

ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОМЕТРИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ *GALEGA ORIENTALIS* LAM. В НЕКОТОРЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ ЕСТЕСТВЕННОГО И ВТОРИЧНОГО АРЕАЛА

© 2011 Ткачева Е.В., Виноградова Ю.К., Павлова И.В.

Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, г. Москва, ул. Ботаническая, 4;
gbsad@mail.ru

Поступила в редакцию 03.01.2011

Показано, что в процессе инвазии фенотип *G. orientalis* претерпел изменения и отличается от природного фенотипа. Инвазионный фенотип более «мощный», чем природный: увеличиваются общая биомасса надземных органов растения, длина соцветий, число цветков, плодов, а также семенная продуктивность. Отмечена тенденция увеличения некоторых морфометрических признаков при увеличении длительности процесса натурализации. Полученные данные указывают на повышение конкурентоспособности *G. orientalis* во вторичном ареале и поддерживают гипотезу EICA (Evolution of Increased Competitive Ability).

Ключевые слова: *Galega orientalis* Lam., семенная продуктивность, инвазивность, конкурентоспособность.

Введение

В настоящее время в Европейской части России насчитывается свыше 1 тыс. чужеродных видов растений. Исходя из важности и актуальности проблемы, в 2010 г. вышла в свет «Черная книга флоры Средней России», в которой впервые сделан ключевой обзор фитоинвазий, обобщены данные по биологическим особенностям наиболее злостных и широко распространенных инвазионных видов и динамике их расселения во вторичном ареале [Виноградова и др., 2010]. Козлятник восточный *Galega orientalis* приведен в «Черной книге» как потенциально инвазионный вид, поскольку в ряде регионов он проявляет тенденцию к активному расширению ареала, интенсивному возобновлению и внедрению в естественные и полустепенные местообитания.

Целью настоящей статьи является сравнительный анализ ряда морфометрических признаков *G. orientalis* в естественном и вторичном ареале. В

задачу входит также тестирование гипотезы EICA (Evolution of Increased Competitive Ability), постулирующей, что в группе чужеродных видов инвазионными становятся лишь те таксоны, которые способны к повышению конкурентоспособности во вторичном ареале [Blossey, Nötzold, 1995].

Материалы и методика

Galega orientalis относится к семейству Бобовые. Стебель ветвистый, высотой свыше 1 м. Прилистники широко яйцевидные. Листья непарноперистосложные, из 5–6 пар крупных яйцевидно продолговатых заостренных голых листочков. Цветки яркие, синевфиолетовые, собраны в соцветие кисть. Бобы повислые, длиной 25 мм и более. Естественный ареал – Кавказ, где козлятник доходит до верхнего горного пояса, произрастает по опушкам, на лесных полянах, в оврагах, по берегам ручьев [Гроссгейм, 1952]. Галега является сельскохозяйственной

культурой и, начиная с 1920-х гг., время от времени выращивалась в Средней России. В массе вид стали высевать на полях в 1980-е гг., а спустя десятилетие *G. orientalis* «сбежала» из культуры и расселилась во вторичном ареале по обочинам дорог, на месте заброшенных сельскохозяйственных угодий, изредка – на лесных опушках.

Объекты исследования – природная, культурная и дичающие популяции *G. orientalis*, обследованные нами в 2009–2010 гг. Исследуемые популяции имеют разную степень дичания, и для проведения сравнительного анализа им был присвоен балл натурализации (от 0 до 3 баллов). Балл «0» – недичающая (культивируемая) популяция, балл «1» – дичающая популяция практически не выходит за пределы заброшенного поля, балл «2» – растения отмечены на расстоянии до 50 м от края заброшенного поля и внедрились на антропогенно нарушенные территории, балл «3» – растения отмечены на расстоянии более 50 м от края заброшенного поля и внедрились в естественные ценозы. В статье использованы оригинальные данные авторов по одичавшим популяциям с территории Центральной России (за несколько вегетационных периодов) и естественной популяции с территории Карачаево-Черкесской Республики. Морфометрические показатели растений культурных популяций получены из неопубликованных первичных данных Смоленской опытной сельскохозяйственной станции.

