0 | 6.0 |
| 10_04,450 | 9 | 38.4 | 2.3 | 17.7 | 30.0 | 48.0 | 6.8 |
| 1_01,500 | 7 | 56.7 | 3.6 | 16.8 | 40.7 | 68.7 | 9.5 |
| 2_01,500 | 15 | 28.7 | 1.3 | 18.1 | 22.2 | 38.7 | 5.2 |
| 6_05,500 | 15 | 42.9 | 2.6 | 23.5 | 28.5 | 59.0 | 10.1 |
| 8_05,500 | 11 | 40.5 | 1.4 | 11.4 | 29.0 | 46.0 | 4.6 |
| 14_04,500 | 16 | 38.3 | 2.3 | 24.2 | 25.0 | 55.0 | 9.3 |
| 4_04,600 | 15 | 35.7 | 1.9 | 20.8 | 23.0 | 46.0 | 7.4 |
| 7_05,600 | 20 | 42.5 | 1.9 | 20.4 | 29.0 | 57.5 | 8.7 |
| 3_11,1100 | 10 | 29.2 | 2.5 | 26.7 | 16.0 | 42.5 | 7.8 |
| 10_12,1200 | 7 | 24.2 | 0.7 | 7.8 | 20.5 | 26.6 | 1.9 |
| 9_09,1200 | 10 | 44.7 | 1.8 | 12.6 | 3.0 | 54.0 | 5.6 |
| 1_02,1500 | 13 | 27.8 | 0.5 | 7.1 | 24.0 | 32.0 | 2.0 |
| 5_01,1500 | 13 | 21.5 | 1.6 | 26.8 | 12.8 | 34.2 | 5.8 |
| 6_02,1500 | 24 | 30.4 | 0.9 | 15.1 | 19.0 | 41.0 | 4.6 |
| 9_02,1500 | 18 | 30.9 | 1.5 | 20.2 | 22.5 | 44.5 | 6.2 |
| 4_02,1600 | 24 | 28.6 | 0.9 | 15.8 | 21.0 | 37.0 | 4.5 |
| 4_03,1600 | 11 | 31.7 | 1.3 | 13.7 | 24.0 | 38.0 | 4.4 |
| 7_03,1700 | 6 | 28.0 | 4.0 | 35.0 | 19.0 | 44.0 | 9.8 |
| 4_09,1700 | 11 | 20.0 | 1.4 | 24.0 | 14.5 | 33.0 | 4.8 |
| 3_02,1800 | 17 | 32.2 | 2.0 | 26.2 | 24.0 | 61.5 | 8.4 |
| 1_03,1900 | 12 | 30.2 | 2.0 | 23.3 | 20.0 | 40.0 | 7.0 |
| 5_12,2200 | 10 | 20.9 | 2.0 | 30.3 | 9.50 | 29.0 | 6.3 |
| 2_09,2200 | 8 | 23.6 | 3.7 | 44.1 | 12.0 | 40.0 | 10.4 |
| Диаметр каудекса, см | | | | | | | |
| 1_13,180 | 5 | 7.5 | 0.2 | 6.7 | 7.0 | 8.0 | 0.5 |
| 1_12,300 | 13 | 9.7 | 0.8 | 28.8 | 4.0 | 16.0 | 2.8 |
| 10_04,450 | 9 | 6.8 | 0.5 | 20.0 | 4.5 | 8.5 | 1.4 |
| 1_01,500 | 7 | 6.9 | 1.2 | 44.9 | 4.0 | 12.0 | 3.1 |
| 2_01,500 | 15 | 4.2 | 0.4 | 32.6 | 1.5 | 7.5 | 1.4 |
| 6_05,500 | 15 | 5.1 | 0.5 | 40.5 | 1.8 | 9.0 | 2.0 |
| 8_05,500 | 11 | 5.5 | 0.5 | 29.7 | 3.0 | 8.5 | 1.6 |
| 14_04,500 | 8 | 3.7 | 0.3 | 24.0 | 2.5 | 5.0 | 0.9 |
| 4_04,600 | 15 | 5.1 | 0.5 | 36.5 | 3.0 | 10.0 | 1.9 |
| 7_05,600 | 10 | 4.6 | 0.5 | 36.4 | 2.2 | 7.5 | 1.7 |
| 10_12,1200 | 7 | 5.2 | 0.5 | 25.9 | 3.5 | 7.0 | 1.3 |
| 1_02,1500 | 15 | 6.7 | 0.4 | 25.9 | 3.0 | 9.5 | 1.7 |
| 5_01,1500 | 13 | 4.1 | 0.4 | 37.5 | 1.5 | 7.0 | 1.5 |
| 6_02,1500 | 24 | 6.2 | 0.2 | 19.7 | 3.0 | 8.5 | 1.2 |

Продолжение прил. 8

| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 |
|---------------------|----|-----|-----|------|-----|------|-----|
| 9_02,1500 | 18 | 6.1 | 0.4 | 30.6 | 4.0 | 10.0 | 1.9 |
| 4_02,1600 | 24 | 5.7 | 0.3 | 24.3 | 4.0 | 10.0 | 1.4 |
| 4_03,1600 | 11 | 5.9 | 0.7 | 38.2 | 1.5 | 10.0 | 2.2 |
| 7_03,1700 | 6 | 4.1 | 0.6 | 37.5 | 1.5 | 6.0 | 1.5 |
| 4_09,1700 | 11 | 7.9 | 0.6 | 26.4 | 5.0 | 11.0 | 2.1 |
| 3_02,1800 | 17 | 6.1 | 0.4 | 26.9 | 4.0 | 8.5 | 1.7 |
| 1_03,1900 | 12 | 4.0 | 0.2 | 16.0 | 3.0 | 5.5 | 0.6 |
| 5_12,2200 | 10 | 5.6 | 1.0 | 56.4 | 2.5 | 13.5 | 3.2 |
| 2_09,2200 | 8 | 6.8 | 0.5 | 21.3 | 5.0 | 9.5 | 1.4 |
| Длина листочка, см | | | | | | | |
| 1_13,180 | 10 | 2.9 | 0.1 | 14.9 | 2.5 | 3.8 | 0.4 |
| 1_12,300 | 13 | 1.9 | 0.1 | 21.8 | 1.2 | 2.7 | 0.4 |
| 10_04,450 | 27 | 1.6 | 0.1 | 23.9 | 0.8 | 2.4 | 0.4 |
| 1_01,500 | 7 | 3.0 | 0.2 | 16.9 | 2.5 | 4.0 | 0.5 |
| 2_01,500 | 15 | 1.9 | 0.1 | 21.4 | 1.5 | 2.7 | 0.4 |
| 6_05,500 | 15 | 1.5 | 0.1 | 25.9 | 0.8 | 2.1 | 0.4 |
| 8_05,500 | 33 | 1.7 | 0.1 | 17.9 | 1.0 | 2.3 | 0.3 |
| 14_04,500 | 16 | 1.5 | 0.1 | 14.9 | 1.1 | 1.8 | 0.2 |
| 4_04,600 | 15 | 1.4 | 0.1 | 23.4 | 0.9 | 2.0 | 0.3 |
| 7_05,600 | 30 | 2.2 | 0.1 | 24.4 | 1.2 | 3.4 | 0.5 |
| 3_11,1100 | 10 | 1.5 | 0.1 | 21.2 | 1.1 | 2.0 | 0.3 |
| 10_12,1200 | 7 | 1.2 | 0.2 | 36.9 | 0.6 | 1.7 | 0.4 |
| 9_09,1200 | 10 | 2.3 | 0.1 | 16.4 | 1.7 | 3.0 | 0.4 |
| 1_02,1500 | 15 | 1.3 | 0.1 | 21.0 | 1.1 | 1.9 | 0.3 |
| 5_01,1500 | 13 | 1.4 | 0.1 | 19.5 | 1.1 | 1.7 | 0.3 |
| 6_02,1500 | 24 | 1.6 | 0.1 | 19.5 | 0.8 | 2.9 | 0.3 |
| 9_02,1500 | 18 | 1.9 | 0.1 | 23.4 | 1.2 | 2.7 | 0.4 |
| 4_02,1600 | 24 | 1.6 | 0.1 | 21.1 | 1.0 | 2.5 | 0.3 |
| 4_03,1600 | 11 | 1.9 | 0.1 | 17.3 | 1.3 | 2.5 | 0.3 |
| 7_03,1700 | 6 | 1.8 | 0.2 | 30.0 | 1.1 | 2.4 | 0.5 |
| 4_09,1700 | 11 | 1.3 | 0.1 | 23.5 | 0.9 | 1.9 | 0.3 |
| 3_02,1800 | 17 | 1.6 | 0.1 | 20.6 | 1.2 | 2.2 | 0.3 |
| 1_03,1900 | 12 | 1.1 | 0.0 | 9.9 | 0.9 | 1.2 | 0.1 |
| 5_12,2187 | 10 | 1.1 | 0.1 | 28.2 | 0.7 | 1.6 | 0.3 |
| 2_09,2200 | 8 | 1.1 | 0.1 | 29.3 | 0.6 | 1.5 | 0.3 |
| Ширина листочка, см | | | | | | | |
| 1_13,180 | 10 | 0.8 | 0.0 | 16.1 | 0.6 | 1.0 | 0.1 |
| 1_12,300 | 13 | 0.5 | 0.0 | 23.6 | 0.3 | 0.7 | 0.1 |
| 10_04,450 | 27 | 0.6 | 0.0 | 21.8 | 0.4 | 0.8 | 0.1 |
| 1_01,500 | 7 | 0.7 | 0.0 | 15.3 | 0.6 | 0.9 | 0.1 |
| 2_01,500 | 15 | 0.6 | 0.0 | 14.9 | 0.4 | 0.7 | 0.1 |
| 6_05,500 | 15 | 0.6 | 0.0 | 29.4 | 0.4 | 0.9 | 0.2 |

Продолжение прил. 8

| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 |
|--------------------|----|-----|-----|------|-----|-----|-----|
| 8_05,500 | 33 | 0.5 | 0.0 | 22.4 | 0.3 | 0.7 | 0.1 |
| 14_04,500 | 16 | 0.7 | 0.0 | 10.8 | 0.5 | 0.8 | 0.1 |
| 4_04,600 | 15 | 0.5 | 0.0 | 24.8 | 0.4 | 0.8 | 0.1 |
| 7_05,600 | 30 | 0.7 | 0.0 | 20.1 | 0.4 | 1.0 | 0.1 |
| 3_11,1100 | 10 | 0.4 | 0.0 | 20.8 | 0.3 | 0.5 | 0.1 |
| 10_12,1200 | 7 | 0.4 | 0.0 | 30.0 | 0.2 | 0.5 | 0.1 |
| 9_09,1200 | 10 | 0.7 | 0.1 | 33.6 | 0.5 | 1.1 | 0.2 |
| 1_02,1500 | 15 | 0.5 | 0.0 | 24.3 | 0.4 | 0.8 | 0.1 |
| 5_01,1500 | 13 | 0.5 | 0.0 | 14.1 | 0.4 | 0.6 | 0.1 |
| 6_02,1500 | 24 | 0.5 | 0.0 | 29.5 | 0.3 | 0.8 | 0.2 |
| 9_02,1500 | 18 | 0.6 | 0.0 | 22.5 | 0.3 | 0.8 | 0.1 |
| 4_02,1600 | 24 | 0.6 | 0.0 | 20.4 | 0.4 | 0.8 | 0.1 |
| 4_03,1600 | 11 | 0.5 | 0.0 | 24.0 | 0.3 | 0.7 | 0.1 |
| 7_03,1700 | 6 | 0.5 | 0.0 | 9.7 | 0.5 | 0.6 | 0.1 |
| 4_09,1700 | 11 | 0.5 | 0.0 | 14.5 | 0.4 | 0.6 | 0.1 |
| 3_02,1800 | 17 | 0.5 | 0.0 | 18.5 | 0.4 | 0.8 | 0.1 |
| 1_03,1900 | 12 | 0.4 | 0.0 | 20.0 | 0.3 | 0.6 | 0.1 |
| 2_09,2200 | 8 | 0.5 | 0.0 | 16.1 | 0.3 | 0.5 | 0.1 |
| 5_12,2187 | 10 | 0.4 | 0.0 | 26.8 | 0.3 | 0.6 | 0.1 |
| Длина соцветия, см | | | | | | | |
| 1_13,180 | 10 | 4.6 | 0.3 | 22.5 | 3.0 | 6.5 | 1.0 |
| 1_12,300 | 13 | 3.9 | 0.2 | 21.6 | 2.6 | 5.5 | 0.8 |
| 10_04,450 | 27 | 4.3 | 0.2 | 18.7 | 3.0 | 6 | 0.8 |
| 1_01,500 | 7 | 5.9 | 0.5 | 24.8 | 4.0 | 7.8 | 1.5 |
| 2_01,500 | 15 | 3.7 | 0.3 | 27.6 | 1.8 | 5.7 | 1.0 |
| 6_05,500 | 15 | 4.8 | 0.4 | 30.7 | 2.3 | 7.5 | 1.5 |
| 8_05,500 | 33 | 3.7 | 0.2 | 23.8 | 2.1 | 5.5 | 0.9 |
| 14_04,500 | 14 | 3.5 | 0.3 | 37.2 | 2.5 | 6.0 | 1.3 |
| 4_04,600 | 15 | 4.5 | 0.3 | 24.5 | 3.0 | 6.0 | 1.1 |
| 7_05,600 | 24 | 4.0 | 0.3 | 39.0 | 2.0 | 8.0 | 1.5 |
| 3_11,1100 | 10 | 3.0 | 0.3 | 26.6 | 1.2 | 4.2 | 0.8 |
| 10_12,1200 | 7 | 3.9 | 0.2 | 14.1 | 3.2 | 4.7 | 0.6 |
| 9_09,1200 | 10 | 5.2 | 0.3 | 20.9 | 4.1 | 7.4 | 1.1 |
| 1_02,1500 | 15 | 4.0 | 0.3 | 30.3 | 2.5 | 6.5 | 1.2 |
| 5_01,1500 | 13 | 3.3 | 0.3 | 28.0 | 1.8 | 4.7 | 0.9 |
| 6_02,1500 | 24 | 4.3 | 0.3 | 31.6 | 2.1 | 7.0 | 1.4 |
| 9_02,1500 | 18 | 4.8 | 0.2 | 21.8 | 3.0 | 7.3 | 1.1 |
| 4_02,1600 | 24 | 3.5 | 0.2 | 28.9 | 2.0 | 5.5 | 1.0 |
| 4_03,1600 | 11 | 3.0 | 0.2 | 25.9 | 2.0 | 4.5 | 0.8 |
| 7_03,1700 | 6 | 4.3 | 0.5 | 27.0 | 2.5 | 6.0 | 1.2 |
| 4_09,1700 | 11 | 3.6 | 0.3 | 23.9 | 2.5 | 5.1 | 0.9 |
| 3_02,1800 | 17 | 4.8 | 0.4 | 31.6 | 2.8 | 7.5 | 1.5 |

Продолжение прил. 8

| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 |
|---------------------|----|-----|-----|------|------|------|-----|
| 1_03,1900 | 12 | 5.1 | 0.4 | 24.0 | 3.0 | 7.0 | 1.2 |
| 2_09,2200 | 8 | 3.0 | 0.3 | 25.4 | 2.0 | 4.0 | 0.8 |
| 5_12,2200 | 10 | 3.9 | 0.5 | 43.9 | 1.8 | 7.5 | 1.7 |
| Ширина соцветия, см | | | | | | | |
| 1_13,180 | 10 | 2.1 | 0.1 | 18.8 | 1.3 | 2.5 | 0.4 |
| 1_12,300 | 13 | 1.8 | 0.1 | 21.2 | 1.2 | 2.5 | 0.4 |
| 10_04,450 | 27 | 1.8 | 0.1 | 14.6 | 1.3 | 2.5 | 0.3 |
| 1_01,500 | 7 | 1.5 | 0.1 | 18.4 | 1.1 | 1.9 | 0.3 |
| 2_01,500 | 15 | 1.4 | 0.0 | 13.1 | 1.13 | 1.8 | 0.2 |
| 6_05,500 | 15 | 1.5 | 0.1 | 16.9 | 1.0 | 2.2 | 0.3 |
| 8_05,500 | 33 | 1.5 | 0.0 | 11.3 | 1.1 | 1.9 | 0.2 |
| 14_04,500 | 14 | 1.5 | 0.0 | 11.1 | 1.2 | 2 | 0.2 |
| 4_04,600 | 15 | 1.9 | 0.1 | 17.2 | 1.5 | 2.5 | 0.3 |
| 7_05,600 | 24 | 1.9 | 0.1 | 22.5 | 0.5 | 2.7 | 0.4 |
| 3_11,1100 | 10 | 1.6 | 0.1 | 27.6 | 1.0 | 2.5 | 0.5 |
| 10_12,1200 | 7 | 1.7 | 0.1 | 9.1 | 1.5 | 1.9 | 0.2 |
| 9_09,1200 | 10 | 2.0 | 0.1 | 11.6 | 1.7 | 2.4 | 0.2 |
| 1_02,1500 | 15 | 1.4 | 0.1 | 20.9 | 0.9 | 1.8 | 0.3 |
| 5_01,1500 | 13 | 1.4 | 0.0 | 11.3 | 1.15 | 1.6 | 0.2 |
| 6_02,1500 | 24 | 1.3 | 0.0 | 17.0 | 0.6 | 1.7 | 0.2 |
| 9_02,1500 | 18 | 1.1 | 0.0 | 14.2 | 0.7 | 1.3 | 0.2 |
| 4_02,1600 | 24 | 1.4 | 0.1 | 20.6 | 0.9 | 1.9 | 0.3 |
| 4_03,1600 | 11 | 1.3 | 0.1 | 20.6 | 0.7 | 1.6 | 0.3 |
| 7_03,1700 | 6 | 1.7 | 0.1 | 19.3 | 1.4 | 2.3 | 0.3 |
| 4_09,1700 | 11 | 1.9 | 0.1 | 15.1 | 1.6 | 2.5 | 0.3 |
| 3_02,1800 | 17 | 1.3 | 0.0 | 10.2 | 1.1 | 1.6 | 0.1 |
| 1_03,1900 | 12 | 1.8 | 0.1 | 24.2 | 1.4 | 2.5 | 0.4 |
| 2_09,2200 | 8 | 1.8 | 0.1 | 12.7 | 1.4 | 2.2 | 0.2 |
| 5_12,2200 | 10 | 1.5 | 0.1 | 19.4 | 1.1 | 2.2 | 0.3 |
| Число метамеров | | | | | | | |
| 1_13,180 | 10 | 4.2 | 0.2 | 15.1 | 3.0 | 5.0 | 0.6 |
| 1_12,300 | 13 | 2.9 | 0.2 | 29.5 | 2.0 | 4.0 | 0.9 |
| 10_04,450 | 27 | 5.7 | 0.2 | 18.1 | 4.0 | 8.0 | 1.0 |
| 1_01,500 | 7 | 3.9 | 0.3 | 18.4 | 3.0 | 5.0 | 0.7 |
| 2_01,500 | 15 | 3.1 | 0.1 | 17.1 | 2.3 | 4.3 | 0.5 |
| 6_05,500 | 15 | 5.7 | 0.2 | 14.4 | 4.0 | 7.0 | 0.8 |
| 8_05,500 | 33 | 5.0 | 0.2 | 18.3 | 4.0 | 7.0 | 0.9 |
| 14_04,500 | 16 | 7.8 | 0.5 | 24.4 | 6.0 | 11.0 | 1.9 |
| 4_04,00 | 15 | 7.4 | 0.3 | 13.3 | 6.0 | 9.0 | 1.0 |
| 7_05,600 | 11 | 5.5 | 0.3 | 16.8 | 4.0 | 7.0 | 0.9 |
| 3_11,1100 | 10 | 2.7 | 0.3 | 30.5 | 2.0 | 4.0 | 0.8 |
| 10_12,1200 | 7 | 2.9 | 0.4 | 37.4 | 1.0 | 4.0 | 1.1 |

