

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Горный ботанический сад – обособленное подразделение
Дагестанского федерального исследовательского центра Российской академии наук

На правах рукописи



Гаджиатаев Магомед Габibuллаевич

**БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И ФИТОСОЗОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ
СОХРАНЕНИЯ РЕДКОГО ВИДА *NITRARIA SCHOVERI* L. В ДАГЕСТАНЕ**

1.5.9. Ботаника (биологические науки)

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель: доктор биологических наук,
профессор Асадулаев Загирбег Магомедович

Махачкала - 2022

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3
ГЛАВА 1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	7
1.1 Основные подходы к изучению структуры изменчивости природных популяций древесных растений	7
1.2 Особенности изучения популяций редких видов растений на примере <i>N. schoberi</i>	10
1.3 Систематика, филогения и распространение рода <i>Nitraria</i>	15
1.4 Биологические особенности и практическая значимость растений <i>N. schoberi</i>	23
ГЛАВА 2 УСЛОВИЯ, МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ	29
2.1 Объекты и районы исследований	29
2.2 Методы исследований	33
ГЛАВА 3 СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ <i>N. SCHOBERI</i> В ДАГЕСТАНЕ	36
3.1 Изменчивость признаков вегетативных и генеративных органов	36
3.1.1 Внутрипопуляционная изменчивость признаков	36
3.1.2 Межпопуляционная изменчивость признаков	58
3.2 Биоморфологические особенности кустов и возрастной состав популяций	68
3.2.1 Внутрипопуляционная изменчивость признаков кустов	68
3.2.2 Межпопуляционная изменчивость признаков кустов	75
ГЛАВА 4 БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ <i>N. SCHOBERI</i> В УСЛОВИЯХ ДАГЕСТАНА	79
4.1 Анатомическое строение вегетативных органов	79
4.2 Размножение в природе и при интродукции	90
4.3 Конструкция кустов <i>N. schoberi</i> как важнейший элемент адаптации к условиям среды	96
ГЛАВА 5 ЭКОЛОГО-ФИТОЦЕНОТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И ПРИРОДООХРАННАЯ ЗНАЧИМОСТЬ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ С УЧАСТИЕМ <i>N. SCHOBERI</i> В ДАГЕСТАНЕ	104
5.1 Эколого-фитоценотическая характеристика сообществ	104
5.2 Природоохранная значимость растительных сообществ и ресурсный потенциал	114
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	122
СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ	124
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	125
ПРИЛОЖЕНИЯ	157

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы исследования. Проблема сохранения биологического разнообразия является одной из приоритетных направлений современной биологии, так как исчезновение любого вида является невосполнимой утратой. Особое внимание при этом обращается на детальное и всестороннее изучение природных популяций редких растений (Grant, 1981; Санников, Петрова, 2003). Одним из таких видов во флоре Дагестана является *Nitraria schoberi* L. (Красная..., 2020).

N. schoberi является, одним из ярких представителей древней пустынной флоры, чрезвычайно перспективным декоративным, пищевым, лекарственным и мелиоративным растением. Мелиоративность селитрянки Шобера особенно важно в связи с возрастающими проблемами глобального опустынивания и засоления, поскольку селитрянка рекордсмен по солеустойчивости среди древесных растений-галофитов (Suleiman et al., 2008).

В Дагестане в полупустынных условиях Западного Прикаспия, а также во Внутреннегорной части выявлено 10 локальных мест произрастания *N. schoberi* (Красная..., 2020). Одним из важнейших условий охраны этого вида является изучение биологических особенностей, определение причин сокращения ареала, устойчивости локальных популяций к воздействию изменяющихся факторов окружающей среды, так как популяционные исследования позволяют получить информацию, необходимую для разработки научно обоснованных рекомендаций (Драгавцев, 2005).