В каждой популяции заложено по несколько (до 5) экспериментальных площадок размером 1 x 1 м, на которых подсчитывали число особей. Измеряли высоту генеративного побега, длину соцветия и число плодов на генеративном побеге. Число листьев подсчитывали на главном и боковых побегах.

Семенная продуктивность оценивалась по числу плодов на главном генеративном побеге. Ранее нами было показано, что эта величина адекватно

отражает общую семенную продуктивность [Ткачева, 2011]. Другими исследователями продемонстрировано также, что для широкого круга чужеродных видов семенная продуктивность – один из основных показателей инвазионного потенциала [Aniszewski et al., 2001; Галкина, Виноградова, 2008].

Полученные данные обработаны с применением программ PAST 1.97. Для оценки нормальности распределения использовали тест Шапиро-Уилка, для определения достоверности различия выборок использовали два параметрических теста: критерий Стьюдента и критерий Фишера; для данных, распределение которых не соответствовало нормальному, использовали непараметрические критерии Манн-Уитни и Колмогорова-Смирнова [Hammer et al., 2001].

Описание популяций

Популяция № 1. Естественная популяция, произрастающая на территории Карачаево-Черкессии в Тебердинском государственном заповеднике около тропы на г. Малая Хатипара на высоте около 2000 м. Размер популяции 4.5 x 5 м.

Популяция № 2. Культурная популяция, произраставшая в 2003 г. на экспериментальных полях Смоленской опытной с/х станции Кардымовского р-на, где проводили сортоиспытание и выявляли приспособленность сортов данного вида к почвенно-климатическим условиям Смоленской области. Размер популяции 30 x 500 м. Балл натурализации – 0.

Данные по морфометрическим признакам козлятника (2003 г.) обнаружены нами в неопубликованных архивных документах станции. К сожалению, мы смогли воспользоваться только данными по высоте растений, поскольку методика измерения других параметров в отчетах не приведена.

Популяция № 3. Одичавшая популяция (5 лет дичания). Произрастает на том же месте, что и

популяция № 2. После упразднения Смоленской опытной с/х станции все экспериментальные поля были брошены, и культивируемый на них козлятник одичал. Размер популяции 30 x 500 м. Балл натурализации – 1.

Популяция № 4. Одичавшая популяция (10 лет дичания) произрастает в Хиславичском р-не Смоленской обл. вдоль кромки поля, на сегодняшний день засеянного зерновыми. Ранее данные поля принадлежали колхозу «Большевик» и засеивались *G. orientalis*. Размер популяции 10 x 300 м. Балл натурализации – 2.

Популяция № 5. Одичавшая популяция (более 15 лет дичания) произрастает в Хиславичском р-не Смоленской обл. в 2.5 км от пос. Хиславичи на образовавшейся в результате лесного пожара опушке хвойного леса, заросшей к настоящему времени разнотравьем. Предполагается, что семена *G. orientalis* могли попасть сюда с близлежащих с/х полей, которые более 15 лет назад были засеяны данной культурой. Размер популяции 10 x 200 м. Балл натурализации – 3.

Результаты

Популяция № 1а (данные 2009 г.). Средняя высота растений 116.52 ± 2.04 см; амплитуда изменчивости признака 100–138 см; коэффициент вариации $CV = 8\%$; величина выборки $N = 25$ (рис. 1). Средняя длина соцветия 9.70 ± 0.67 см; амплитуда изменчивости 1–21 см; $CV = 49.1\%$, $N = 51$ (рис. 2). Среднее число листьев на побеге 8.36 ± 0.14 шт.; амплитуда изменчивости 7–9 шт., $CV = 7.9\%$, $N = 22$ (рис. 3). Среднее число бобов на генеративном побеге 11.96 ± 2.14 шт.; амплитуда изменчивости 0–82 шт., $CV = 123.9\%$, $N = 63$ (рис. 4).