Продолжение прил. 8

| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 |
|-----------------------|----|-----|-----|-------|-----|-----|-----|
| 9_09,1200 | 10 | 4.1 | 0.3 | 21.4 | 3.0 | 6.0 | 0.9 |
| 1_02,1500 | 15 | 2.5 | 0.2 | 25.9 | 2.0 | 4.0 | 0.6 |
| 5_01,1500 | 13 | 2.2 | 0.1 | 18.2 | 1.5 | 3.0 | 0.4 |
| 6_02,1500 | 24 | 2.8 | 0.2 | 30.2 | 1.0 | 4.0 | 0.8 |
| 9_02,1500 | 18 | 2.7 | 0.2 | 25.7 | 1.0 | 4.0 | 0.7 |
| 4_02,1600 | 24 | 3.0 | 0.1 | 20.5 | 2.0 | 4.0 | 0.6 |
| 4_03,1600 | 11 | 2.6 | 0.2 | 30.7 | 2.0 | 4.0 | 0.8 |
| 7_03,1700 | 6 | 1.8 | 0.2 | 22.3 | 1.0 | 2.0 | 0.4 |
| 4_09,1700 | 11 | 2.5 | 0.2 | 27.0 | 1.0 | 3.0 | 0.7 |
| 3_02,1800 | 17 | 2.7 | 0.1 | 17.4 | 2.0 | 3.0 | 0.5 |
| 1_03,1900 | 12 | 2.3 | 0.3 | 42.2 | 1.0 | 4.0 | 1.0 |
| 2_09,2200 | 8 | 2.0 | 0.3 | 37.8 | 1.0 | 3.0 | 0.8 |
| 5_12,2200 | 10 | 2.6 | 0.2 | 19.9 | 2.0 | 3.0 | 0.5 |
| Число боковых побегов | | | | | | | |
| 1_13,180 | 10 | 0.1 | 0.1 | 316.2 | 0 | 1.0 | 0.3 |
| 1_12,300 | 13 | 0.2 | 0.2 | 259.6 | 0 | 2.0 | 0.6 |
| 10_04,450 | 27 | 1.0 | 0.2 | 105.2 | 0 | 3.0 | 1.1 |
| 1_01,500 | 7 | 1.4 | 0.3 | 53.4 | 0.7 | 2.7 | 0.7 |
| 2_01,500 | 15 | 0.8 | 0.1 | 70.1 | 0 | 2.0 | 0.6 |
| 6_05,500 | 15 | 0.9 | 0.2 | 105.6 | 0 | 3.0 | 0.9 |
| 8_05,500 | 33 | 0.4 | 0.1 | 126.0 | 0 | 1.0 | 0.5 |
| 14_04,500 | 16 | 2.7 | 0.4 | 58.7 | 1.0 | 4.0 | 1.6 |
| 4_04,600 | 15 | 3.0 | 0.3 | 39.8 | 1.0 | 5.0 | 1.2 |
| 7_05,600 | 10 | 1.1 | 0.3 | 79.6 | 0 | 3.0 | 0.9 |
| 3_11,1100 | 10 | 0.2 | 0.1 | 210.8 | 0 | 1.0 | 0.4 |
| 9_09,1200 | 10 | 1.7 | 0.3 | 55.8 | 1.0 | 4.0 | 0.9 |
| 1_02,1500 | 15 | 0.7 | 0.1 | 62.4 | 0 | 1.0 | 0.5 |
| 5_01,1500 | 13 | 0.5 | 0.1 | 112.4 | 0 | 1.0 | 0.5 |
| 6_02,1500 | 24 | 1.1 | 0.2 | 81.7 | 0 | 3.0 | 0.9 |
| 9_02,1500 | 18 | 0.7 | 0.1 | 72.8 | 0 | 1.0 | 0.5 |
| 4_02,1600 | 24 | 0.6 | 0.1 | 92.1 | 0 | 2.0 | 0.6 |
| 4_09,1700 | 11 | 0.8 | 0.2 | 73.7 | 0 | 2.0 | 0.6 |
| 3_02,1800 | 17 | 0.7 | 0.1 | 68.7 | 0 | 1.0 | 0.4 |
| 1_03,1900 | 12 | 0.6 | 0.1 | 88.3 | 0 | 1.0 | 0.5 |
| 2_09,2200 | 8 | 0.5 | 0.2 | 106.9 | 0 | 1.0 | 0.5 |
| Число листьев | | | | | | | |
| 1_13,180 | 10 | 4.6 | 0.2 | 15.2 | 4.0 | 6.0 | 0.7 |
| 1_12,300 | 13 | 4.0 | 0.3 | 25.0 | 2.0 | 6.0 | 1.0 |
| 10_04,450 | 27 | 5.2 | 0.2 | 20.0 | 3.0 | 7.0 | 1.0 |
| 1_01,500 | 7 | 4.7 | 0.2 | 12.9 | 3.7 | 5.3 | 0.6 |
| 2_01,500 | 15 | 3.5 | 0.2 | 17.9 | 2.3 | 4.7 | 0.6 |
| 6_05,500 | 15 | 5.8 | 0.3 | 17.5 | 4.0 | 8.0 | 1.0 |

Продолжение прил. 8

| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 |
|---|----|------|-----|-------|------|------|------|
| 8_05,500 | 33 | 4.4 | 0.2 | 22.0 | 3.0 | 7.0 | 1.0 |
| 14_04,500 | 16 | 6.8 | 0.3 | 18.4 | 5.0 | 8.0 | 1.3 |
| 4_04,600 | 15 | 7.2 | 0.3 | 15.9 | 5.0 | 9.0 | 1.1 |
| 7_05,600 | 10 | 5.6 | 0.5 | 25.5 | 4.0 | 9.0 | 1.4 |
| 3_11,1100 | 10 | 4.0 | 0.2 | 16.7 | 3.0 | 5.0 | 0.7 |
| 10_12,1200 | 7 | 3.6 | 0.4 | 27.3 | 2.0 | 5.0 | 1.0 |
| 9_09,1200 | 10 | 4.1 | 0.3 | 21.4 | 3.0 | 6.0 | 0.9 |
| 1_02,1500 | 15 | 3.5 | 0.2 | 18.1 | 3.0 | 5.0 | 0.6 |
| 5_01,1500 | 13 | 2.8 | 0.1 | 16.9 | 2.0 | 3.7 | 0.5 |
| 6_02,1500 | 24 | 4.0 | 0.4 | 52.2 | 1.0 | 8.0 | 2.1 |
| 9_02,1500 | 18 | 3.4 | 0.3 | 32.2 | 2.0 | 5.0 | 1.1 |
| 4_02,1600 | 24 | 3.8 | 0.2 | 26.9 | 2.0 | 6.0 | 1.0 |
| 4_03,1600 | 11 | 4.0 | 0.3 | 25.0 | 3.0 | 6.0 | 1.0 |
| 7_03,1700 | 6 | 4.0 | 0.4 | 22.4 | 3.0 | 5.0 | 0.9 |
| 4_09,1700 | 11 | 3.3 | 0.2 | 24.0 | 2.0 | 4.0 | 0.8 |
| 3_02,1800 | 17 | 4.0 | 0.3 | 29.2 | 3.0 | 7.0 | 1.2 |
| 1_03,1900 | 12 | 2.6 | 0.2 | 25.9 | 2.0 | 4.0 | 0.7 |
| 2_09,2200 | 8 | 3.0 | 0.2 | 17.8 | 2.0 | 4.0 | 0.5 |
| 5_12,2200 | 10 | 4.4 | 0.3 | 24.4 | 3.0 | 7.0 | 1.1 |
| Число вегетативных побегов в особи | | | | | | | |
| 1_13,180 | 5 | 6.8 | 1.0 | 31.9 | 5.0 | 10.0 | 2.2 |
| 1_12,300 | 13 | 12.5 | 3.0 | 87.6 | 1.0 | 39.0 | 11.0 |
| 10_04,450 | 9 | 3.7 | 1.0 | 82.9 | 1.0 | 9.0 | 3.0 |
| 1_01,500 | 7 | 7.4 | 1.6 | 56.0 | 2.0 | 14.0 | 4.2 |
| 2_01,500 | 15 | 5.4 | 1.0 | 70.6 | 1.0 | 14.0 | 3.8 |
| 6_05,500 | 15 | 4.9 | 1.0 | 82.5 | 1.0 | 14.0 | 4.0 |
| 8_05,500 | 11 | 3.5 | 0.6 | 59.8 | 1.0 | 7.0 | 2.1 |
| 14_04,500 | 8 | 1.6 | 0.3 | 56.4 | 1.0 | 3.0 | 0.9 |
| 4_04,600 | 14 | 1.9 | 0.3 | 66.3 | 1.0 | 5.0 | 1.2 |
| 7_05,600 | 10 | 3.3 | 1.0 | 99.0 | 1.0 | 10.0 | 3.3 |
| 10_12,1200 | 7 | 2.3 | 0.6 | 70.2 | 0 | 4.0 | 1.6 |
| 1_02,1500 | 15 | 14.5 | 2.1 | 56.3 | 4.0 | 36.0 | 8.1 |
| 5_01,1500 | 13 | 6.9 | 1.0 | 54.5 | 1.0 | 10.0 | 3.8 |
| 6_02,1500 | 24 | 6.3 | 0.6 | 50.1 | 1.0 | 16.0 | 3.1 |
| 9_02,1500 | 18 | 10.8 | 0.8 | 32.1 | 3.0 | 16.0 | 3.5 |
| 4_02,1600 | 24 | 8.8 | 1.3 | 73.3 | 1.0 | 25.0 | 6.4 |
| 4_03,1600 | 11 | 20.1 | 4.0 | 65.3 | 11.0 | 55.0 | 13.1 |
| 7_03,1700 | 6 | 13.0 | 4.5 | 84.1 | 5.0 | 31.0 | 10.9 |
| 4_09,1700 | 11 | 10.0 | 3.6 | 119.9 | 3.0 | 45.0 | 12.0 |
| 3_02,1800 | 17 | 8.6 | 1.0 | 48.5 | 2.0 | 18.0 | 4.2 |
| 1_03,1900 | 12 | 21.3 | 2.1 | 33.5 | 12.0 | 33.0 | 7.1 |
| 2_09,2200 | 8 | 12.3 | 2.9 | 65.9 | 6.0 | 29.0 | 8.1 |

| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 |
|---|----|------|-----|-------|------|------|------|
| 5_12,2200 | 10 | 3.6 | 0.7 | 57.4 | 1.0 | 8.0 | 2.1 |
| Число генеративных побегов в особи | | | | | | | |
| 1_13,180 | 5 | 44.4 | 4.1 | 20.8 | 34.0 | 59.0 | 9.2 |
| 1_12,300 | 13 | 21.1 | 2.9 | 50.0 | 8.0 | 48.0 | 10.5 |
| 10_04,450 | 9 | 23.1 | 2.1 | 27.5 | 17.0 | 35.0 | 6.4 |
| 1_01,500 | 7 | 14.0 | 3.5 | 66.1 | 5.0 | 32.0 | 9.3 |
| 2_01,500 | 15 | 7.4 | 1.3 | 66.8 | 1.0 | 22.0 | 4.9 |
| 6_05,500 | 15 | 10.4 | 1.1 | 40.6 | 5.0 | 18 | 4.2 |
| 8_05,500 | 11 | 16.2 | 2.1 | 44.0 | 7.0 | 29 | 7.1 |
| 14_04,500 | 8 | 10.9 | 1.9 | 50.0 | 5.0 | 20 | 5.4 |
| 4_04,600 | 14 | 15.1 | 2.4 | 58.1 | 6.0 | 34 | 8.8 |
| 7_05,600 | 10 | 11.6 | 1.9 | 51.4 | 5.0 | 24 | 6.0 |
| 10_12,1200 | 7 | 7.0 | 0.9 | 34.0 | 5.0 | 11 | 2.4 |
| 1_02,1500 | 15 | 17.4 | 2.0 | 43.7 | 6.0 | 28 | 7.6 |
| 5_01,1500 | 13 | 5.8 | 0.8 | 52.1 | 2.0 | 10 | 3.0 |
| 6_02,1500 | 24 | 13.1 | 0.9 | 35.2 | 4.0 | 23 | 4.6 |
| 9_02,1500 | 18 | 10.9 | 1.1 | 43.7 | 4.0 | 19 | 4.8 |
| 4_02,1600 | 24 | 9.2 | 0.8 | 42.5 | 4.0 | 23 | 3.9 |
| 4_03,1600 | 11 | 9.5 | 1.5 | 54.2 | 4.0 | 21 | 5.1 |
| 7_03,1700 | 6 | 6.0 | 1.5 | 63.2 | 3.0 | 13 | 3.8 |
| 4_09,1700 | 11 | 13.5 | 1.6 | 40.5 | 8.0 | 22 | 5.4 |
| 3_02,1800 | 17 | 19.1 | 2.3 | 48.8 | 6.0 | 34 | 9.3 |
| 1_03,1900 | 12 | 11.2 | 1.0 | 31.9 | 4.0 | 17 | 3.6 |
| 2_09,2200 | 8 | 9.4 | 1.1 | 33.2 | 5.0 | 14 | 3.1 |
| 5_12,2200 | 10 | 5.4 | 0.7 | 40.2 | 3.0 | 8 | 2.2 |
| Соотношение числа генеративных и вегетативных побегов в особи | | | | | | | |
| 1_13,180 | 5 | 7.2 | 1.2 | 38.7 | 4.1 | 9.8 | 2.8 |
| 1_12,300 | 13 | 3.3 | 0.8 | 91.3 | 0.7 | 11.0 | 3.0 |
| 10_04,450 | 9 | 13.9 | 4.2 | 90.0 | 2.4 | 35.0 | 12.5 |
| 1_01,500 | 7 | 2.7 | 1.2 | 114.0 | 0.7 | 9.5 | 3.1 |
| 2_01,500 | 15 | 2.9 | 1.0 | 134.4 | 0.1 | 13.0 | 3.9 |
| 6_05,500 | 15 | 3.8 | 0.7 | 71.0 | 0.8 | 9.0 | 2.7 |
| 8_05,500 | 11 | 7.4 | 1.9 | 87.3 | 1.0 | 21.0 | 6.4 |
| 14_04,500 | 8 | 7.8 | 1.6 | 57.3 | 2.5 | 17.0 | 4.5 |
| 4_04,600 | 14 | 9.8 | 1.5 | 55.9 | 1.8 | 25.0 | 5.5 |
| 7_05,600 | 10 | 7.1 | 2.2 | 99.7 | 1.2 | 24.0 | 7.1 |
| 10_12,1200 | 5 | 1.9 | 0.2 | 28.6 | 1.3 | 2.7 | 0.5 |
| 1_02,1500 | 15 | 1.5 | 0.2 | 59.4 | 0.4 | 3.0 | 0.9 |
| 5_01,1500 | 13 | 1.0 | 0.1 | 47.6 | 0.4 | 2.0 | 0.5 |
| 6_02,1500 | 24 | 3.7 | 0.2 | 32.1 | 0.7 | 20.0 | 1.2 |
| 9_02,1500 | 18 | 1.2 | 0.2 | 84.3 | 0.3 | 4.7 | 1.0 |
| 4_02,1600 | 24 | 1.7 | 0.3 | 94.8 | 0.3 | 8.0 | 1.6 |

Продолжение прил. 8

| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 |
|----------------|----|------|-----|------|-----|------|------|
| 4_03,1600 | 11 | 0.5 | 0.1 | 36.9 | 0.3 | 0.9 | 0.2 |
| 7_03,1700 | 6 | 0.6 | 0.1 | 31.7 | 0.3 | 0.8 | 0.2 |
| 4_09,1700 | 11 | 2.0 | 0.3 | 46.5 | 0.5 | 3.8 | 0.9 |
| 3_02,1800 | 17 | 2.7 | 0.4 | 65.9 | 0.6 | 7.0 | 1.8 |
| 1_03,1900 | 12 | 0.5 | 0.0 | 22.5 | 0.3 | 0.8 | 0.1 |
| 2_09,2200 | 8 | 1.0 | 0.2 | 63.8 | 0.3 | 2.3 | 0.6 |
| 5_12,2200 | 10 | 2.3 | 0.7 | 96.8 | 0.4 | 8.0 | 2.3 |
| Число соцветий | | | | | | | |
| 1_13,180 | 10 | 3.2 | 0.1 | 13.2 | 3.0 | 4.0 | 0.4 |
| 1_12,300 | 13 | 2.1 | 0.2 | 36.6 | 1.0 | 4.0 | 0.8 |
| 10_04,450 | 27 | 3.2 | 0.3 | 44.4 | 1.0 | 8.0 | 1.4 |
| 1_01,500 | 7 | 1.7 | 0.1 | 20.9 | 1.3 | 2.3 | 0.4 |
| 2_01,500 | 15 | 1.7 | 0.1 | 18.9 | 1.0 | 2.3 | 0.3 |
| 6_05,500 | 15 | 2.7 | 0.2 | 21.7 | 2.0 | 4.0 | 0.6 |
| 8_05,500 | 33 | 2.1 | 0.1 | 38.2 | 1.0 | 4.0 | 0.8 |
| 14_04,500 | 18 | 3.5 | 0.4 | 46.8 | 2.0 | 7.0 | 1.6 |
| 4_04,600 | 15 | 3.2 | 0.4 | 44.5 | 2.0 | 7.0 | 1.4 |
| 7_05,600 | 11 | 3.5 | 0.2 | 15.1 | 3.0 | 4.0 | 0.5 |
| 3_11,1100 | 10 | 1.1 | 0.1 | 28.7 | 1.0 | 2.0 | 0.3 |
| 10_12,1200 | 7 | 2.1 | 0.3 | 32.2 | 1.0 | 3.0 | 0.7 |
| 9_09,1200 | 10 | 2.9 | 0.2 | 19.6 | 2.0 | 4.0 | 0.6 |
| 1_02,1500 | 15 | 1.7 | 0.2 | 34.2 | 1.0 | 3.0 | 0.6 |
| 5_01,1500 | 13 | 1.3 | 0.1 | 40.1 | 1.0 | 1.3 | 0.5 |
| 6_02,1500 | 24 | 2.2 | 0.2 | 41.6 | 1.0 | 4.0 | 0.9 |
| 9_02,1500 | 18 | 1.6 | 0.1 | 31.1 | 1.0 | 2.0 | 0.5 |
| 4_02,1600 | 24 | 1.7 | 0.1 | 33.9 | 1.0 | 3.0 | 0.6 |
| 4_03,1600 | 11 | 1.1 | 0.1 | 27.6 | 1.0 | 2.0 | 0.3 |
| 7_03,1700 | 6 | 1.2 | 0.2 | 35.0 | 1.0 | 2.0 | 0.4 |
| 4_09,1700 | 11 | 1.7 | 0.2 | 37.4 | 1.0 | 3.0 | 0.6 |
| 3_02,1800 | 17 | 1.6 | 0.1 | 29.9 | 1.0 | 2.0 | 0.5 |
| 1_03,1900 | 12 | 1.5 | 0.2 | 34.8 | 1.0 | 2.0 | 0.5 |
| 2_09,2200 | 8 | 1.4 | 0.2 | 37.6 | 1.0 | 2.0 | 0.5 |
| 5_12,2200 | 10 | 1.7 | 0.2 | 28.4 | 1.0 | 2.0 | 0.5 |
| Число цветков | | | | | | | |
| 1_13,180 | 10 | 40.0 | 5.9 | 46.4 | 17 | 83.0 | 18.6 |
| 1_12,300 | 13 | 40.3 | 4.0 | 35.6 | 16 | 68.0 | 14.3 |
| 10_04,450 | 9 | 44.9 | 2.9 | 19.3 | 31 | 58.0 | 8.7 |
| 1_01,500 | 4 | 35.3 | 3.8 | 21.7 | 25 | 42.0 | 7.6 |
| 6_05,500 | 14 | 43.7 | 2.5 | 21.5 | 28 | 64.0 | 9.4 |
| 8_05,500 | 14 | 28.5 | 2.6 | 9.7 | 12 | 46.0 | 33.9 |
| 14_04,500 | 5 | 28.0 | 2.0 | 16.2 | 24 | 35.0 | 4.5 |