Информация о структуре дагестанских популяций *N. schoberi*, изменчивости различных признаков побегов, кустов, биологических особенностей, ресурсного и интродукционного потенциала растений, экологической приуроченности и природоохранной значимости сообществ в литературе отсутствует.

Степень разработанности темы. Изучению растений *N. schoberi* посвящено значительное количество работ: по систематике и географии (Комаров, 1908; Ильин, 1944; Бобров, 1965; Петров, 1972; Трифонова, 1981; Pan et al., 2003; Banaev, 2009), биологии и экологии (Лукьянович, 1939; Крупенников, 1948; Березовиков, 2008; Mojiri, Jalalian, 2011; Худяев, Банаев, 2012; Банаев, Томошевич, 2013; Железниченко и др., 2016), изучению химического состава и содержанию БАВ в плодах (Zhu et al., 2006; Zhang et al., 2010) и листьях (Zhou, Wu, 2006; Zhang et al., 2007; He et al., 2007; Банаев, Ямтыров, 2014; Воронкова и др., 2017; Шакаримова и др., 2017), полиноморфологии (Агабабян, Туманян, 1972), кариологии (Муратова и др., 2011; Banaev et al., 2018; Ак-Лама, 2018), молекулярным исследованиям (Temirbayeva, Zhang, 2015) и хозяйственному значению (Петров, 1964).

Однако до сих пор недостаточно изученными остаются вопросы последствий антропогенного воздействия на сообщества *N. schoberi* на территории Дагестана, нет работ по сравнительной характеристике различных аспектов ее популяционной структуры.

Цель исследований: изучение особенностей роста и развития *Nitraria schoberi* в естественных условиях и при интродукции, оценка современного состояния ее популяций и сообществ на территории Дагестана для разработки мероприятий по сохранению вида.

Для достижения поставленной цели определены следующие **задачи**:

1. Выявить места произрастания популяций, изучить внутривидовую и межвидовую изменчивость признаков побегов, плодов и кустов *N. schoberi* в Дагестане;
2. Изучить особенности размножения, роста и развития растений *N. schoberi* в природе и в условиях интродукции;
3. Выявить особенности онтогенеза растений, возрастного спектра популяций в разных эколого-ценотических условиях;
4. Определить факторы, влияющие на современное состояние популяций вида в Дагестане, в том числе биоморфологические признаки растений;
5. На основе геоботанического обследования сообществ с участием *N. schoberi* в Дагестане, представить их классификацию и разработать подходы по сохранению популяций данного вида.

Научная новизна.

Для территории Дагестана впервые выявлены закономерности внутривидовой и межвидовой изменчивости количественных и качественных признаков вегетативных и генеративных органов растений *N. schoberi*. Уточнены места произрастания вида в Дагестане, площадь ареала и численность. Определено, что лимитирующими факторами, действующими на состояние популяций, являются низкая конкурентоспособность вида, разрушение местообитаний, хозяйственное освоение территорий, особенно перевыпас скота.

Дана оценка изменчивости структуры кроны кустов как важнейшего механизма адаптации *N. schoberi* к условиям с подвижным песчаным грунтом, обеспечивающего его существование. Приведены сведения по анатомическому строению вегетативных органов, размножению в природе и при интродукции. Впервые разработана эколого-фитоценотическая классификация сообществ с участием *N. schoberi*, дана оценка их природоохранной значимости.

Теоретическая и практическая значимость.

Растительный покров Прикаспийской низменности в настоящее время испытывает колоссальную антропогенную нагрузку (сенокос, перевыпас, прокладка ирригационных каналов, пожары, нефте- и газопроводы). Это в свою очередь приводит к переуплотнению

грунта, подтягиванию легкорастворимых солей к поверхности почвы, что способствует расширению пустынных территорий, поэтому экологические и биологические особенности *N. schoberi* могут помочь в решении проблемы деградации указанной территории.