Популяция № 1б (данные 2010 г.). Исследуемые морфометрические признаки изменились незначительно: средняя высота растений 105.81 ± 1.85 см; амплитуда изменчивости 78–124 см;

$CV = 10\%$, $N = 31$ (рис. 1). Средняя длина соцветия 9.61 ± 0.56 ; амплитуда изменчивости 0–20 см; $CV = 46.5\%$, $N = 63$ (рис. 2). Среднее число листьев на побеге 9.74 ± 0.20 шт.; амплитуда изменчивости 7–12 шт.; $CV = 11.5\%$, $N = 31$ (рис. 3). Среднее число бобов на генеративном побеге 7.87 ± 0.69 шт.; амплитуда изменчивости 0–22 шт.; $CV = 69.4\%$, $N = 48$ (рис. 4).

Популяция № 2. Средняя высота растений 49.35 ± 1.43 см.; амплитуда изменчивости 15–100 см; $CV = 39\%$, $N = 183$ (рис. 1).

Популяция № 3. Средняя высота растений 126.83 ± 2.03 см; амплитуда изменчивости 83–141 см; $CV = 9\%$, $N = 30$ (рис. 1). Средняя длина соцветия 19.5 ± 1.09 см; амплитуда изменчивости 7–31 см; $CV = 30.5\%$, $N = 30$ (рис. 2). Среднее число листьев на побеге 10.27 ± 0.46 шт.; амплитуда изменчивости 6–15 шт.; $CV = 24.7\%$, $N = 30$ (рис. 3). Среднее число бобов на генеративном побеге 28.57 ± 3.10 шт.; амплитуда изменчивости 6–65 шт.; $CV = 59.5\%$, $N = 30$ (рис. 4).

Популяция № 4. Средняя высота растений 118.12 ± 2.68 см; амплитуда изменчивости 34–160 см; $CV = 20\%$, $N = 81$ (рис. 1). Средняя длина соцветия 14.96 ± 1.08 см; амплитуда изменчивости 7–31 см; $CV = 64.8\%$, $N = 61$ (рис. 2). Среднее число листьев на побеге 10.27 ± 0.46 шт.; амплитуда изменчивости 6–15 шт.; $CV = 18.5\%$, $N = 81$ (рис. 3). Среднее число бобов на генеративном побеге 28.57 ± 3.10 шт.; амплитуда изменчивости 6–65 шт.; $CV = 39.4\%$, $N = 28$ (рис. 4).

Популяция № 5. Средняя высота растений 119.20 ± 1.70 см.; амплитуда изменчивости 95–142 см; $CV = 8\%$, $N = 30$ (рис. 1). Средняя длина соцветия 26.87 ± 1.45 см; амплитуда изменчивости 7–38 см; $CV = 29.6\%$, $N = 30$ (рис. 2). Среднее число листьев на побеге 11.90 ± 0.87 шт.; амплитуда изменчивости 5–28 шт.; $CV = 40.2\%$, $N = 30$ (рис. 3).