Продолжение прил. 8

| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 |
|------------|----|------|-----|------|------|------|------|
| 4_04,600 | 13 | 41.7 | 3.4 | 29.1 | 25 | 60.0 | 12.1 |
| 7_05,600 | 10 | 42.9 | 6.0 | 18.9 | 26.0 | 76.0 | 44.0 |
| 3_11,1100 | 10 | 13.9 | 1.5 | 34.0 | 5.0 | 20.0 | 4.7 |
| 10_12,1200 | 7 | 30.6 | 3.7 | 31.7 | 18.0 | 45.0 | 9.7 |
| 9_09,1200 | 9 | 50.8 | 2.2 | 13.1 | 41.0 | 61.0 | 6.6 |
| 1_02,1500 | 15 | 32.3 | 1.6 | 6.1 | 22.0 | 43.0 | 18.9 |
| 5_01,1500 | 4 | 9.0 | 0.4 | 9.1 | 8.0 | 10.0 | 0.8 |
| 6_02,1500 | 24 | 37.6 | 1.8 | 23.8 | 11.0 | 65.0 | 8.9 |
| 9_02,1500 | 18 | 37.3 | 2.2 | 25.0 | 22.0 | 54.0 | 9.3 |
| 4_02,1600 | 21 | 30.2 | 1.8 | 27.7 | 14.0 | 49.0 | 8.4 |
| 4_09,1700 | 11 | 33.8 | 4.0 | 38.8 | 18.0 | 56.0 | 13.1 |
| 3_02,1800 | 17 | 41.2 | 3.2 | 31.7 | 15.0 | 58.0 | 13.1 |
| 2_09,2200 | 8 | 23.4 | 2.1 | 25.8 | 12.0 | 30.0 | 6.0 |
| 5_12,2200 | 10 | 27.8 | 2.6 | 29.8 | 13.0 | 44.0 | 8.3 |

Приложение 9. Изменчивость морфологических признаков *A. austrosibiricus* в различных эколого-географических условиях. У растений из 19 ЦП: с отсутствием регрессии (рис. П9а- П9в) и с недостоверной регрессией (рис. П9 г- П9л); у растений из 25 ЦП: с отсутствием регрессии (рис. П9м-П9н) и с недостоверной регрессией (рис. П9о- П9ф).

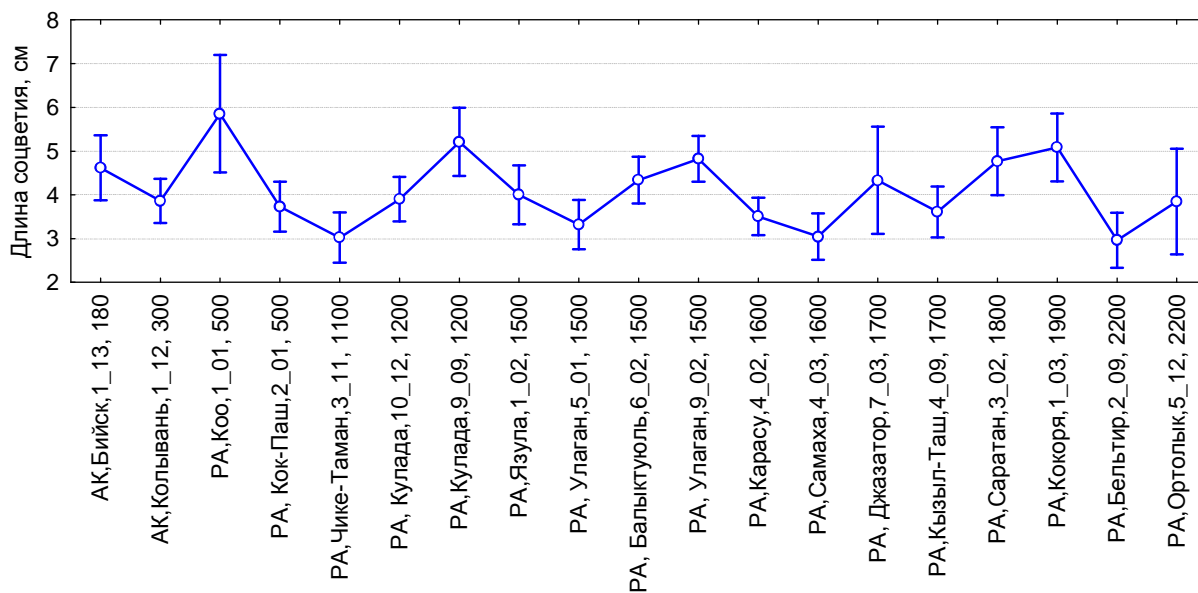


Рис. П9а) Длина соцветий (см) у растений 19 ЦП *A. austrosibiricus*

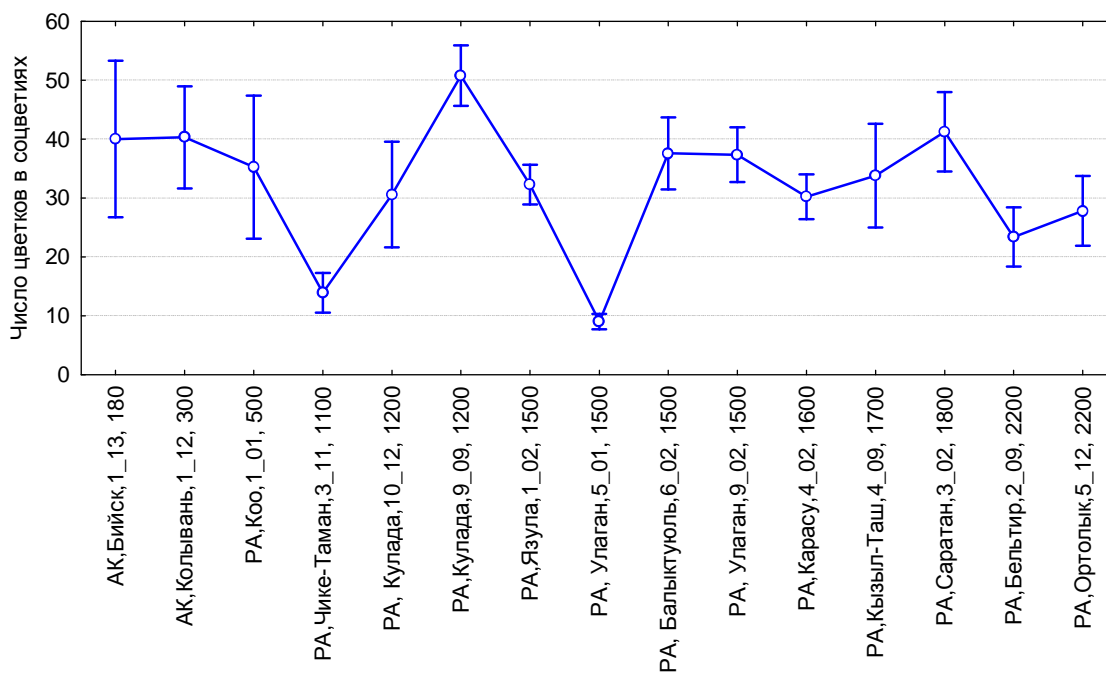
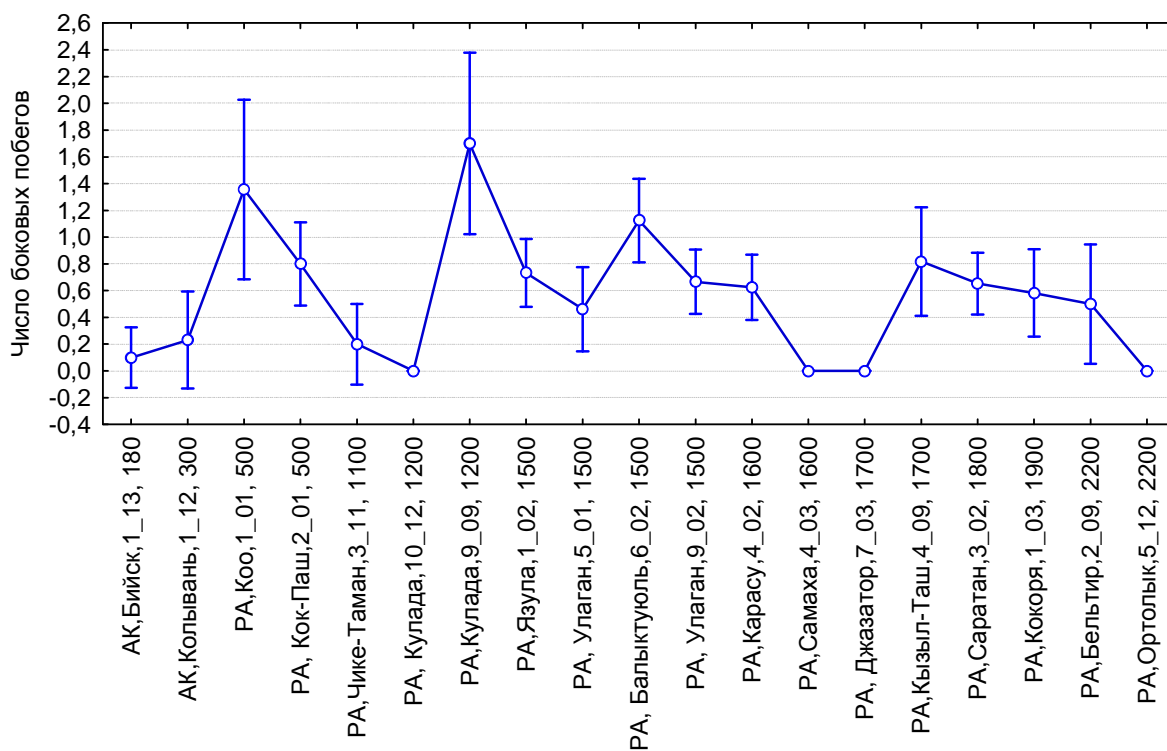
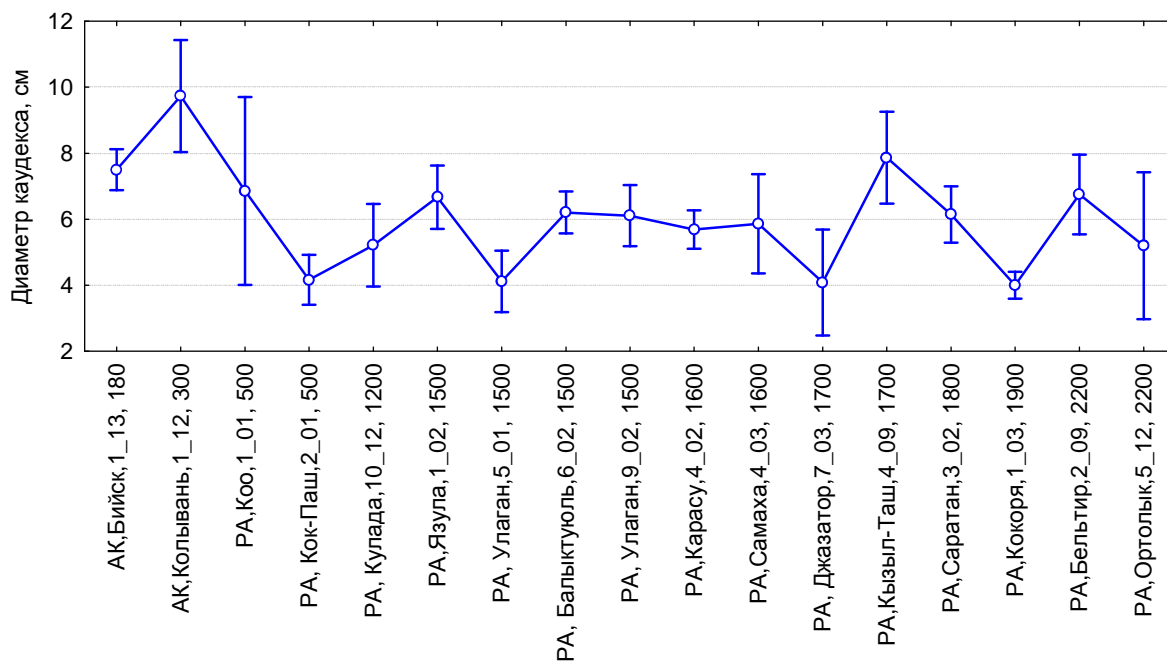
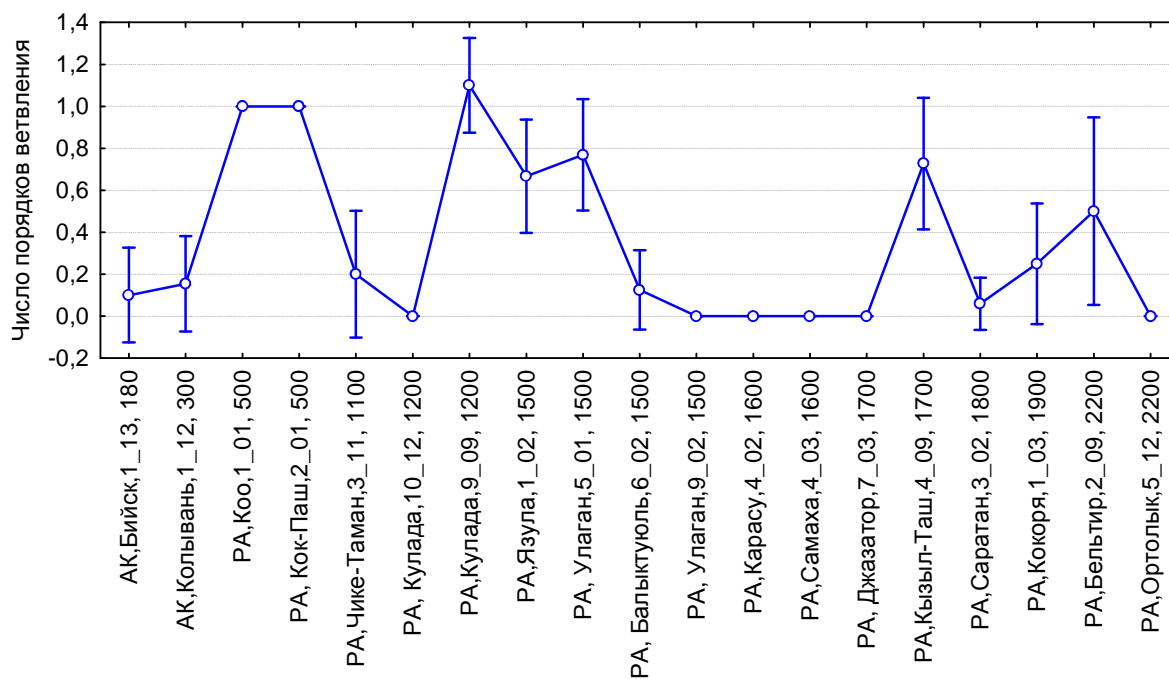
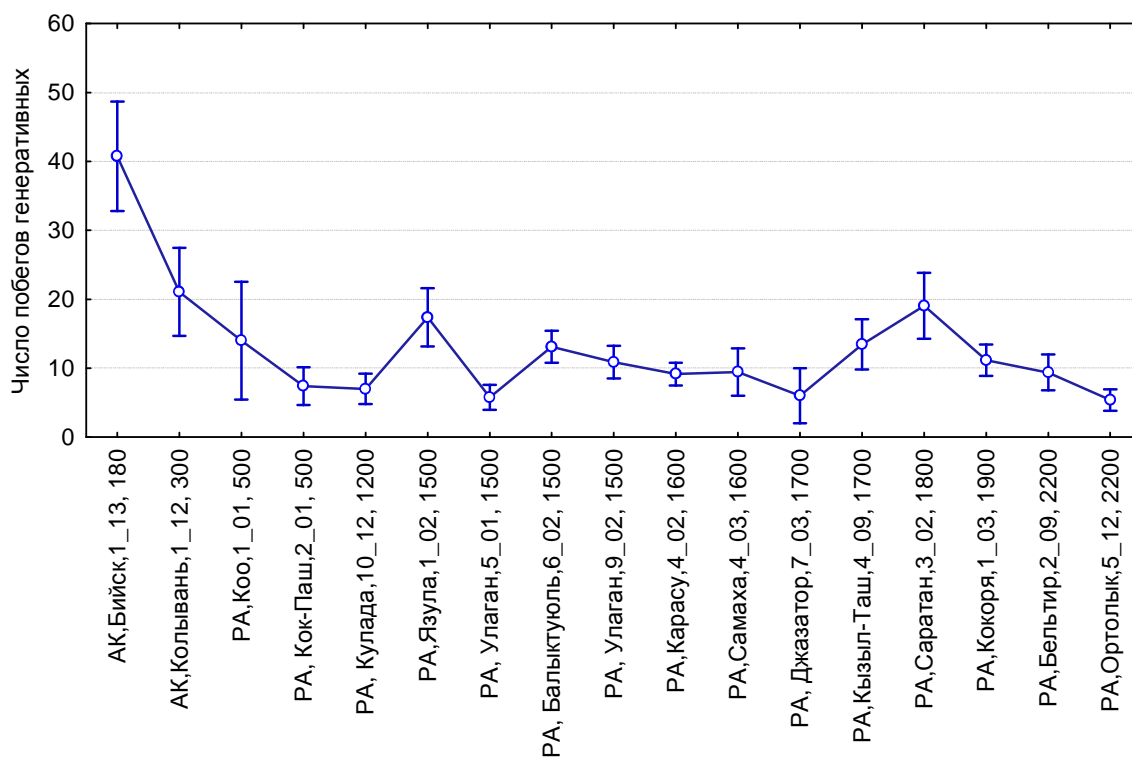


Рис. П9б) Число цветков в соцветиях у растений 19 ЦП *A. austrosibiricus*

Рис. П9в) Число боковых побегов у растений 19 ЦП *A. austrosibiricus*Рис. П9г) Диаметр каудекса (см) у растений 19 ЦП *A. austrosibiricus*

Продолжение прил. 9

Рис. П9д) Число порядков ветвления осевых побегов у растений 19 ЦП *A. austrosibiricus*Рис. П9е) Число генеративных побегов у растений 19 ЦП *A. austrosibiricus*