Полученные по итогам выполненной работы данные расширяют представления о дагестанских природных популяциях *N. schoberi*, адаптивной морфологии кустов, биологии прорастания семян и развитии вида в условиях интродукции. Результаты анатомических исследований дополняют общие сведения о биологии вида и могут быть использованы при спорных вопросах систематики рода *Nitraria*.

Результаты работы позволяют также выработать стратегию сохранения и рационального использования популяций *N. schoberi in situ*, а также разработать и внедрить технологию создания интродукционных насаждений ресурсного значения *ex situ*.

Методология и методы исследований. Исследования проведены по общепринятым методикам в области биологии, экологии, анатомии и геоботаники, которые изложены в разделе «Методы исследований» соответствующей главы диссертации.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Межпопуляционная дифференциация дагестанских популяций *N. schoberi* по изменчивости признаков плодов и семян является следствием пространственной их изоляции и различий условий произрастания, что отразилось и на максимальной самоидентичности Внутреннегорной кванхидатлинской популяции.

2. Парциальные структурные особенности растения, морфологические и анатомические признаки листьев являются результатом реализации роста и развития *N. schoberi*, что обеспечивает возможность ее существования в условиях Низменного и Внутреннегорного Дагестана.

3. Оценка флористического разнообразия сообществ, репродуктивного потенциала популяций, семенного и вегетативного размножения особей является основой сохранения *N. schoberi*, как редкого вида в природе, так и создания интродукционных насаждений ресурсного или природоохранного значения.

Степень достоверности результатов исследований. Достоверность результатов проведенных исследований подтверждена большим объемом полевых данных, проанализированных с использованием современных статистических методов обработки и анализа.

Апробация работы. Результаты исследований доложены на международных и всероссийских конференциях: XVII Международной конференции «Биологическое разнообразие Кавказа и Юга России» (Нальчик, 2015), XVIII Международной конференции «Биологическое разнообразие Кавказа и Юга России» (Грозный, 2016), XIX Международной

научной конференции с элементами научной школы молодых ученых «Биологическое разнообразие Кавказа и Юга России», посвященной 75-летию со дня рождения доктора биологических наук, Заслуженного деятеля науки РФ, академика Российской экологической академии, профессора Г. М. Абдурахманова (Махачкала, 2017), VI Всероссийской научно-практической конференции с международным участием «Биоразнообразие и рациональное использование природных ресурсов», (Махачкала, 2018), IV(XII) Международной ботанической конференции молодых ученых в Санкт-Петербурге (2018), XIV Делегатском Съезде Русского ботанического общества (Махачкала, 2018 г.), XX Международной научной конференции «Биологическое разнообразие Кавказа и Юга России» (Махачкала, 2018), Международной конференция «Флора и заповедное дело на Кавказе: история и современное состояние изученности» (Пятигорск, 2019).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 19 работ, из них 3 статьи – в журналах, рекомендованных Перечнем ВАК РФ, 3 – в рецензируемых журналах Web of Science и Scopus.

Личный вклад автора состоит в выполнении обзора литературных источников, в проведении полевых исследований, в статистической обработке данных, в обобщении и формулировке выводов. Выбор темы, разработка программы и подбор методов исследований выполнены совместно с научным руководителем д.б.н. проф. З. М. Асадулаевым.

Объем и структура диссертации. Диссертация состоит из введения, 5 глав, выводов, списка литературы и приложения. Текст работы изложен на 184 страницах, включает 34 рисунка, 58 таблиц и 3 приложения. Список литературы содержит 422 наименований, в том числе 128 – на иностранных языках и 2 электронных ресурса.

Благодарности. Автор выражает искреннюю благодарность за ценные советы и всестороннюю поддержку, которая была оказана на всех этапах проведения исследований своему научному руководителю д.б.н. З. М. Асадулаеву; за помощь в определении гербарного материала – к.б.н. Р. А. Муртазалиеву; к.б.н. Д. М. Анатову за помощь в статистической обработке материалов; за помощь в проведении геоботанических исследований З. И. Абдурахмановой, а также всем сотрудникам Горного ботанического сада ДФИЦ РАН, принимавшим участие в экспедициях.