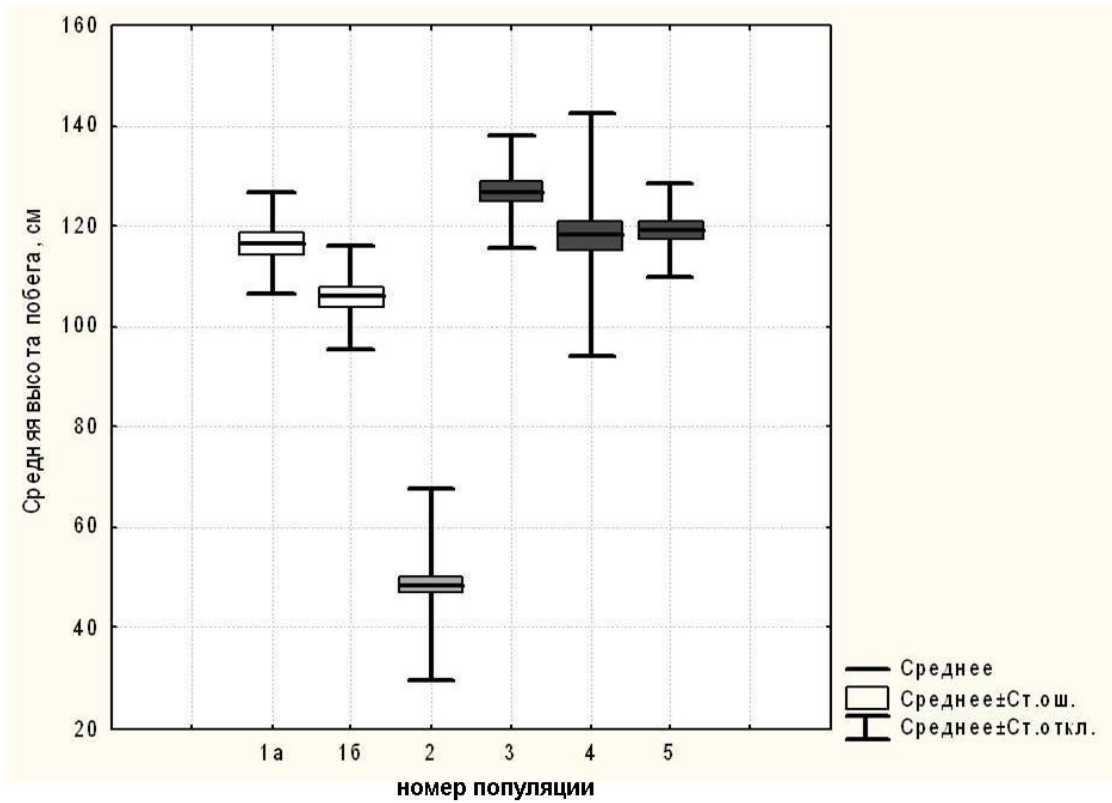


Рис. 1. Изменчивость высоты растений.

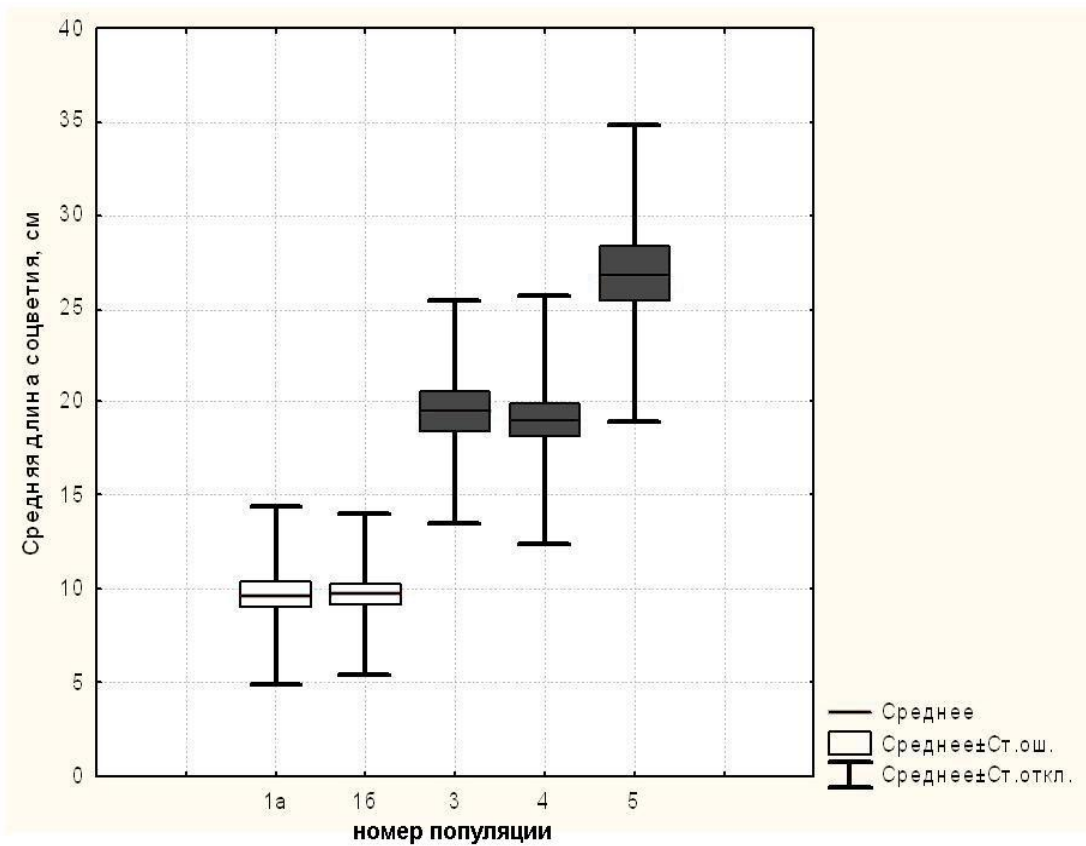


Рис. 2. Изменчивость длины соцветия.