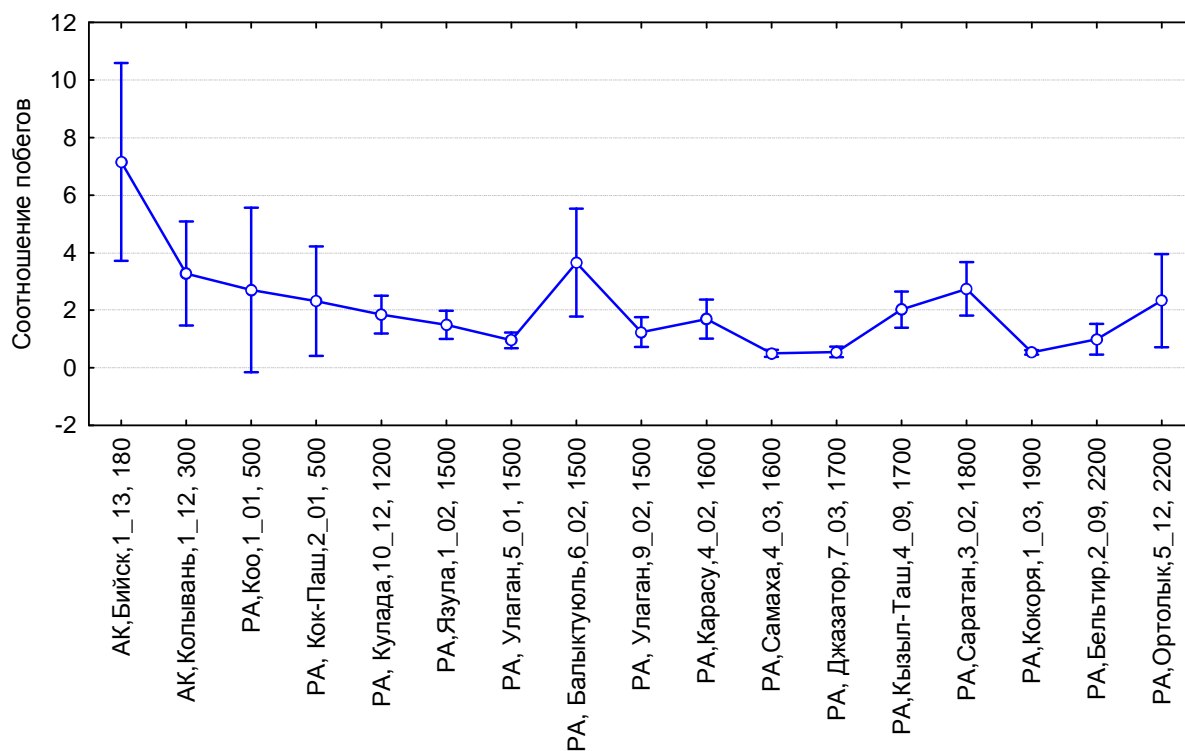


Рис. П9ж) Соотношение числа генеративных и вегетативных побегов у растений 19 ЦП *A. austrosibiricus*

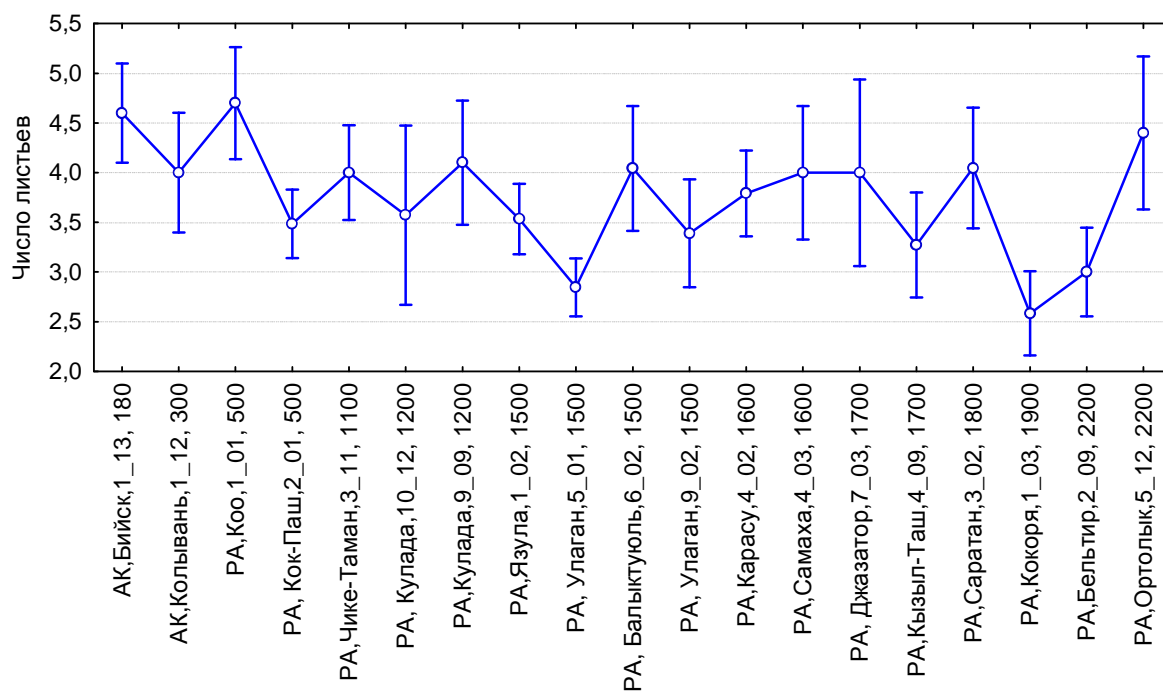
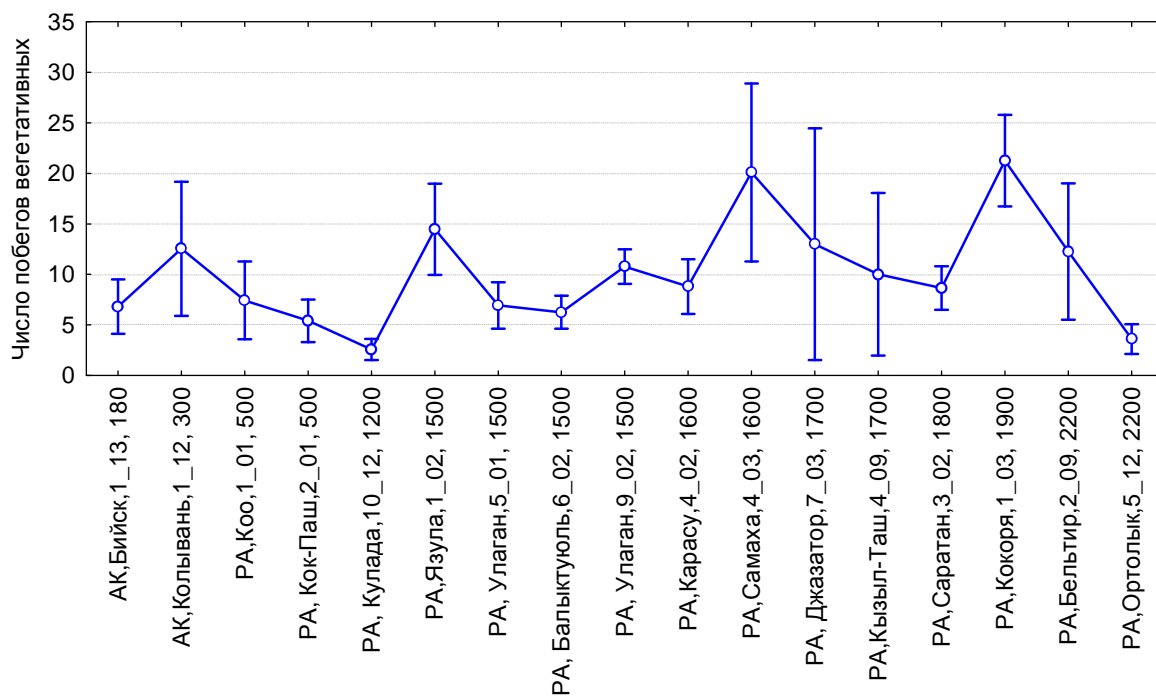
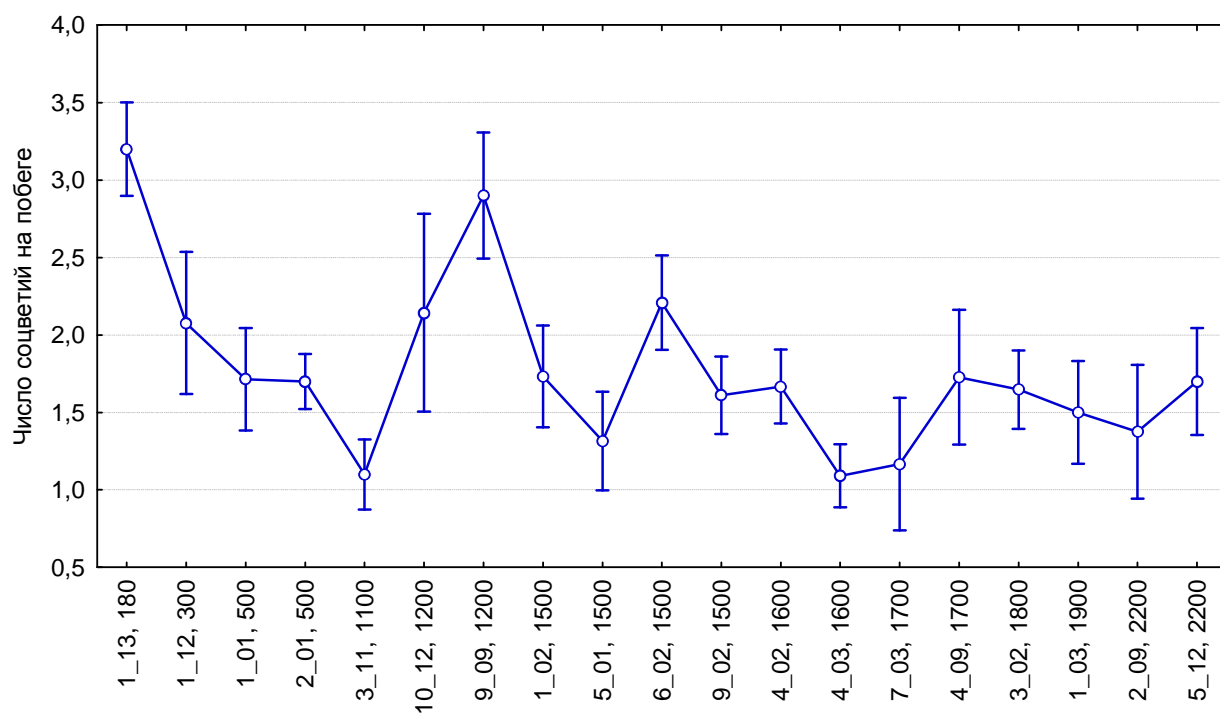
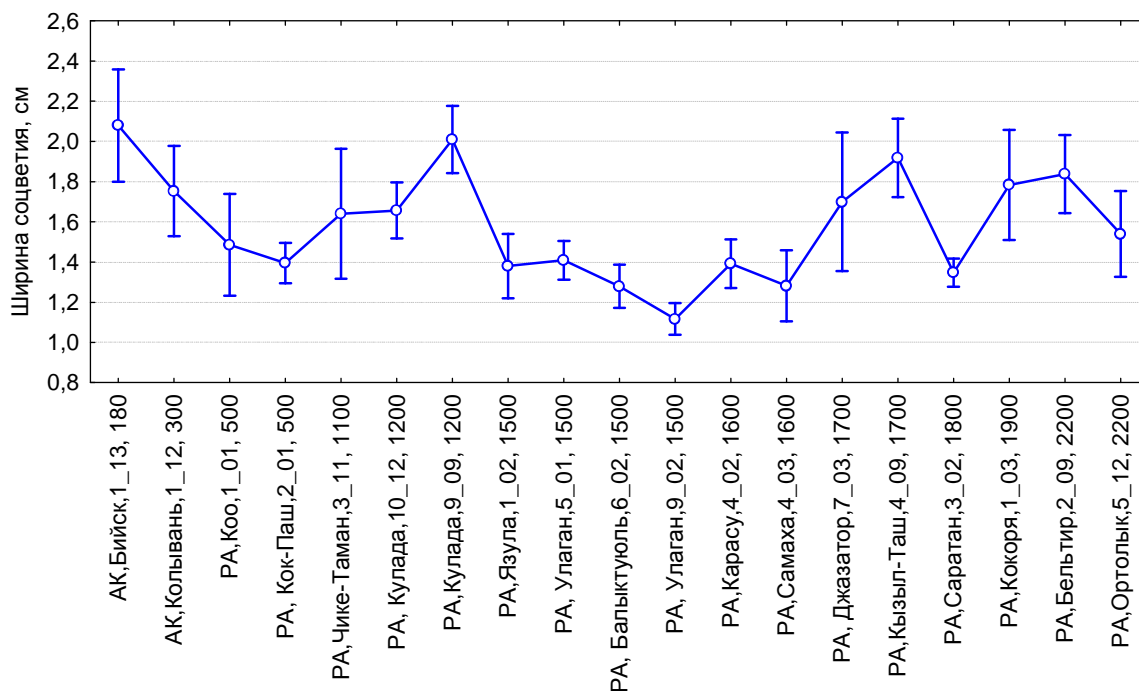
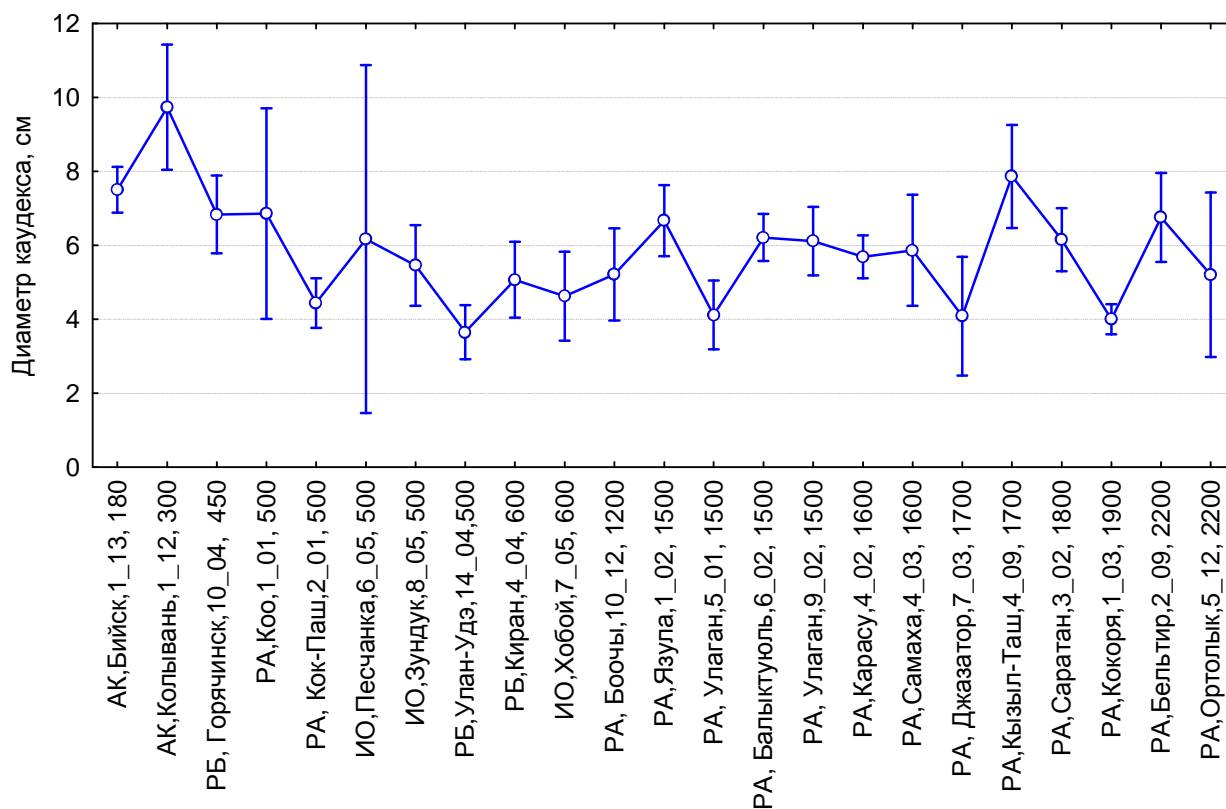
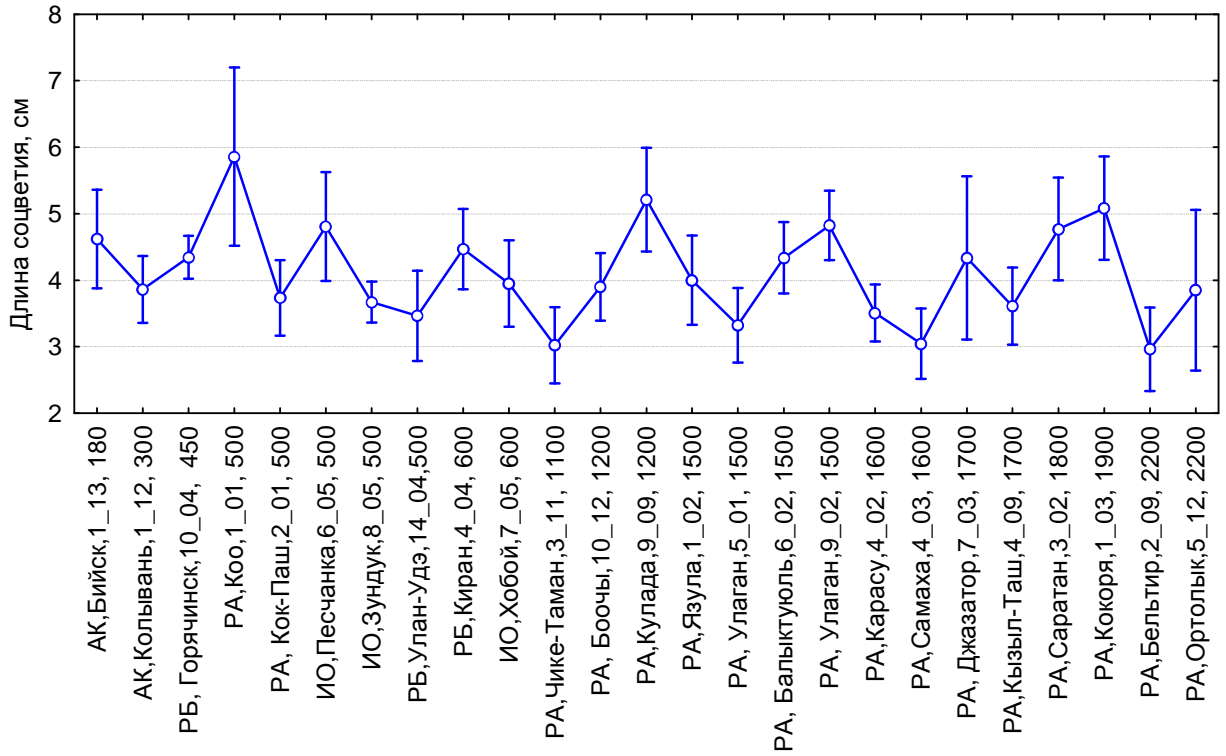
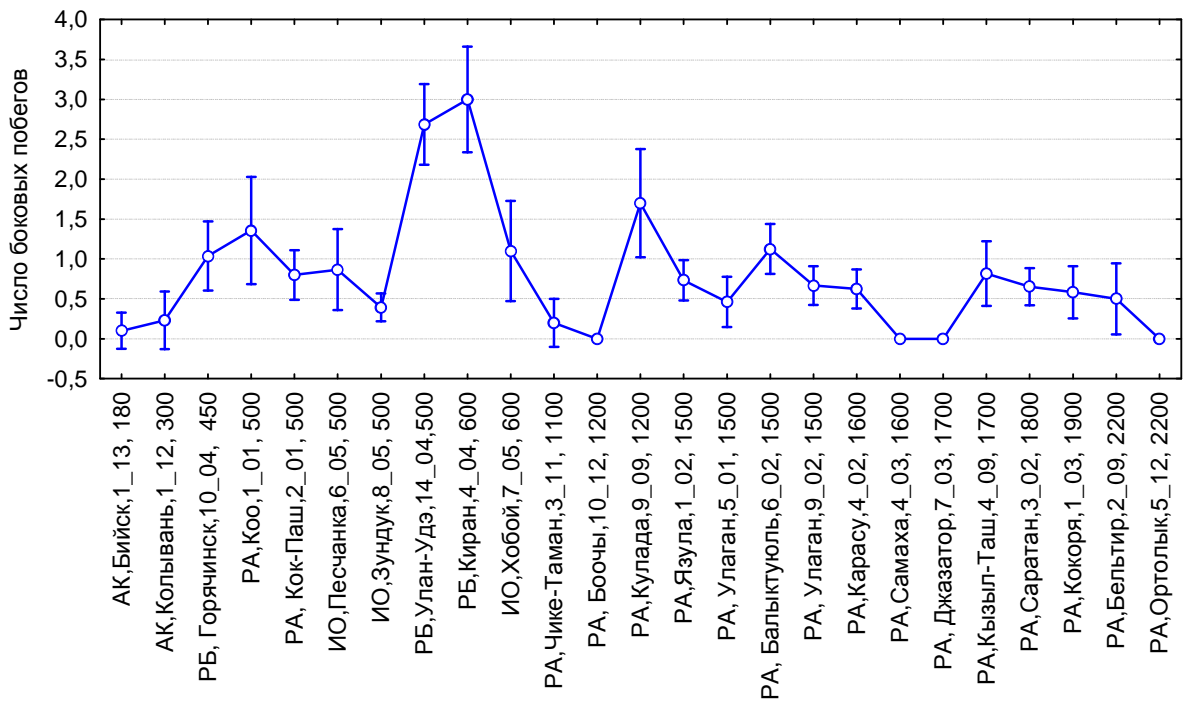
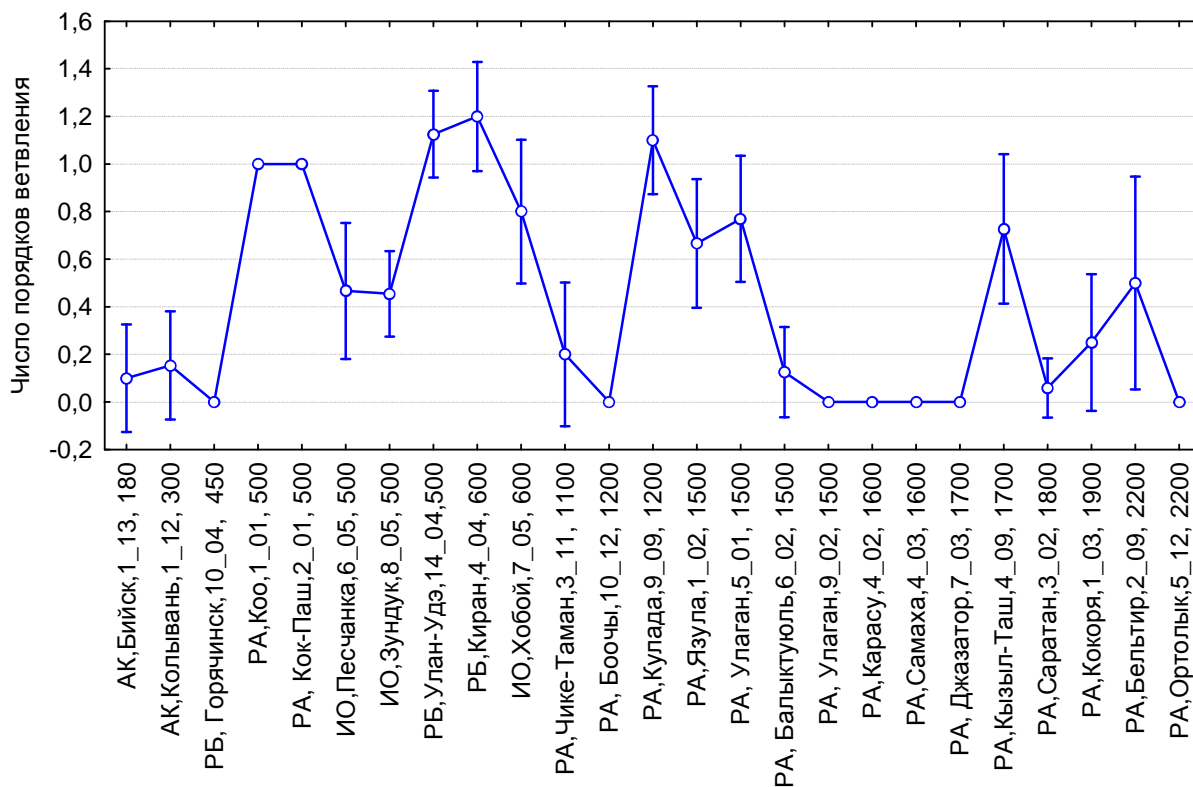
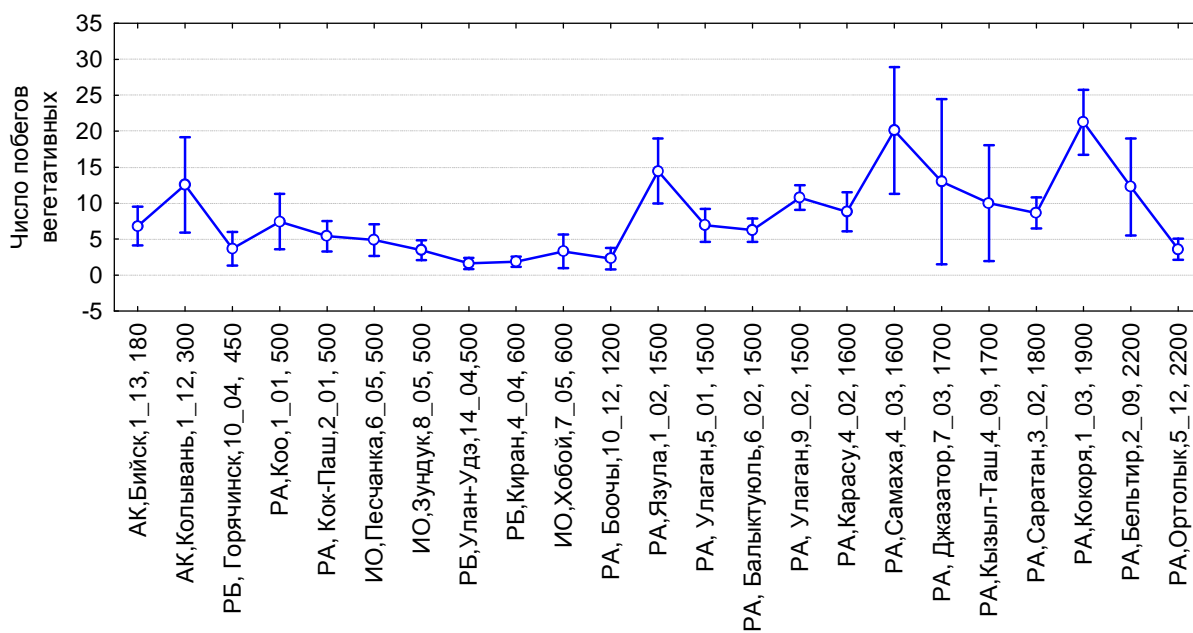