ГЛАВА 1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1 Основные подходы к изучению структуры изменчивости природных популяций древесных растений

Изучение популяции, как основной единицы строения и функционирования вида, обязательного структурного элемента уровневой организации живых систем, занимает в биологических исследованиях одно из ведущих мест (Завадский, 1968; Магомедмирзаев, 1978; Шварц, 1980; Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Глотов, Магомедмирзаев, 1981; Марков, 1986; Агаев, 1987; Любарский, 1991; Одум, 1986; Жукова и др., 1989). Комплексное изучение свойств популяций на онтогенетическом и биогеоценотическом уровнях, способствовали формированию и укреплению в биологии общесистемных представлений (Работнов, 1969; Синская, 1961; Корчагин, 1964; Шмальгаузен, 1968; Дажо, 1975; Яблоков, 1982).

При изучении популяций растений одним из основных векторов является популяционно-онтогенетическое. Оно направлено на выяснение морфологических особенностей последовательно сменяющих друг друга в индивидуальном развитии этапов, вплоть до завершения онтогенеза (Уранов, 1968). Названное направление включает понятия «абсолютный возраст» («календарный возраст») и «возрастное состояние» (Кренке, 1960; Уранов, 1975; Ценопопуляции ..., 1976 б; Методы изучения..., 2002). Соотношение групп по возрастному состоянию определяет возрастной спектр популяций растений и является отражением биологического потенциала вида в конкретных условиях среды, включая как абиотическое воздействие внешней среды, так и биотическое взаимодействие (Работнов, 1969; Асадулаев, Садыкова, 2011).

Популяции растений сменяют друг друга в пространстве и во времени. Временная (хронографическая) изменчивость включает изменчивость возрастную и сезонную. Возрастная изменчивость связана с прохождением каждым растением определенных возрастных этапов от его зарождения до смерти. У многолетних растений на возрастную изменчивость накладывается и сезонная, которая связана с годовыми циклами. Из выше сказанного следует, что на разных этапах онтогенеза и в различных условиях существования растения, хронологическая и хорологическая оценка дифференциации вида сводится к определению степени изменчивости признаков (Хасаева, 2009).

Для комплексной оценки состояния популяций используются также показатели жизнестойкости (виталитета) особей. Виталитетная гетерогенность популяции является при этом проявлением экологической пластичности каждой особи, которая «максимизирует

использование ресурсов местообитания и обеспечивает наибольшую наполненность экологических ниш» (Злобин, 1988).

Приспособление растений к значительным амплитудам колебания условий внешней среды, говорит о высокой экологической пластичности вида. Популяции таких растений обладают большей гетерогенностью и имеют сложную внутривидовую структуру. Данные показатели представляют большой интерес, так как биоморфологические особенности (конструкция кроны, корневая система, форма листьев) отражают диапазон адаптаций и могут быть показателями разнообразия условий местообитания (Корчагин, 1964; Williams, 1986; Dodd, Poveda, 2003).

При оценке структуры популяции выделяют также половую, хронографическую, экологическую, географическую, гибридогенную и индивидуальную формы изменчивости (Мамаев, 1973).

Половая изменчивость растений обусловлена существованием в популяциях форм, различающихся по полу. У двудомных видов такие формы выделяются очень легко по присутствию на деревьях генеративных органов того или иного пола. Нередко с полом связывают частоту встречаемости в тех или иных экологических условиях различных по размерам и устойчивости деревьев.

Все растения по мере роста и развития претерпевают ряд изменений, затрагивающих их признаки и свойства. У многих растений трансформации носят сезонный характер. У многолетних древесных пород трудность заключается в том, что некоторые изучаемые признаки проявляются через десятки лет.