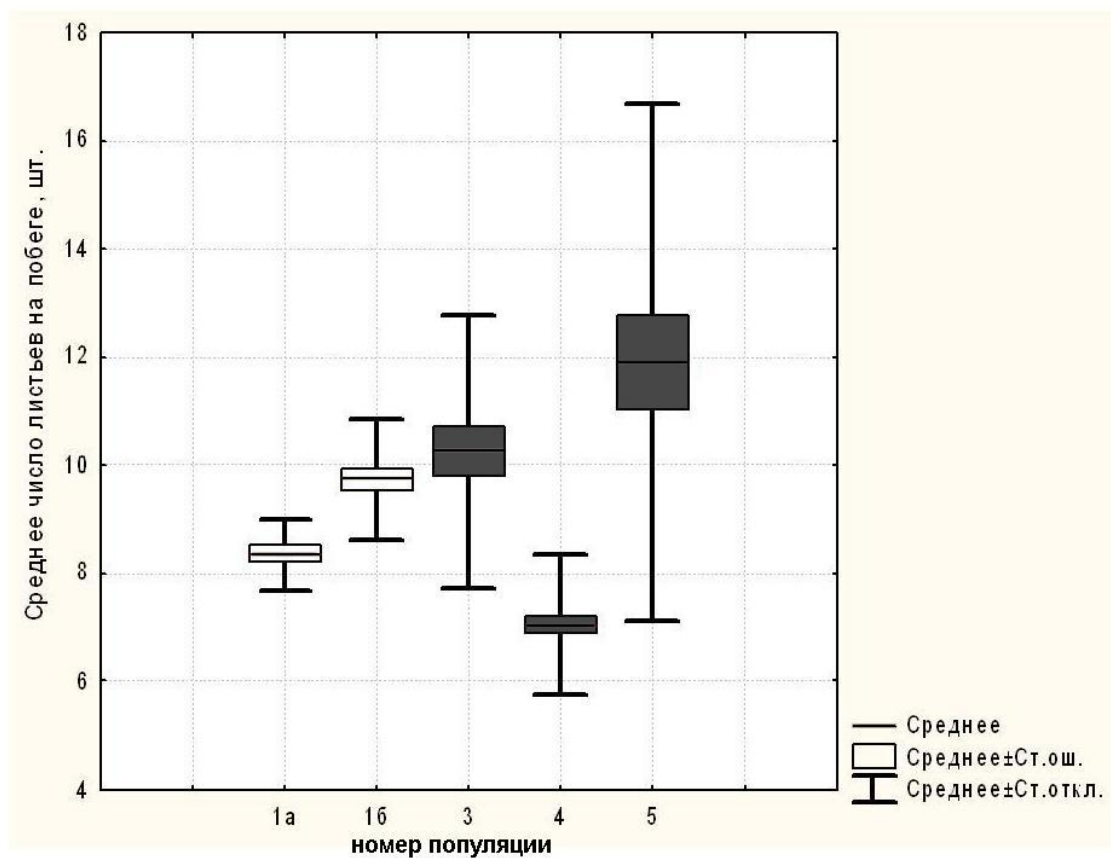


Рис. 3. Изменчивость числа листьев на побеге.