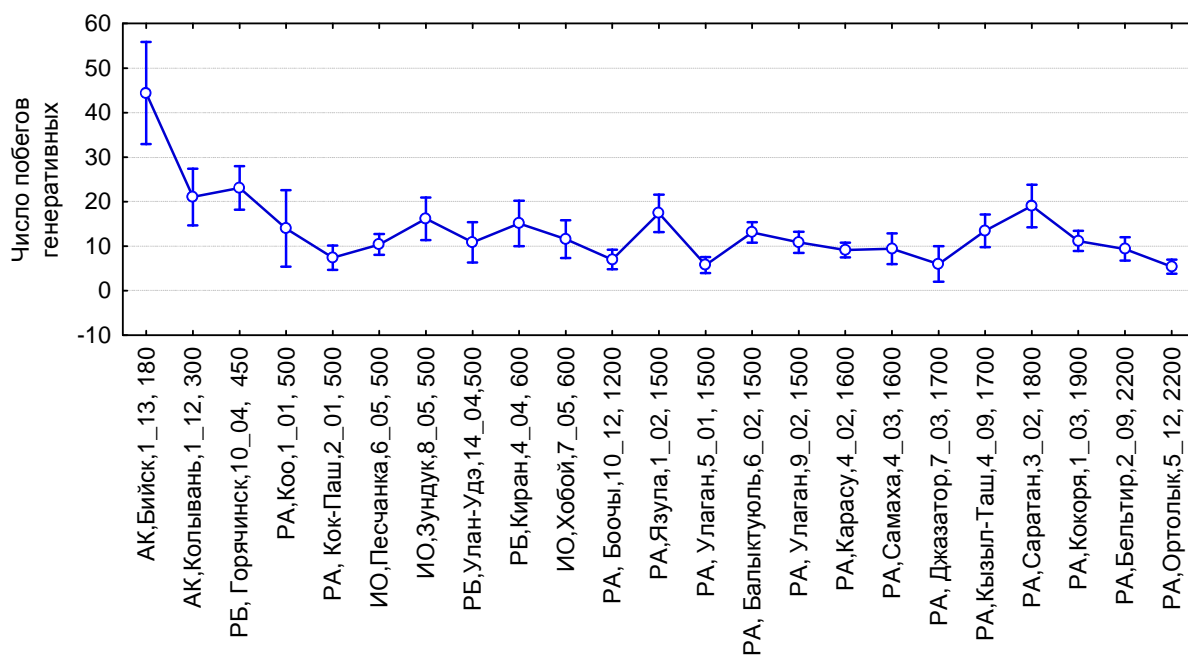
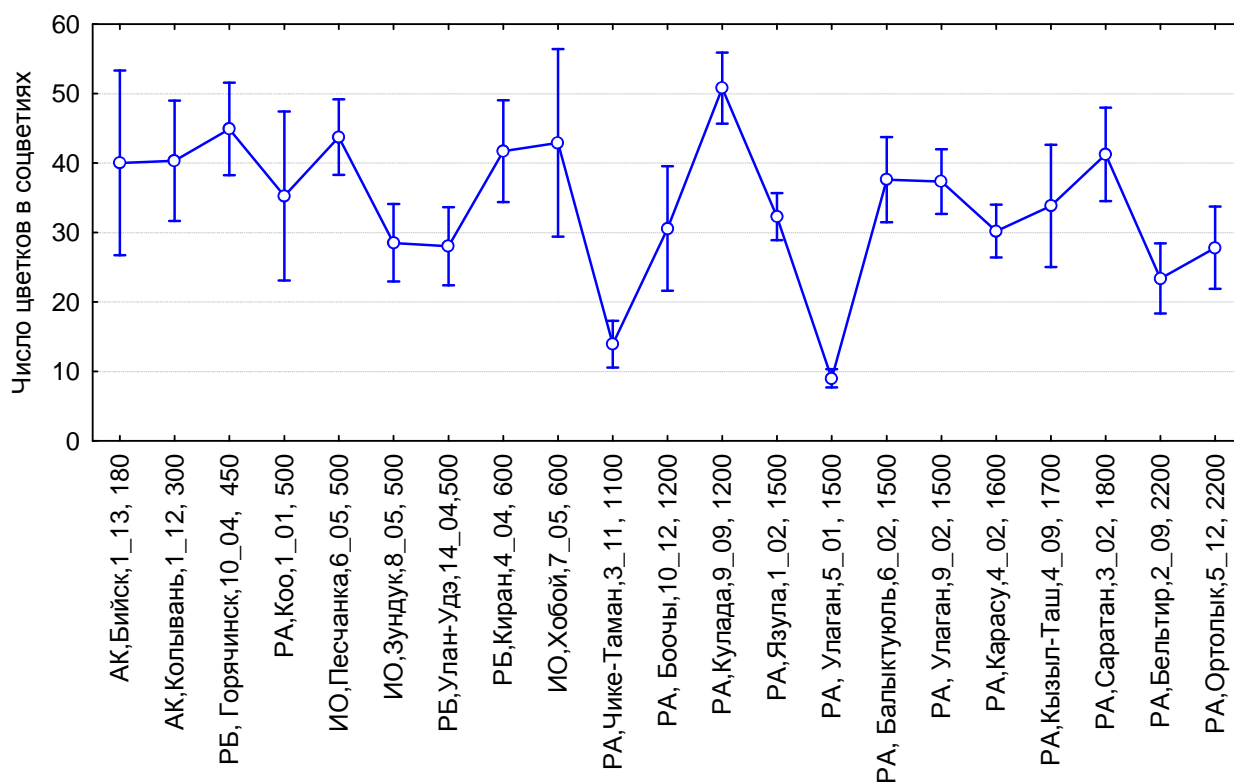
Рис. П9з) Число листьев на осевых побегах у растений 19 ЦП *A. austrosibiricus*

Рис. П9и) Число вегетативных побегов у растений 19 ЦП *A. austrosibiricus*Рис. П9к) Число соцветий на осевом побеге у растений 19 ЦП *A. austrosibiricus*

Рис. П9л) Ширина соцветий (см) у растений 19 ЦП *A. austrosibiricus*Рис. П9м) Диаметр каудекса (см) у растений 25 ЦП *A. austrosibiricus*

Рис. П9н) Длина соцветий (см) у растений 25 ЦП *A. austrosibiricus*Рис. П9о) Число боковых побегов у растений 25 ЦП *A. austrosibiricus*

Рис. П9п) Число порядков ветвления у растений 25 ЦП *A. austrosibiricus*Рис. П9р) Число вегетативных побегов у растений 25 ЦП *A. austrosibiricus*

Рис. П9с) Число генеративных побегов у растений 25 ЦП *A. austrosibiricus*Рис. П9т) Число цветков в соцветиях у растений 25 ЦП *A. austrosibiricus*

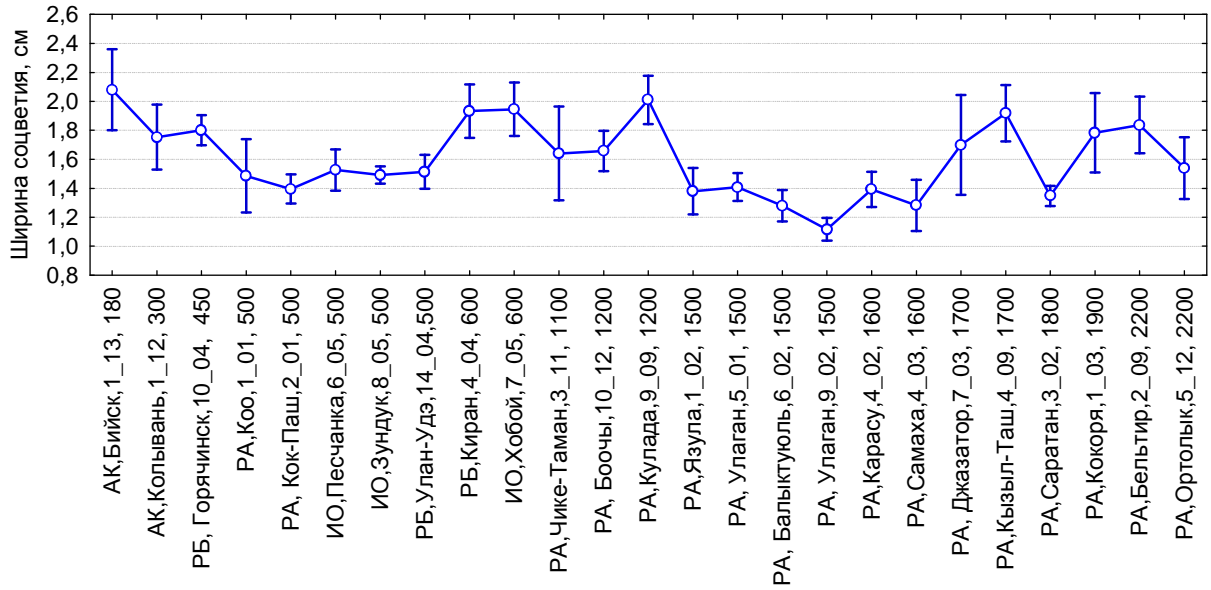
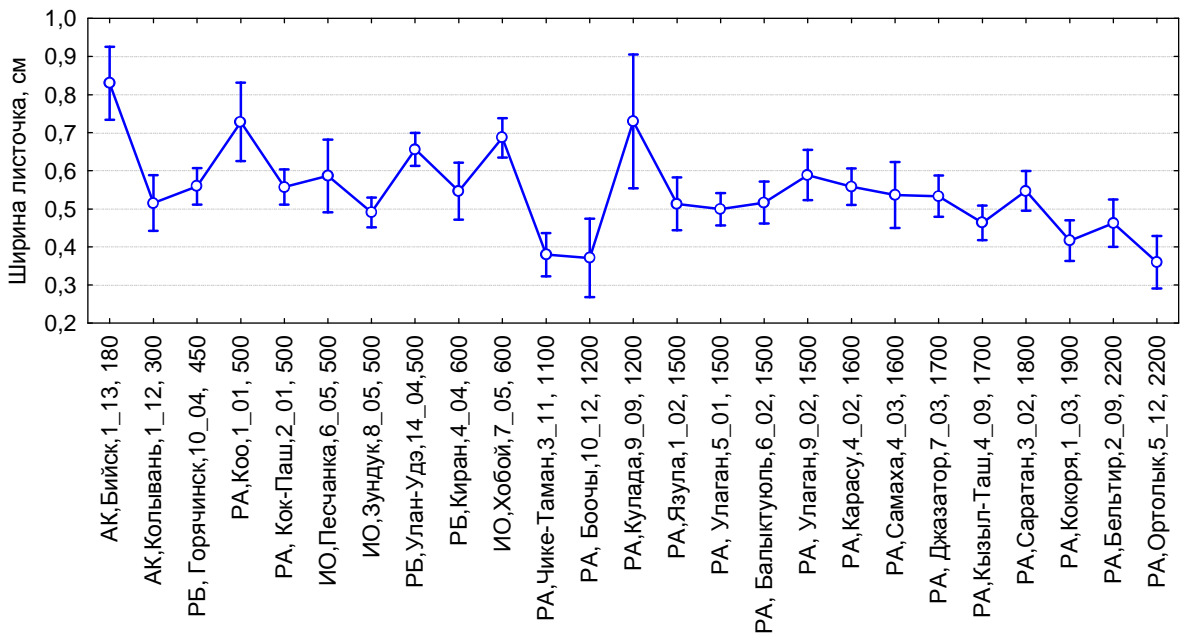
Рис. П9у) Ширина соцветий (см) у растений 25 ЦП *A. austrosibiricus*Рис. П9ф) Ширина листочков (см) у растений 25 ЦП *A. austrosibiricus*

Рисунок П9. Изменение морфологических признаков у растений *A. austrosibiricus* на разной высоте над уровнем моря. На оси ординат расположены средние значения признаков с доверительным интервалом (95%), на оси абсцисс – местонахождение, высота н. ур. м. (м) и номера популяций (через запятую).