Изменчивость признаков у растений может иметь экологическую, географическую и гибридогенную основу. Экологическая изменчивость отражает устойчивость растений к определенным факторам окружающей внешней среды. В этом случае решающим оказывается адаптивная ценность признака при перемещении популяции в новые для него условия или при изменении условий во времени.

Дифференциация вида в пределах ареала в широтном и меридианальном направлениях обусловлена географической изменчивостью. Она проявляется в образовании географических рас, или климатипов, и обычно является наследственно закрепленной. Такие признаки, как сроки распускания и цветения, фотопериодизм, морозоустойчивость и др. имеют четкую географическую приуроченность и хорошо передаются потомству.

Гибридогенная изменчивость проявляется на границе ареалов различных видов в зонах межвидовой гибридизации. При этом в популяции одного вида наблюдается значительная примесь признаков другого вида.

Впервые наиболее полное представление об индивидуальной изменчивости было дано генетиком Ю. А. Филипченко (1978). При этом, как количественная, так и качественная изменчивость считается проявлением генотипической дифференциации, характеризующей отдельные растения в пределах популяции (Мамаев, 1973), а у растений также паратипической вариации метамерного признака в пределах кроны (Магомедмирзаев, Гасанова, 1975).

Изучение изменчивости количественных признаков растений вполне информативно, так как позволяет одновременно учитывать воздействие генетических и экологических факторов (Глотов, 1983; Санников, Петрова, 2003), по соответствующим моделям дисперсионного анализа, которые позволяют вычленять в общей (фенотипической) изменчивости экологическую и генетическую составляющие (Гриценко, 1989; Драгавцев, 2005).

Изменчивость индивидуальных морфологических признаков вегетативных и генеративных органов в основном выражают через коэффициент вариации (CV, %) (Закс, 1976; Доспехов, 1979), который принято считать достаточно объективным и стандартным показателем вариабельности биологических явлений, характеризующих индивидуальную, межпопуляционную и внутрипопуляционную изменчивость (Мамаев, 1973; Сосков, 2011).

Внутрипопуляционное биоразнообразие в большей степени, определяющее выживаемость популяций в динамичной жизненной среде и возможность их последующей эволюции складывается из фенотипически нереализованной потенциальной изменчивости и фенотипически реализованной гетерогенности организмов (Агаев, 1987).

Различия межпопуляционной и внутрипопуляционной изменчивости, показывает степень дифференцированности популяций, что является главным показателем эколого-генетической изменчивости вида (Гриценко, 2008). Существуют различия, которые могут быть обусловлены эколого-географическими (в частности связанными с высотой местообитания над ур. моря) и популяционно-генетическими факторами (Петрова, Санников, 2001).

При изучении межпопуляционной изменчивости возникает возможность установить долю влияния условий, связанных с изоляцией и разнообразием эколого-географических факторов. Тогда общая фенотипическая дисперсия складывается из дисперсии «между популяциями», «внутри популяций» и «внутри особи» (Магомедмирзаев, Гасанова, 1975).

Фенотипические признаки можно разделить на лабильные и относительно стабильные (Ушаков, 1957). Лабильные больше зависят от условий среды. Ко второй группе можно отнести, относительно стабильные признаки генеративных органов (Мамаев, 1973; Видякин, 1991; Черnodубов, 1994), которые характеризуются низкой возрастной и географической изменчивостью и обладают эволюционной стабильностью. Это позволяет считать их достаточно надежными признаками для использования в биосистематике и изучении путей филогенеза (Путенихин, 1990). Оценка изменчивости наиболее существенных признаков

генеративных и вегетативных органов необходима также для общего представления о таксономических единицах (Ростова, 1991).