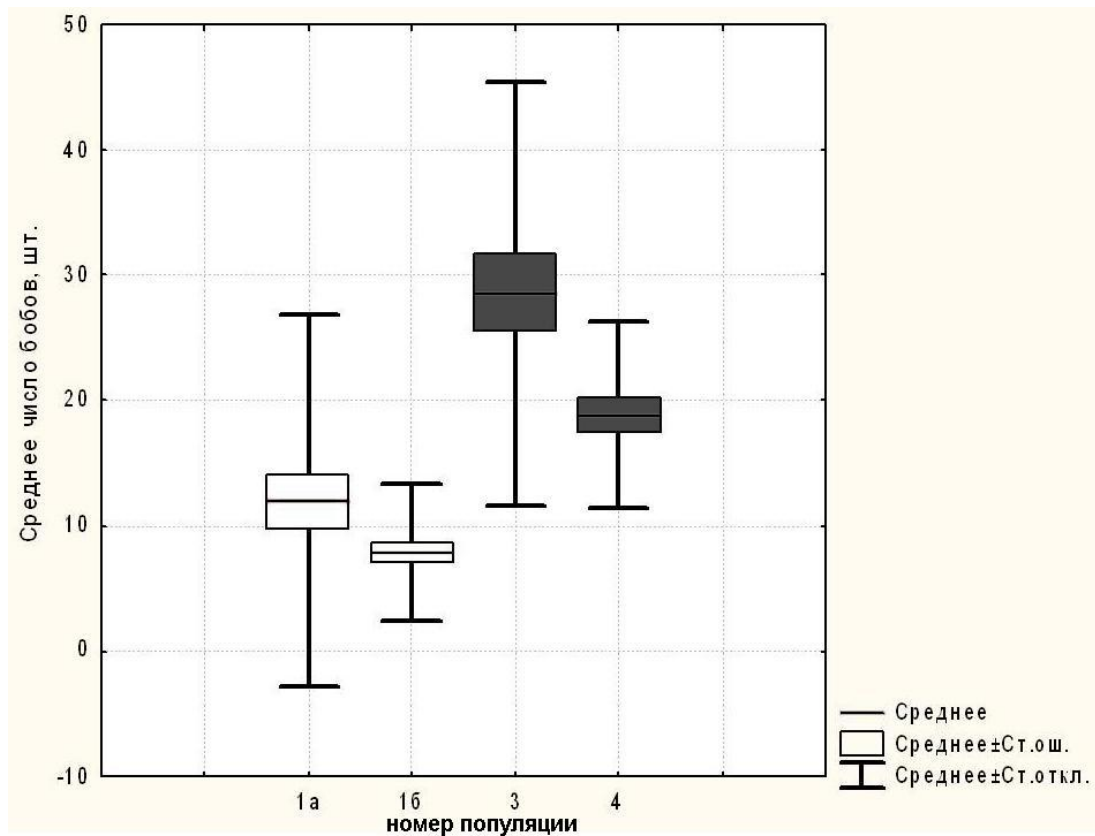


Рис. 4. Изменчивость числа бобов на генеративном побеге.

Обсуждение

Высота генеративных побегов растений из одичавших популяций достоверно больше, а из культурной популяции достоверно ($p < 0.01$) меньше, чем у растений в естественной популяции. Внутрипопуляционная изменчивость этого признака низкая [Мамаев, 1970].

Наименьшая высота растений наблюдается в культурной популяции (№ 2). Вероятно, это связано с целенаправленным отбором на Смоленской опытной станции именно невысоких сортообразцов для механизированного сбора семян. Растения из естественной популяции (№ 1) значительно выше, чем из культурной популяции. Высота растений в одичавших популяциях (№№ 3–5) незначительно, хотя и достоверно, превосходит таковую в естественной популяции (рис. 1).

Длина соцветия у растений из всех одичавших популяций достоверно больше ($p < 0.01$), чем из естественной (рис. 2). В популяциях, дичающих 5 лет, длина соцветия увеличилась в 2 раза, а в популяции, дичающей 15 лет, – в 3 раза. Таким образом, наблюдается тенденция увеличения длины соцветий при увеличении продолжительности процесса натурализации.

Внутрипопуляционная изменчивость этого признака высокая [Мамаев, 1970]. Анализ не показал значимых различий длины соцветий между изученными одичавшими популяциями.

Число листьев на генеративном побеге – наиболее изменчивый параметр, зависящий от погодных условий года, хотя по классификации С.А. Мамаева этот признак варьирует на среднем уровне [Мамаев, 1970]. Так, в 2009 г. число листьев у растений из одичавших популяций было достоверно ($p < 0.01$) меньше, чем в природной, а в 2010 г. наблюдалась обратная тенденция (рис. 3).