Приложение 10. Характеристика местообитаний *Astragalus mongholicus*.

| № п/п | Номер популяции, год сбора, район (р-н) исследований | h, эксп. скл. | Название фитоценоза |
|--|---|-------------------------|---|
| Равнинная, западно-сибирская лесостепь | | | |
| 1. | И-08; 2008 г.; ЦСБС СО РАН, | 180 м | Лесостепь Западной Сибири |
| Низкогорная умеренно – теплая лесостепь | | | |
| 2 | 8_04; 2004 г.; РБ, Прибайкальский р-н, окр. пос. Горячинск | 490 м | Сосновый лес |
| 3. | 9_04; 2004 г.; РБ, Прибайкальский р-н, окр. дер. Безымянка, побережье оз. Байкал | 460 м | Опушка кедрово-листв. леса, пески |
| 4. | 0_05; 2005 г.; РБ, Баунтовский р-н, окр. д. Россошино в дол. р. Б. Амала; лев бер. р. Уктик | 740 м | Редкост. листв. лес |
| 5. | 2_05; 2005 г.; РБ, Баргузинский р-н, окр.с. Монахово | 500 м | Смеш. сосново-березовый лес |
| 6. | 3_05; 2005 г.; Иркутская обл. (ИО), о-в Ольхон, окр. с. Песчанка (1) | 460 м | Беломошный листв. лес на песчаных дюнах |
| 7. | 4_05; 2005 г.; ИО, остров Ольхон оз. Байкал, окр. с. Песчанка(2) | 460 м; скл. ю-з эксп. | Осыпающиеся пески на берегу оз. Байкал |
| 8. | 12_05; 2005 г.; ИО, Иркутский р-н, окр. пос. Сарма, дол. р. Сарма | 460 м; скл. ю-з эксп. | Парковый листв. лес с подростом осины |
| 9. | 14_05; 2005 г.; ИО, Ольхонский р-н, окр. с. Бугульдейка | 570 м; скл. юж. эксп. | Редкост. сосняк |
| 10. | 9_10; 2010 г., Забайкальский край (ЗК), Нерчинский р-н, 5 км к ю-в от с. Калиновка | 550 м; скл. зап. эксп. | Березово-сосновый разнотр. лес |
| 11. | 14_11, 2011 г., РБ, окр. с. Турка | 460 м | Опушка редкост. сосняка на бер. оз. Байкал |
| 12. | 2_04; 2004 г.; РБ, Кяхтинский р-н, окр. с. Малая Кудара | 930 м | Смешанный (смеш) (березово-осиново- сосновый) лес |
| 13. | 6_04; 2004 г.; РБ, Закаменский р-н, окр. с. Ехэ-Цакир | 1110 м; скл. ю-з эксп. | Опушка смеш. листв.-березового леса |
| Среднегорная умеренно - холодная | | | |
| 14. | 5_03; 2003 г.; РА, Кош-Агачский р-н, окр. с. Джазатор, | 1600 м; скл. сев. эксп. | Опушка елово-листв. леса степь Самаха |
| 15. | 8_03; 2003 г.; РА, Кош-Агачский р-н, окр. с. Джазатор | 1700 м; скл. ю-з эксп. | Закуст. курумник |
| 16. | 2_07, 2007 г., РА, Кош-Агачский р-н, Чуйская степь | 1700 м | Степь; берег оросительного канала Кукузек |
| Высокогорная холодная лесостепь | | | |
| 17. | 2_03; 2003 г.; РА, Кош-Агачский р-н, окр.с. Кокоря | 2000 м, скл. юж. эксп. | Камен. и мелкощебн. осыпь |
| 18. | 8_12, 2012 г., РА, Кош-Агачский р-н, окр. с. Кокоря | 2085 м | Чуйская Степь; обочина дороги |

Приложение 11. Характеристика морфологических признаков у *A. mongholicus*.

| № ЦП, h н. ур. м. | n | M | m | V, % | min | max | σ |
|----------------------|----|------|-----|------|------|-------|----------|
| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 |
| Длина побегов, см | | | | | | | |
| И_08, 200 | 9 | 82.6 | 7.0 | 25.3 | 45.0 | 102.0 | 20.9 |
| 8_04, 500 | 11 | 48.6 | 2.3 | 16.0 | 35.5 | 60.0 | 7.8 |
| 9_04, 500 | 10 | 54.2 | 4.5 | 26.5 | 38.5 | 73.0 | 14.3 |
| 2_05, 500 | 10 | 92.1 | 5.3 | 18.2 | 55.0 | 113.0 | 16.8 |
| 3_05, 500 | 10 | 66.6 | 2.4 | 11.4 | 54.5 | 78.0 | 7.6 |
| 4_05, 500 | 10 | 74.6 | 4.3 | 18.0 | 54.5 | 98.0 | 13.5 |
| 12_05, 500 | 10 | 54.3 | 4.7 | 27.3 | 33.0 | 79.0 | 14.8 |
| 14_05, 600 | 8 | 77.7 | 8.6 | 31.4 | 50.0 | 124.0 | 24.4 |
| 9_10, 600 | 12 | 71.7 | 3.0 | 14.6 | 54.0 | 89.0 | 10.5 |
| 0_05, 700 | 10 | 53.7 | 3.1 | 18.0 | 40.0 | 74.0 | 9.7 |
| 2_04, 900 | 15 | 72.9 | 2.4 | 12.6 | 58.5 | 89.0 | 9.2 |
| 6_04, 1100 | 13 | 65.8 | 3.7 | 20.1 | 46.0 | 93.0 | 13.3 |
| 5_03, 1600 | 11 | 80.6 | 2.7 | 11.2 | 62.0 | 92.0 | 9.0 |
| 8_03, 1700 | 9 | 42.7 | 2.4 | 16.8 | 35.0 | 54.5 | 7.2 |
| 2_07, 1900 | 9 | 40.7 | 2.1 | 15.6 | 31.0 | 49.0 | 6.3 |
| 2_03, 2000 | 11 | 36.6 | 1.6 | 14.9 | 25.0 | 45.0 | 5.5 |
| 8_12, 2100 | 15 | 41.6 | 2.3 | 21.6 | 30.0 | 59.0 | 9.0 |
| Диаметр каудекса, см | | | | | | | |
| И_08, 200 | 9 | 12.9 | 1.8 | 40.6 | 7.5 | 25.0 | 5.3 |
| 8_04, 500 | 11 | 10.2 | 1.1 | 35.7 | 5.0 | 16.0 | 3.6 |
| 9_04, 500 | 10 | 16.5 | 1.1 | 21.6 | 12.0 | 24.0 | 3.6 |
| 2_05, 500 | 10 | 14.0 | 1.1 | 25.4 | 10.0 | 21.0 | 3.5 |
| 3_05, 500 | 10 | 12.7 | 1.0 | 23.9 | 8.0 | 17.0 | 3.0 |
| 4_05, 500 | 10 | 18.4 | 2.1 | 35.4 | 5.0 | 26.0 | 6.5 |
| 12_05, 500 | 10 | 12.3 | 1.5 | 39.8 | 5.0 | 22.0 | 4.9 |
| 14_05, 600 | 8 | 11.4 | 2.0 | 48.9 | 5.0 | 21.0 | 5.6 |
| 2_04, 900 | 15 | 14.9 | 0.8 | 21.6 | 8.0 | 22.0 | 3.2 |
| 6_04, 1100 | 14 | 13.8 | 1.4 | 38.5 | 5.0 | 24.0 | 5.3 |
| 2_07, 1900 | 9 | 11.6 | 0.7 | 19.4 | 7.0 | 15.0 | 2.2 |
| 2_03, 2000 | 11 | 25.2 | 3.2 | 42.6 | 11.0 | 44.0 | 10.7 |
| 8_12, 2100 | 15 | 24.4 | 2.5 | 40.1 | 11.0 | 48.0 | 9.8 |
| Длина листочков, см | | | | | | | |
| И_08, 200 | 9 | 2.0 | 0.1 | 8.5 | 1.6 | 2.2 | 0.2 |
| 8_04, 500 | 15 | 2.2 | 0.1 | 18.8 | 1.7 | 2.9 | 0.4 |
| 9_04, 500 | 10 | 1.9 | 0.1 | 23.7 | 1.0 | 2.4 | 0.4 |
| 2_05, 500 | 10 | 2.6 | 0.1 | 12.9 | 1.9 | 3.0 | 0.3 |
| 3_05, 500 | 15 | 2.3 | 0.1 | 11.4 | 1.7 | 2.7 | 0.3 |
| 4_05, 500 | 10 | 2.1 | 0.1 | 12.9 | 1.7 | 2.6 | 0.3 |
| 12_05, 500 | 10 | 2.4 | 0.1 | 19.4 | 1.8 | 3.3 | 0.5 |
| 14_05, 600 | 8 | 2.8 | 0.2 | 15.8 | 2.2 | 3.4 | 0.4 |

Продолжение прил. 11

| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 |
|----------------------|----|-----|-----|------|-----|-----|-----|
| 9_10, 600 | 12 | 1.9 | 0.1 | 12.5 | 1.6 | 2.3 | 0.2 |
| 0_05, 700 | 10 | 1.7 | 0.1 | 21.4 | 1.2 | 2.1 | 0.4 |
| 2_04, 900 | 15 | 2.0 | 0.1 | 19.8 | 1.4 | 2.6 | 0.4 |
| 6_04, 1100 | 14 | 1.6 | 0.1 | 18.5 | 1.0 | 2.1 | 0.3 |
| 5_03, 1600 | 10 | 2.7 | 0.2 | 24.9 | 2.0 | 4.3 | 0.7 |
| 8_03, 1700 | 9 | 1.6 | 0.1 | 14.3 | 1.4 | 2.0 | 0.2 |
| 2_07, 1900 | 9 | 1.3 | 0.1 | 19.9 | 1.1 | 1.9 | 0.3 |
| 2_03, 2000 | 33 | 1.6 | 0.1 | 20.5 | 1.1 | 2.2 | 0.3 |
| 8_12, 2100 | 15 | 1.5 | 0.1 | 27.1 | 0.6 | 2.1 | 0.4 |
| Ширина листочков, см | | | | | | | |
| И_08, 200 | 9 | 0.8 | 0.0 | 12.0 | 0.7 | 1.0 | 0.1 |
| 8_04, 500 | 15 | 0.9 | 0.0 | 17.6 | 0.7 | 1.2 | 0.2 |
| 9_04, 500 | 10 | 1.0 | 0.1 | 26.1 | 0.7 | 1.4 | 0.3 |
| 2_05, 500 | 10 | 1.1 | 0.1 | 19.7 | 0.8 | 1.5 | 0.2 |
| 3_05, 500 | 15 | 1.0 | 0.0 | 13.5 | 0.7 | 1.2 | 0.1 |
| 4_05, 500 | 10 | 0.8 | 0.1 | 23.9 | 0.6 | 1.2 | 0.2 |
| 12_05, 500 | 10 | 0.9 | 0.0 | 13.9 | 0.7 | 1.0 | 0.1 |
| 14_05, 600 | 8 | 1.0 | 0.0 | 12.6 | 0.8 | 1.2 | 0.1 |
| 9_10, 600 | 12 | 0.7 | 0.0 | 18.5 | 0.4 | 0.9 | 0.1 |
| 0_05, 700 | 10 | 0.7 | 0.1 | 29.3 | 0.4 | 1.0 | 0.2 |
| 2_04, 900 | 15 | 0.8 | 0.0 | 21.6 | 0.6 | 1.2 | 0.2 |
| 6_04, 1100 | 14 | 0.7 | 0.0 | 20.4 | 0.5 | 0.9 | 0.1 |
| 5_03, 1600 | 10 | 0.8 | 0.0 | 20.1 | 0.5 | 1.0 | 0.2 |
| 8_03, 1700 | 9 | 0.7 | 0.0 | 15.5 | 0.5 | 0.8 | 0.1 |
| 2_07, 1900 | 9 | 0.8 | 0.0 | 15.9 | 0.7 | 1.1 | 0.1 |
| 2_03, 2000 | 33 | 0.8 | 0.0 | 16.2 | 0.6 | 1.2 | 0.1 |
| 8_12, 2100 | 15 | 0.9 | 0.1 | 22.9 | 0.5 | 1.1 | 0.2 |
| Длина соцветий, см | | | | | | | |
| И_08, 200 | 9 | 3.9 | 0.4 | 32.2 | 2.0 | 6.0 | 1.3 |
| 8_04, 500 | 15 | 2.2 | 0.2 | 35.7 | 0.6 | 3.5 | 0.8 |
| 9_04, 500 | 10 | 2.0 | 0.3 | 50.6 | 1.1 | 4.5 | 1.0 |
| 2_05, 500 | 10 | 2.9 | 0.4 | 45.6 | 1.5 | 5.0 | 1.3 |
| 3_05, 500 | 15 | 1.6 | 0.2 | 45.3 | 0.5 | 3.0 | 0.7 |
| 4_05, 500 | 10 | 1.7 | 0.3 | 53.1 | 0.5 | 3.0 | 0.9 |
| 9_10, 600 | 12 | 5.5 | 0.6 | 39.1 | 1.7 | 9.5 | 2.2 |
| 0_05, 700 | 10 | 4.1 | 0.5 | 41.3 | 2.0 | 7.0 | 1.7 |
| 2_04, 900 | 15 | 2.9 | 0.3 | 39.5 | 1.5 | 5.5 | 1.2 |
| 6_04, 1100 | 14 | 4.6 | 0.5 | 37.2 | 1.5 | 7.0 | 1.7 |
| 5_03, 1600 | 10 | 1.1 | 0.1 | 41.1 | 0.5 | 2.0 | 0.5 |
| 8_03, 1700 | 9 | 2.1 | 0.4 | 51.3 | 1.0 | 4.0 | 1.1 |
| 2_07, 1900 | 9 | 6.3 | 0.6 | 28.9 | 3.5 | 9.0 | 1.8 |
| 2_03, 2000 | 32 | 3.8 | 0.3 | 43.2 | 1.0 | 8.0 | 1.6 |

Продолжение прил. 11

| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 |
|-----------------------|----|------|-----|------|------|------|-----|
| 8_12, 2100 | 15 | 3.4 | 0.3 | 39.0 | 1.5 | 6.0 | 1.3 |
| Ширина соцветий, см | | | | | | | |
| 8_04, 500 | 15 | 2.1 | 0.1 | 22.6 | 1.2 | 2.8 | 0.5 |
| 9_04, 500 | 10 | 2.3 | 0.1 | 12.3 | 2.0 | 2.8 | 0.3 |
| 2_05, 500 | 10 | 2.3 | 0.2 | 25.3 | 1.5 | 3.0 | 0.6 |
| 3_05, 500 | 15 | 3.2 | 0.1 | 10.8 | 2.3 | 3.5 | 0.3 |
| 4_05, 500 | 10 | 3.2 | 0.1 | 8.8 | 2.7 | 3.6 | 0.3 |
| 12_05, 500 | 9 | 2.6 | 0.1 | 16.5 | 2 | 3.4 | 0.4 |
| 9_10, 600 | 3 | 2.7 | 0.7 | 42.1 | 1.4 | 3.5 | 1.1 |
| 0_05, 700 | 10 | 2.8 | 0.2 | 18.6 | 2.0 | 3.5 | 0.5 |
| 2_04, 900 | 15 | 2.0 | 0.1 | 27.2 | 1.1 | 3.1 | 0.5 |
| 6_04, 1100 | 14 | 2.3 | 0.1 | 16.3 | 1.8 | 3 | 0.4 |
| 5_03, 1600 | 11 | 1.7 | 0.1 | 23.7 | 1.2 | 2.5 | 0.4 |
| 8_03, 1700 | 8 | 1.7 | 0.1 | 15.7 | 1.5 | 2.2 | 0.3 |
| 2_07, 1900 | 12 | 1.8 | 0.3 | 53.5 | 1.0 | 3.5 | 1.0 |
| 2_03, 2000 | 30 | 2.7 | 0.1 | 25.4 | 1.9 | 4.2 | 0.7 |
| 8_12, 2100 | 15 | 2.4 | 0.2 | 24.0 | 1.2 | 3.5 | 0.6 |
| Число метамеров | | | | | | | |
| И_08, 200 | 9 | 29.0 | 1.3 | 13.9 | 23.0 | 34.0 | 4.0 |
| 8_04, 500 | 11 | 19.0 | 0.9 | 16.5 | 13.0 | 25.0 | 3.1 |
| 9_04, 500 | 10 | 21.5 | 0.9 | 13.0 | 18.0 | 25.0 | 2.8 |
| 2_05, 500 | 10 | 27.2 | 1.3 | 15.6 | 19.0 | 33.0 | 4.2 |
| 3_05, 500 | 10 | 21.8 | 0.9 | 12.8 | 17.0 | 28.0 | 2.8 |
| 4_05, 500 | 10 | 28.4 | 1.8 | 19.8 | 21.0 | 36.0 | 5.6 |
| 12_05, 500 | 10 | 21.0 | 1.0 | 15.2 | 15.0 | 25.0 | 3.2 |
| 14_05, 600 | 8 | 26.0 | 2.0 | 21.9 | 15.0 | 33.0 | 5.7 |
| 9_10, 600 | 12 | 18.3 | 0.6 | 10.7 | 15.0 | 21.0 | 2.0 |
| 2_04, 900 | 15 | 23.5 | 0.8 | 13.2 | 17.0 | 28.0 | 3.1 |
| 6_04, 1100 | 14 | 20.1 | 1.3 | 24.1 | 12.0 | 27.0 | 4.8 |
| 5_03, 1600 | 10 | 26.0 | 1.1 | 13.9 | 20.0 | 30.0 | 3.6 |
| 8_03, 1700 | 9 | 17.1 | 0.9 | 15.3 | 14.0 | 21.0 | 2.6 |
| 2_07, 1900 | 9 | 17.1 | 0.9 | 15.0 | 12.0 | 21.0 | 2.6 |
| 2_03, 2000 | 23 | 15.6 | 0.6 | 19.0 | 12.0 | 24.0 | 3.0 |
| 8_12, 2100 | 15 | 18.7 | 0.9 | 18.3 | 14.0 | 26.0 | 3.4 |
| Число боковых побегов | | | | | | | |
| И_08, 200 | 9 | 8.2 | 0.6 | 21.7 | 6.0 | 11.0 | 1.8 |
| 8_04, 500 | 11 | 7.5 | 0.6 | 26.4 | 4.0 | 11.0 | 2.0 |
| 9_04, 500 | 10 | 8.3 | 0.9 | 33.6 | 3.0 | 12.0 | 2.8 |
| 2_05, 500 | 10 | 4.2 | 1.0 | 78.4 | 0 | 9.0 | 3.3 |
| 3_05, 500 | 10 | 7.7 | 0.8 | 32.4 | 4.0 | 10.0 | 2.5 |
| 4_05, 500 | 10 | 9.5 | 1.0 | 33.0 | 3.0 | 14.0 | 3.1 |
| 12_05, 500 | 10 | 8.8 | 0.9 | 33.8 | 5.0 | 16.0 | 3.0 |