Особое значение в изучении изменчивости является лист, как орган в котором происходят важнейшие для жизни растений процессы. Изменение у листа формы, размера или строения является свидетельством как его возрастных изменений, происходящих в растении, так и имеет приспособительный характер (Мамаев, Чуйко, 1981). Высокая степень изменчивости характерна для количественных признаков вегетативных органов. Внутри популяции изменчивость признака зависит от степени наследственной гетерогенности, варьирования условий произрастания, фитоценотических взаимоотношений особей, их возрастной неоднородности и половой дифференциации (Мамаев, 1973).

Однако определенной изменчивости подвержены и признаки генеративных органов. В частности, в пределах ареала вида, внутри популяции даже на одной особи наблюдается неоднородность плодов и семян, обусловленная самыми различными факторами: флуктуации микроклиматических показателей в кроне дерева, условия питания в сфере распространения корневой системы, коррелятивные отношения между органами в процессе роста (Левина, 1981). При этом большинство качественных признаков генеративных органов имеют низкую изменчивость – опушение, форма и окраска цветков, плодов, семян.

Таким образом, изучение изменчивости качественных и количественных признаков генеративных и вегетативных органов и, в целом, структурных особенностей популяций растений, позволяет оценить вклад ресурсов в репродуктивные органы. Репродуктивная способность растений является необходимым условием поддержания жизнеспособности популяций, которое имеет решающее значение, как для сохранения, так и для положительной динамики вида (Корчагин, 1964).

1.2 Особенности изучения популяций редких видов растений на примере

N. schoberi

Возрастающее влияние человека на окружающую среду, приводит к трансформации природных ландшафтов и исчезновению отдельных видов растений, животных, целых растительных сообществ. Решение этой глобальной проблемы повсеместно зависит от глубины исследования естественных экосистем, их биоразнообразия и поиска альтернативных мер (Будыко и др., 1991; Кондратьев, 1992; Mann, 1998; Levi, 2000; Зеленцов, Бушнев, 2006; Дзыбов, 2007; Рыфф, 2017). Прежде всего, необратимые негативные изменения происходят в растительных

сообществах, что получило название «синантропизация растительного покрова» (Горчаковский и др., 1982; Lysenko and Bocker, 2006; Сальников и др., 2005; Давиденко и др., 2015).

Наиболее перспективным подходом к сохранению биоразнообразия растений считается биотопический, при котором охране подлежат не только отдельные редкие виды, но и их местообитания со всем комплексом присущих им абиотических и биотических условий (Иванов, 2004; Тайсумов, 2011; Юрцев, 1992). Биотопический подход положен в основу разработки европейских сетей охраняемых природных территорий «Nature 2000» и «Emerald Network» (Рыфф, 2017; Лазарева и др., 2012). Этот подход признан одним из узловых направлений в области охраны окружающей среды и в России (Концепция перехода..., 1996), и особенно активно разворачивается на региональном уровне при изучении флор (Лавренко, 1971).

Особенно чувствительным к негативным внешним воздействиям считается пустынная и полупустынная растительность, где преобладают экзогенные смены фитоценозов, вызванные самыми различными факторами: мелиорацией, орошением, распашкой, строительством инженерных гидротехнических сооружений, лесонасаждениями, пастбищным использованием, вырубкой кустарников, выжиганием и т.д. (Ярошенко, 1956; Быков, 1978; 1979; Зироян, 2017). При этом экзогенная смена фитоценозов приводит, прежде всего, к исчезновению редких и эндемичных видов.

Изучение краснокнижных видов растений чаще всего сводится к исследованию их природных популяций (Злобин и др., 2013). Чаще всего при этом используются демографические подходы с точки зрения соотношения в ней числа особей разных состояний (Korner, 2013). Демографические методы в зарубежной и российской ботанике существенно отличаются. Зарубежные ученые акцентируют внимание больше на прогнозировании возможности утраты популяции редкого вида методом PVA (Population Viability Analysis) (Sieg et al., 2003). Суть метода состоит в оценке вероятности вымирания вида путем создания модели его исчезновения, объединяющей все идентифицируемые угрозы (Lacy, 1993). Применение зарубежного метода предполагает использование только для маленьких популяций имеющих определенный статус охраны согласно критериям МСОП. и считается мало приемлемым для диагностических целей (Van Dyke, 2008).