Число бобов на главном генеративном побеге для растений из одичавших популяций достоверно

больше, чем для растений из природной популяции (рис. 4). Уровень внутрипопуляционной изменчивости этого признака очень высокий [Мамаев, 1970].

У козлятника нами ранее выявлена прямая зависимость между числом плодов и числом семян, а также более низкая (в 2 раза) семенная продуктивность растений в культурной популяции по сравнению с растениями из той же самой популяции по прошествии трех лет дичания. Это указывает на тенденцию повышения семенной продуктивности *G. orientalis* в процессе натурализации [Ткачева, 2011].

Выводы

Особи из одичавших популяций *G. orientalis* являются более высокорослыми, чем растения из природной и культурной популяций. Помимо этого, растения из одичавших популяций имеют более длинные соцветия и большее число бобов по сравнению с растениями из природной популяции.

Таким образом, показано, что а) фенотип натурализовавшихся популяций отличается от фенотипа природной популяции; б) инвазионный фенотип более «мощный», чем природный, поскольку увеличивается общая биомасса надземных органов растения, длина соцветия, число цветков, плодов и семенная продуктивность. Эти данные подтверждают гипотезу ЕИСА, которая постулирует повышение конкурентоспособности чужеродных видов во вторичном ареале.

Благодарности

Авторы выражают искреннюю благодарность сотрудникам Смоленской опытной сельскохозяйственной станции за предоставленные данные по культурным популяциям козлятника восточного, а также рецензенту статьи за ценные замечания и дополнения.

Работа выполнена при поддержке Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Биоразнообразие и динамика генофондов».

Литература

Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Черная книга флоры Средней России. М.: ГЕОС, 2010. 512 с.

Галкина М.А., Виноградова Ю.К. Сравнительный анализ биоморфологических признаков *Conyza canadensis* и *C. bonariensis* – инвазионных видов флоры юга России // Биоразнообразие: проблемы и перспективы сохранения. Пенза, 2008. Ч. 1. С. 25–28.

Гроссгейм А.А. Rosaceae – Leguminosae // Флора Кавказа. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. Т. 5. 234 с.

Мамаев С.А. Закономерности внутривидовой изменчивости семейства *Pinaceae*

на Урале: Автореф. дис. д-ра биол. наук. Свердловск, 1970. 54 с.

Ткачева Е.В. Семенная продуктивность козлятника восточного в популяциях различной степени натурализации // В сб.: Материалы VII совещания по флоре Средней России. Курск, 2011.

Aniszewski T., Kupari M.H., Leinonen A.J. Seed Number, Seed Size and Seed Diversity in Washington *Lupin* (*Lupinus polyphyllus* Lindl.) // *Annals of Botany*. 2001. Vol. 87. P. 77–82.

Blossey B., Nötzold R. Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous species: a hypothesis // *J. Ecol.* 1995. Vol. 83. P. 887–889.

Hammer I.I., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis // *Palaeontologia Electronica*. 2001. Vol. 4. № 1. 9 p.

VARIABILITY OF MORPHOMETRICAL CHARACTERISTICS OF *GALEGA ORIENTALIS* LAM. IN SOME POPULATIONS OF NATURAL AND SECONDARY RANGES

© 2011 Tkacheva E.V., Vinogradova Yu.K., Pavlova I.V.

N.B. Tsytyn Main Botanical Gardens of the RAS, Moscow, Botanicheskaya str., 4
E-mail: gbsad@mail.ru

It is shown that in the invasion process *G. orientalis* phenotype has changed and differs from the natural one. Invasion phenotype is more “mighty”: total biomass of the top plant organs, the length of inflorescences, the number of flowers, and also seed productivity are increasing. A tendency to augmentation of some morphometrical features under increase in duration of naturalization process is marked. The data obtained point out an increase of competitive ability of *G. orientalis* in the secondary range and support the EICA hypothesis (Evolution of Increased Competitive Ability).

Key words: *Galega orientalis* Lam., seed productivity, invasivity, competitive ability.