Продолжение прил. 11

| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 |
|----------------|----|------|-----|------|------|------|------|
| 14_05, 600 | 8 | 5.5 | 0.7 | 36.4 | 3.0 | 8.0 | 2.0 |
| 9_10, 600 | 12 | 7.2 | 0.5 | 26.5 | 4.0 | 10.0 | 1.9 |
| 0_05, 700 | 10 | 6.5 | 0.6 | 30.1 | 4.0 | 9.0 | 2.0 |
| 2_04, 900 | 15 | 6.9 | 0.6 | 33.4 | 2.0 | 11.0 | 2.3 |
| 6_04, 1100 | 14 | 7.1 | 0.7 | 35.7 | 2.0 | 11.0 | 2.5 |
| 5_03, 1600 | 10 | 8.1 | 1.1 | 44.9 | 1.0 | 14.0 | 3.6 |
| 2_07, 1900 | 9 | 5.2 | 0.6 | 32.9 | 3.0 | 9.0 | 1.7 |
| 2_03, 2000 | 25 | 6.0 | 0.7 | 54.4 | 1.0 | 14.0 | 3.3 |
| 8_12, 2100 | 15 | 7.5 | 0.7 | 37.8 | 4.0 | 13.0 | 2.8 |
| Число листьев | | | | | | | |
| И_08, 200 | 9 | 25.4 | 1.6 | 19.3 | 18.0 | 31.0 | 4.9 |
| 8_04, 500 | 11 | 15.8 | 0.6 | 11.9 | 12.0 | 18.0 | 1.9 |
| 9_04, 500 | 10 | 17.9 | 0.8 | 14.0 | 13.0 | 21.0 | 2.5 |
| 2_05, 500 | 10 | 20.6 | 1.1 | 17.2 | 17.0 | 27.0 | 3.5 |
| 3_05, 500 | 10 | 17.7 | 0.6 | 10.7 | 15.0 | 21.0 | 1.9 |
| 4_05, 500 | 10 | 22.7 | 1.5 | 20.8 | 18.0 | 32.0 | 4.7 |
| 12_05, 500 | 10 | 13.8 | 1.3 | 28.7 | 9.0 | 20.0 | 4.0 |
| 14_05, 600 | 8 | 18.5 | 2.1 | 32.4 | 5.0 | 24.0 | 6.0 |
| 9_10, 600 | 12 | 15.2 | 0.6 | 14.6 | 10.0 | 18.0 | 2.2 |
| 0_05, 700 | 10 | 10.4 | 0.9 | 28.0 | 8.0 | 16.0 | 2.9 |
| 2_04, 900 | 15 | 18.4 | 1.1 | 23.2 | 8.0 | 24.0 | 4.3 |
| 6_04, 1100 | 14 | 18.6 | 1.3 | 25.7 | 11.0 | 27.0 | 4.8 |
| 5_03, 1600 | 10 | 44.3 | 5.9 | 42.3 | 22.0 | 72.0 | 18.7 |
| 8_03, 1700 | 9 | 23.0 | 2.5 | 33.3 | 12.0 | 32.0 | 7.6 |
| 2_07, 1900 | 9 | 17.7 | 0.9 | 16.0 | 13.0 | 23.0 | 2.8 |
| 2_03, 2000 | 23 | 31.3 | 2.7 | 41.3 | 16.0 | 60.0 | 13.0 |
| 8_12, 2100 | 15 | 20.3 | 0.9 | 17.0 | 16.0 | 27.0 | 3.5 |
| Число соцветий | | | | | | | |
| И_08, 200 | 9 | 10.9 | 0.9 | 25.3 | 6.0 | 15.0 | 2.8 |
| 8_04, 500 | 13 | 5.0 | 0.5 | 34.6 | 1.0 | 8.0 | 1.7 |
| 9_04, 500 | 10 | 12.5 | 3.0 | 76.3 | 3.0 | 33.0 | 9.5 |
| 2_05, 500 | 10 | 11.8 | 0.8 | 20.7 | 6.0 | 15.0 | 2.4 |
| 3_05, 500 | 10 | 8.1 | 0.5 | 20.5 | 5.0 | 11.0 | 1.7 |
| 4_05, 500 | 10 | 14.3 | 1.3 | 28.4 | 9.0 | 24.0 | 4.1 |
| 12_05, 500 | 10 | 7.7 | 1.2 | 49.8 | 1.0 | 15.0 | 3.8 |
| 14_05, 600 | 8 | 9.4 | 1.8 | 52.9 | 2.0 | 17.0 | 5.0 |
| 9_10, 600 | 12 | 4.2 | 0.3 | 22.5 | 3.0 | 5.0 | 0.9 |
| 0_05, 700 | 10 | 3.1 | 0.3 | 32.1 | 2.0 | 5.0 | 1.0 |
| 2_04, 900 | 15 | 8.2 | 0.7 | 35.2 | 3.0 | 15.0 | 2.9 |
| 6_04, 1100 | 13 | 13.3 | 2.6 | 70.9 | 5.0 | 38.0 | 9.4 |
| 5_03, 1600 | 10 | 6.9 | 0.9 | 40.1 | 3.0 | 12.0 | 2.8 |
| 8_03, 1700 | 9 | 3.4 | 0.5 | 46.2 | 1.0 | 7.0 | 1.6 |

| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 |
|------------------------------------|----|------|-----|-------|-----|------|------|
| 2_07, 1900 | 9 | 4.0 | 0.8 | 58.6 | 1.0 | 9.0 | 2.3 |
| 2_03, 2000 | 33 | 4.6 | 0.3 | 39.9 | 1.0 | 9.0 | 1.9 |
| 8_12, 2100 | 15 | 7.5 | 0.7 | 38.5 | 4.0 | 13.0 | 2.9 |
| Число цветков в соцветиях | | | | | | | |
| И_08, 200 | 9 | 10.0 | 1.4 | 43.3 | 5.0 | 19.0 | 4.3 |
| 8_04, 500 | 15 | 10.6 | 0.8 | 29.4 | 5.0 | 14.0 | 3.1 |
| 9_04, 500 | 10 | 14.6 | 0.9 | 20.0 | 8 | 19.0 | 2.9 |
| 2_05, 500 | 10 | 13.6 | 1.7 | 40.5 | 6.0 | 23.0 | 5.5 |
| 3_05, 500 | 15 | 10.1 | 0.9 | 36.5 | 4.0 | 14.0 | 3.7 |
| 4_05, 500 | 10 | 12.8 | 1.2 | 30.5 | 6.0 | 20.0 | 3.9 |
| 12_05, 500 | 10 | 6.7 | 1.1 | 50.8 | 3.0 | 14.0 | 3.4 |
| 14_05, 600 | 8 | 5.5 | 1.1 | 55.8 | 2.0 | 9.0 | 3.1 |
| 9_10, 600 | 12 | 17.3 | 1.6 | 32.1 | 7.0 | 24.0 | 5.5 |
| 0_05, 700 | 10 | 10.7 | 0.9 | 27.9 | 6.0 | 14.0 | 3.0 |
| 2_04, 900 | 15 | 10.0 | 0.9 | 34.0 | 5.0 | 16.0 | 3.4 |
| 5_03, 1600 | 10 | 4.9 | 0.8 | 52.2 | 2.0 | 10.0 | 2.6 |
| 2_03, 2000 | 28 | 12.5 | 0.7 | 31.1 | 6.0 | 19.0 | 3.9 |
| 8_12, 2100 | 7 | 9.4 | 2.1 | 58.4 | 2.0 | 17.0 | 5.5 |
| Число генеративных побегов в особи | | | | | | | |
| И_08, 200 | 9 | 21.9 | 5.4 | 74.3 | 2.0 | 56.0 | 16.3 |
| 8_04, 500 | 11 | 3.5 | 0.3 | 32.7 | 2.0 | 6.0 | 1.1 |
| 9_04, 500 | 10 | 11.8 | 3.2 | 84.7 | 5.0 | 37.0 | 10.0 |
| 2_05, 500 | 10 | 5.3 | 0.7 | 39.8 | 3.0 | 9.0 | 2.1 |
| 3_05, 500 | 10 | 4.8 | 0.2 | 16.4 | 4.0 | 6.0 | 0.8 |
| 4_05, 500 | 10 | 6.6 | 1.1 | 54.5 | 3.0 | 15.0 | 3.6 |
| 12_05, 500 | 10 | 16.0 | 3.7 | 73.5 | 1.0 | 39.0 | 11.8 |
| 14_05, 600 | 8 | 7.8 | 2.2 | 80.4 | 3.0 | 18.0 | 6.2 |
| 2_04, 900 | 15 | 6.1 | 0.7 | 43.4 | 4.0 | 12.0 | 2.6 |
| 6_04, 1100 | 14 | 4.7 | 0.7 | 52.2 | 2.0 | 11.0 | 2.5 |
| 2_07, 1900 | 12 | 29.6 | 5.1 | 59.8 | 4.0 | 56.0 | 17.7 |
| 2_03, 2000 | 11 | 8.7 | 0.8 | 30.8 | 6.0 | 14.0 | 2.7 |
| 8_12, 2100 | 15 | 20.1 | 2.8 | 54.2 | 4.0 | 38.0 | 10.9 |
| Число вегетативных побегов в особи | | | | | | | |
| И_08, 200 | 9 | 3.1 | 0.8 | 74.4 | 1.0 | 6.0 | 2.3 |
| 8_04, 500 | 11 | 1.0 | 0.0 | 0 | 1.0 | 1.0 | 0 |
| 9_04, 500 | 10 | 1.2 | 0.1 | 35.1 | 1.0 | 2.0 | 0.4 |
| 2_05, 500 | 10 | 1.0 | 0.0 | 0.0 | 1.0 | 1.0 | 0 |
| 3_05, 500 | 10 | 1.1 | 0.1 | 28.7 | 1.0 | 2.0 | 0.3 |
| 4_05, 500 | 10 | 2.1 | 1.1 | 165.6 | 1.0 | 12.0 | 3.5 |
| 12_05, 500 | 10 | 1.3 | 0.2 | 51.9 | 1.0 | 3.0 | 0.7 |
| 14_05, 600 | 8 | 1.1 | 0.1 | 31.4 | 1.0 | 2.0 | 0.4 |
| 2_04, 900 | 15 | 1.1 | 0.1 | 24.2 | 1.0 | 2.0 | 0.3 |

Продолжение прил. 11

| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 |
|---|----|------|-----|-------|-----|------|------|
| 6_04, 1100 | 14 | 1.1 | 0.1 | 24.9 | 1.0 | 2.0 | 0.3 |
| 2_07, 1900 | 12 | 5.3 | 1.0 | 68.0 | 1.0 | 12.0 | 3.6 |
| 2_03, 2000 | 11 | 13.5 | 1.7 | 42.1 | 6.0 | 23.0 | 5.7 |
| 8_12, 2100 | 15 | 5.0 | 1.3 | 103.1 | 1.0 | 17.0 | 5.2 |
| Соотношение числа генеративных и вегетативных побегов в растениях | | | | | | | |
| И_08, 200 | 9 | 16.4 | 6.4 | 117.0 | 0.4 | 56.0 | 19.2 |
| 8_04, 500 | 11 | 3.5 | 0.3 | 32.7 | 2.0 | 6.0 | 1.1 |
| 9_04, 500 | 10 | 10.9 | 3.2 | 94.6 | 2.5 | 37.0 | 10.3 |
| 2_05, 500 | 10 | 5.3 | 0.7 | 39.8 | 3.0 | 9.0 | 2.1 |
| 3_05, 500 | 10 | 4.5 | 0.3 | 18.9 | 3.0 | 6.0 | 0.8 |
| 4_05, 500 | 10 | 5.7 | 1.2 | 66.8 | 0.8 | 15.0 | 3.8 |
| 12_05, 500 | 10 | 15.3 | 3.9 | 79.9 | 0.3 | 39.0 | 12.2 |
| 14_05, 600 | 8 | 7.6 | 2.3 | 84.8 | 1.5 | 18.0 | 6.4 |
| 2_04, 900 | 15 | 5.7 | 0.5 | 36.3 | 4.0 | 12.0 | 2.1 |
| 6_04, 1100 | 14 | 4.6 | 0.7 | 55.9 | 1.5 | 11.0 | 2.6 |
| 2_07, 1900 | 12 | 9.0 | 1.9 | 73.0 | 0.3 | 20.0 | 6.6 |
| 2_03, 2000 | 11 | 0.7 | 0.1 | 31.3 | 0.3 | 1.0 | 0.2 |
| 8_12, 2100 | 15 | 9.2 | 2.3 | 95.9 | 1.4 | 28.0 | 8.9 |

Приложение 12. Изменчивость морфологических признаков у *A. mongholicus* в различных эколого-географических условиях; признаки с отсутствием регрессии (рис. П12а-П12д) и с недостоверной регрессией (рис. П12е-П12к).

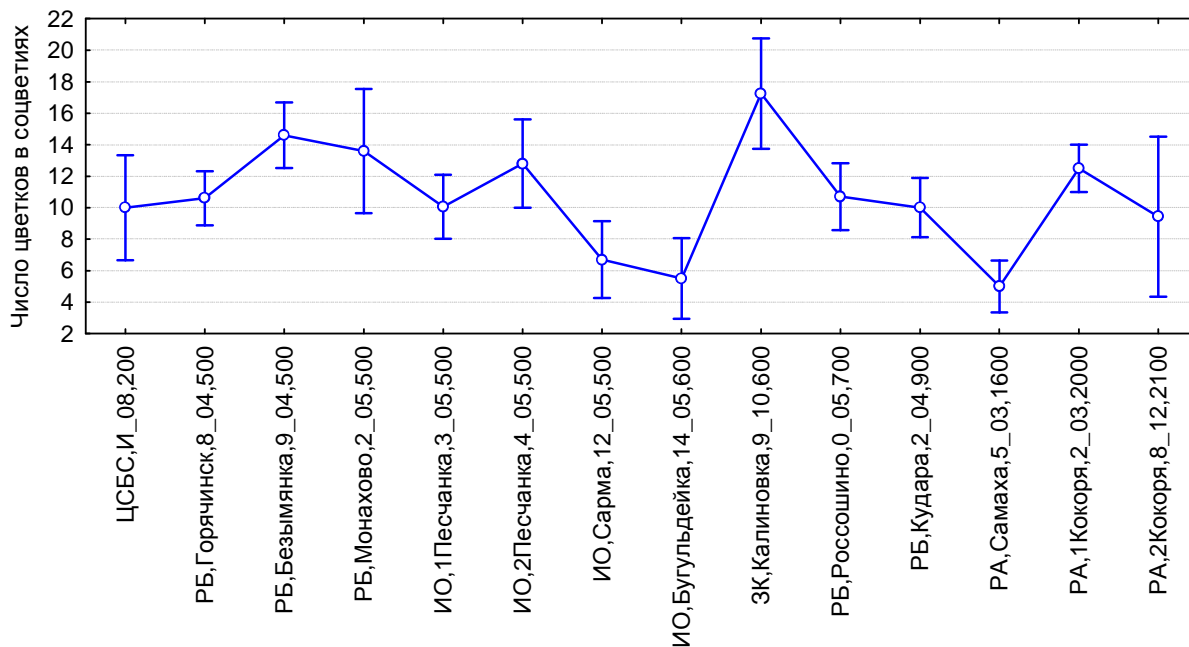


Рис. П12а) Число цветков в соцветиях у растений *A. mongholicus*

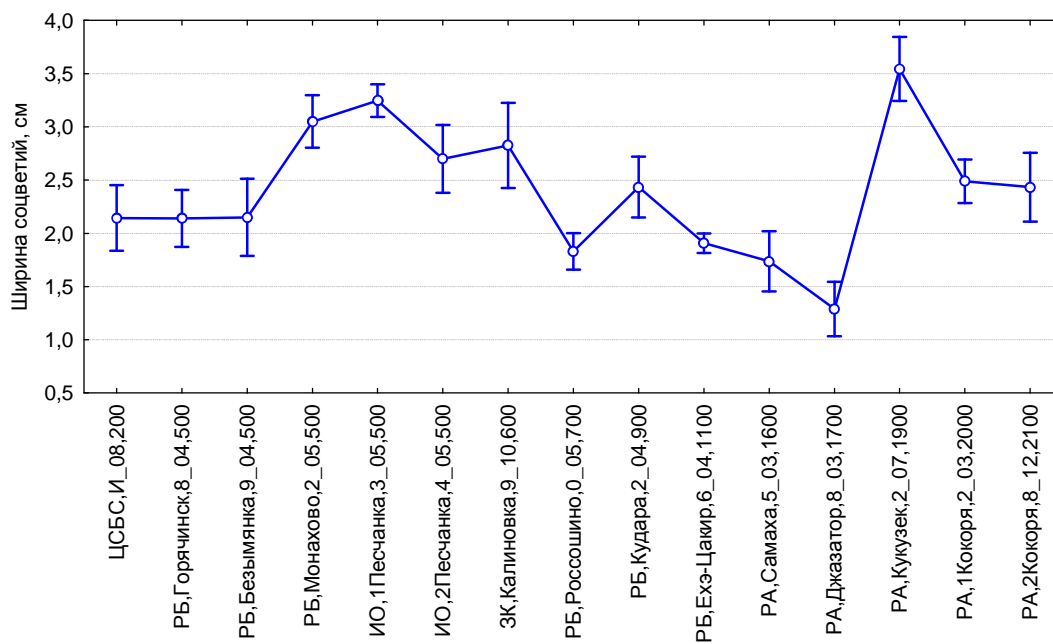
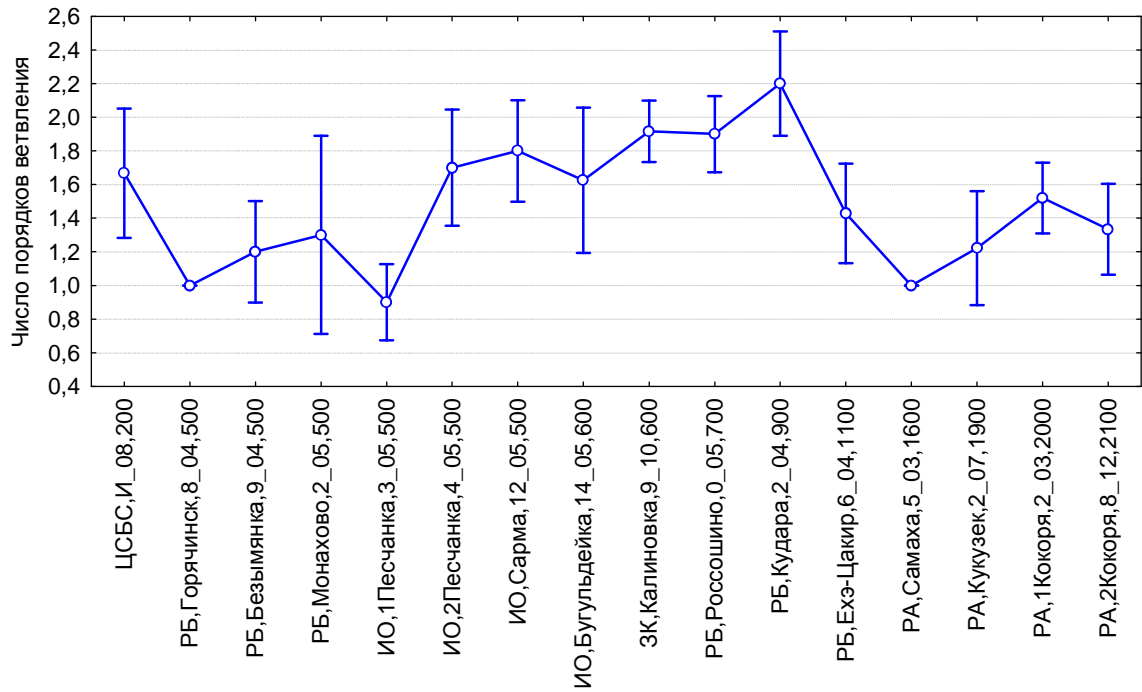
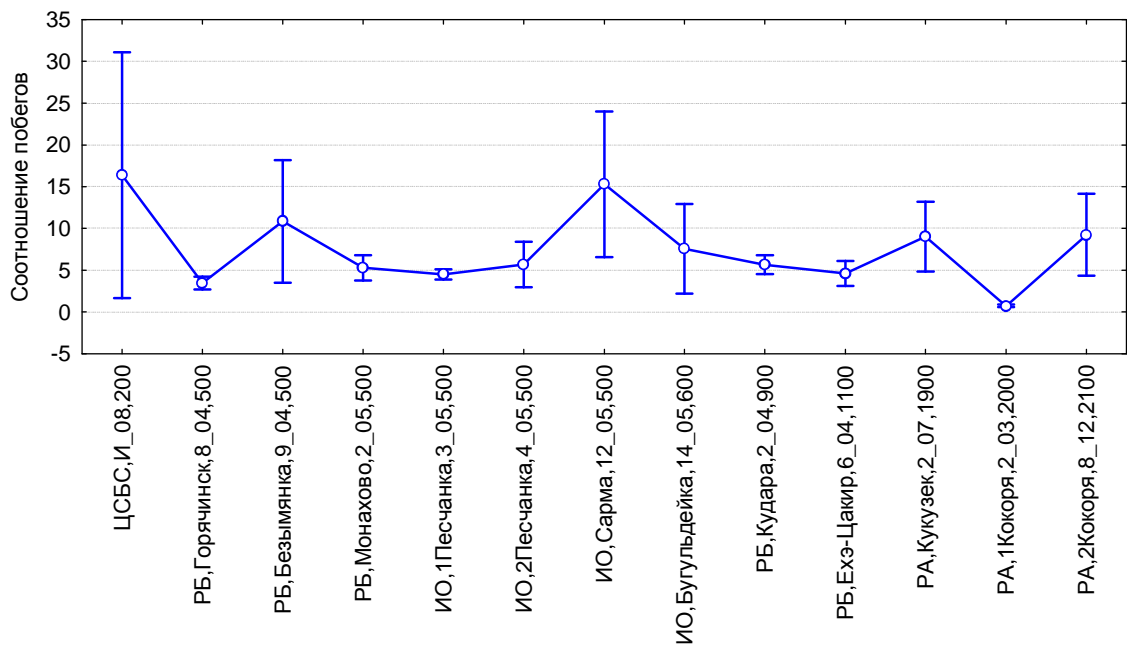
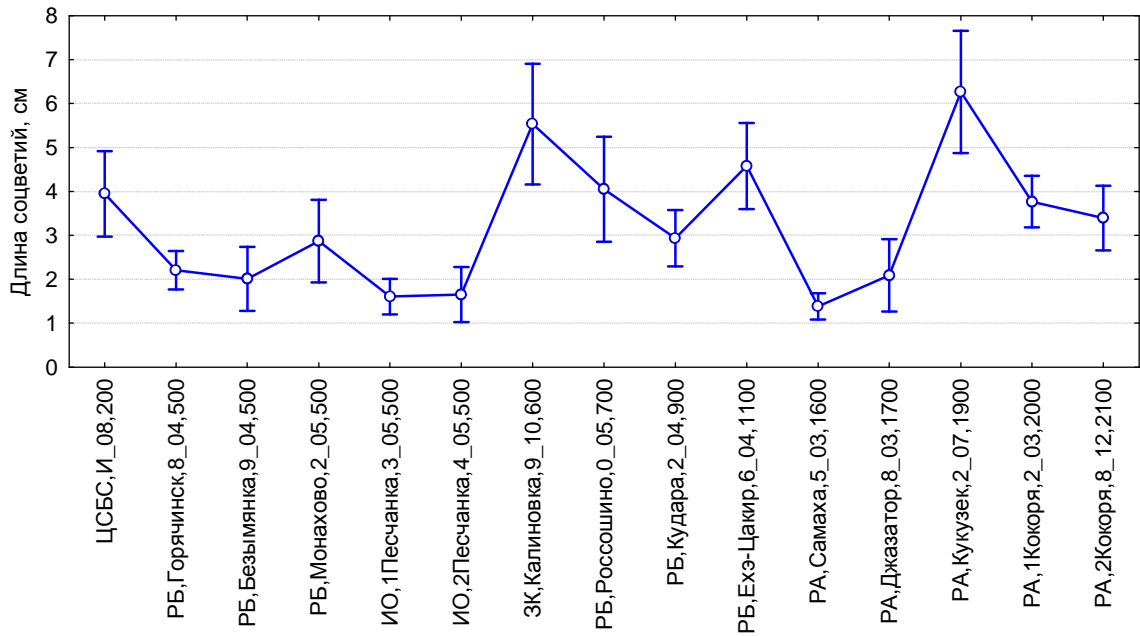
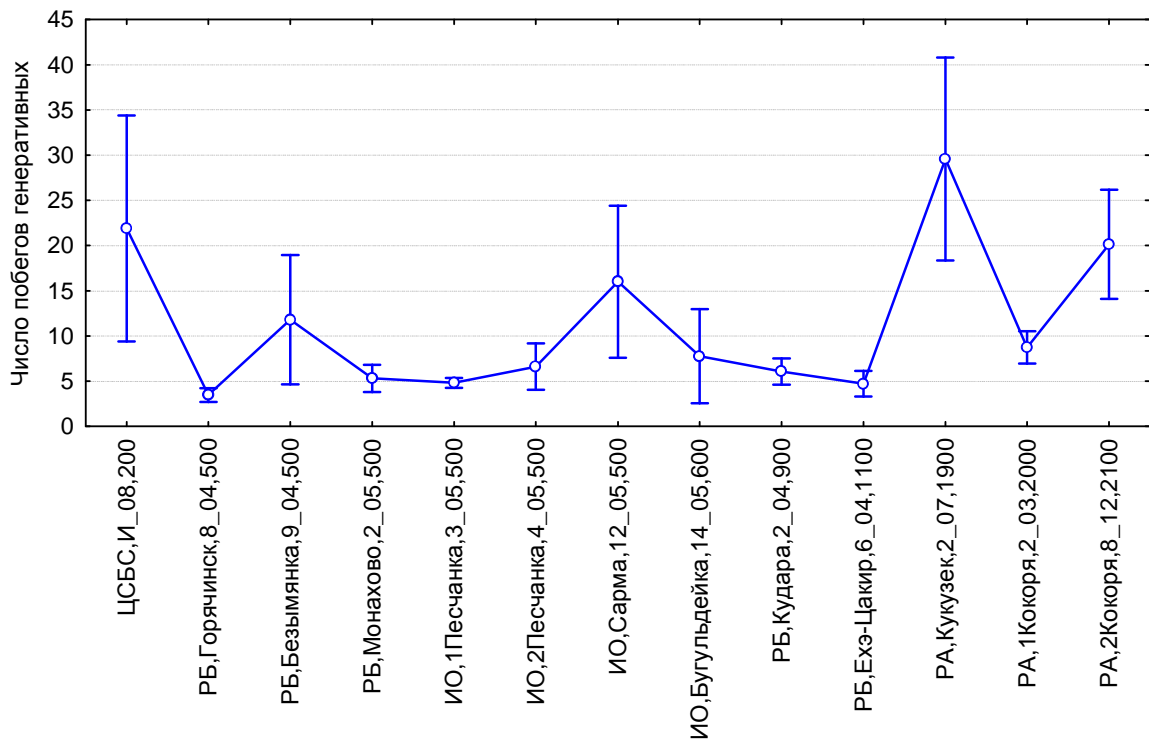
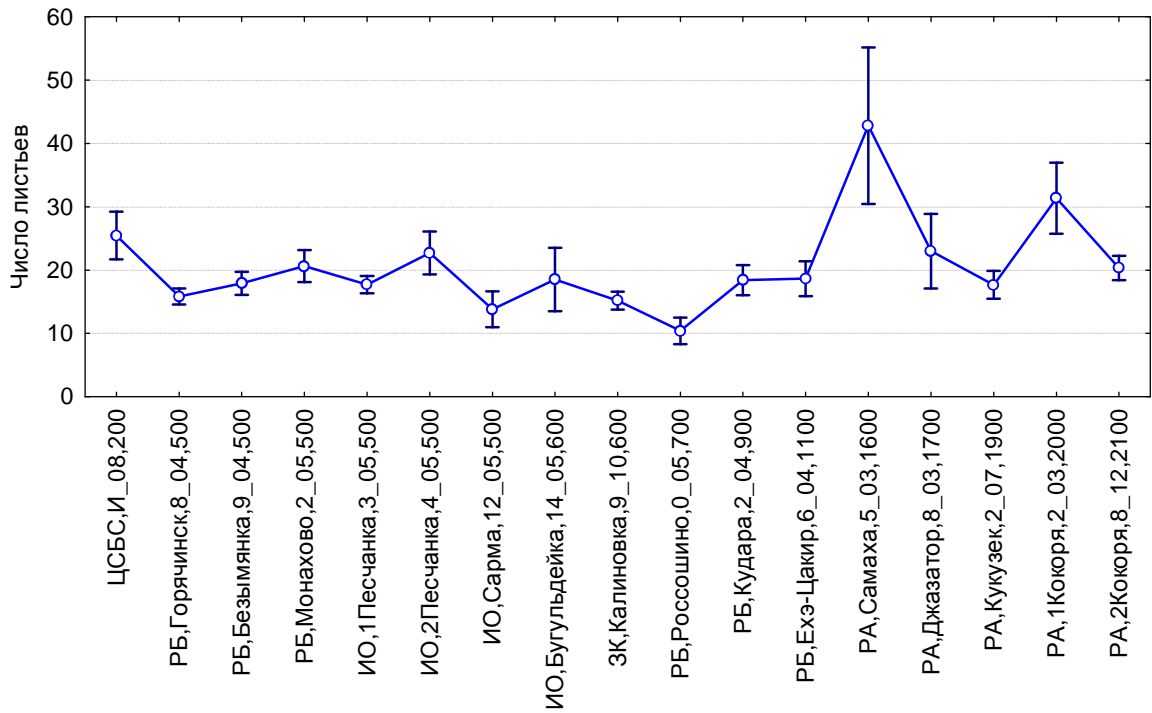
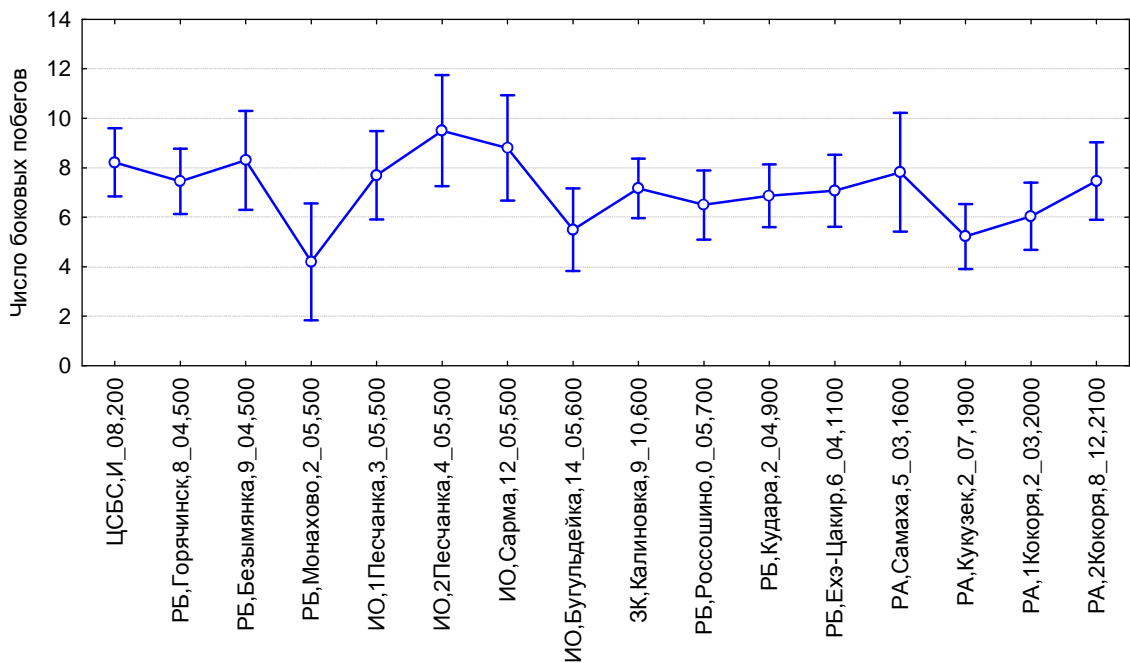


Рис. П12 б) Ширина соцветий (см) у растений *A. mongholicus*

Рис. П12 в) Число порядков ветвления осевых побегов у растений *A. mongholicus*Рис. П12 г) Соотношение числа генеративных и вегетативных побегов у растений *A. mongholicus*

Рис. П12 д) Длина соцветий (см) у растений *A. mongholicus*Рис. П12е) Число генеративных побегов у растений *A. mongholicus*

Продолжение прил. 12

Рис. П12ж) Число листьев у растений *A. mongholicus*Рис. П12з) Число боковых побегов на осевых побегах у растений *A. mongholicus*

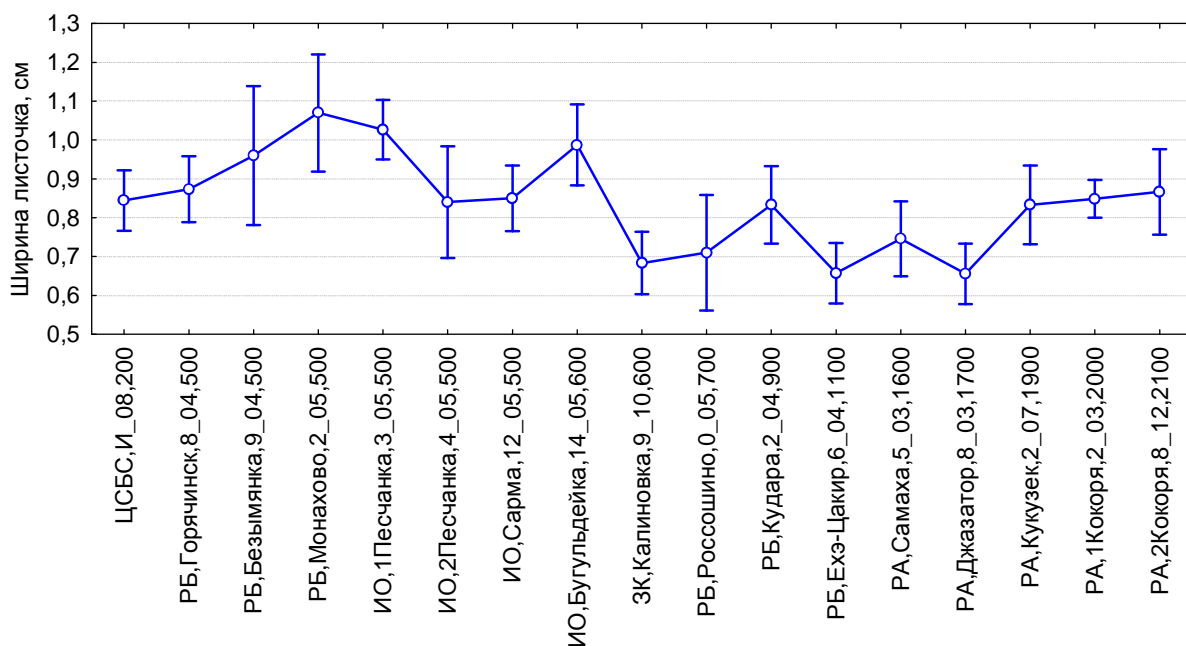
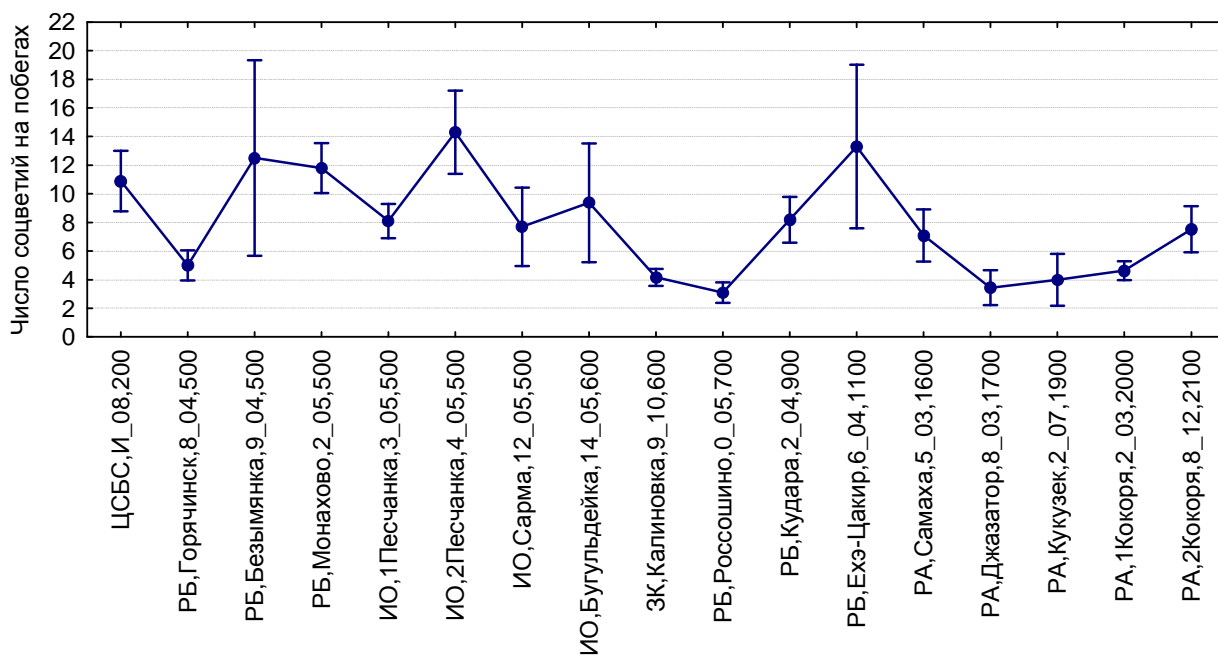
Рис. П12и) Ширина листочков (см) у растений *A. mongholicus*Рис. П12к) Число соцветий на осевых побегах растений *A. mongholicus*

Рис. П12. Изменение морфологических признаков у растений *Astragalus mongholicus* на разной абсолютной высоте. На оси ординат расположены средние значения признаков с доверительным интервалом (95%), на оси абсцисс – название местообитаний, номера популяций и высота н. ур. м. (м) (через запятую).