Преимущество отечественных методов заключается в возможности проводить исследования популяций любой численности и трактовать данные, полученные при одиночной регистрации в поле (Ценопопуляции..., 1976; 1988). При этом структура онтогенеза не зависит пространственного распределения, площади или численности (Малиновский и др., 1988). Редкие малочисленные и плотные многочисленные популяции вида нередко оказываются в равной степени полно- и неполно-членными, обладают право- или лево-сторонними онтогенетическими спектрами (Злобин и др., 2013).

При этом вместе со структурой онтогенеза дается оценка плотности популяции, что показывает качество окружающей среды и влияет на смертность проростков и взрослых особей (Kunin, 1992; Roll et al., 1997; Животовский, 2001). Плотность и онтогенетическая структура популяции, анализируемые вместе, несут информацию о том, процветает ли популяция или она находится в угнетенном состоянии (Ефимов, Ковалева, 2008; Шурупова, 2015).

Особое внимание требует изучение популяций редких видов. Большая часть из них характеризуется специфичностью экологических ниш, которые они занимают, определенным числом популяций, расположенных в пределах узкого ареала и отсутствием тенденции к его расширению (Чопик, 1978; Виляева, 2016). Поэтому изучение структуры популяции редких видов важно для принятия адекватных мер по их сохранению. Особенно это актуально в отношении видов, имеющих в регионе единичные популяции. У таких популяций исследуют стратегии размножения, репродуктивные способности, возрастную (онтогенетическую) структуру и виталитет (Клинкова и др., 2010). Такой подход позволяет выявить причины редкости и дать более точную информацию при составлении ареалов и написании очерков для Красных книг (Ильина, 2010).

На сегодняшний день разработана и действует «Стратегия сохранения редких и находящихся под угрозой исчезновения видов животных, растений и грибов в Российской Федерации на период до 2030 года» (Стратегия сохранения..., 2014). В этом документе указано, что «основными причинами перехода видов в категорию редких и находящихся под угрозой исчезновения являются деградация и сокращение мест обитания в результате масштабного хозяйственного освоения территорий и прямое преследование со стороны человека, обусловленное какой-либо ценностью самого вида». Последствия изменения климата, которые до конца не изучены, представляют серьезную угрозу как для растений так и для животных. Указанные виды воздействия оказывают как прямое, так и опосредованное негативное влияние.

Что касается дагестанских популяций занесенного в Красную книгу вида *N. schoberi* (2020), изучение их структуры и генетического разнообразия проводится впервые. Несмотря на значимость популяций *N. schoberi* особенно в Низменной части Дагестана, специальные исследования необходимыми для решения проблемы сохранения вида до сих пор не проведены. Не оценен ресурсный потенциал вида, как пищевого растения, так и для закрепления песков. Данные по состоянию популяций, полученные в ходе выполнения настоящей работы, являются основой для эффективной охраны и воспроизводства их природного генофонда, долговременного рационального использования биологических ресурсов этого растения в пустынной и полупустынной зоне, а также при искусственном восстановлении и селекции.

Принято считать, что распространение *N. schoberi* в Низменном Дагестане связано с регрессией Каспийского моря, образованием Новокаспийской террасы и формированием

растительности новой суши (Акиянова и др., 2006; Доскач, 1956; Глобально значимые..., 2007; Никитин, 1954; Катышевцева, 1960; Кириченко и др., 1959). Селитрянка является одним из пионерных видов галофитно-луговой растительности, поселившейся на открытых после моря участках Прикаспийской низменности. Освоение такими видами как *N. schoberi*, *Tamarix ramosissima*, *T. laxa*, открытых участков только что освободившиеся от морской воды, объясняется формированием фитогенного рельефа, т.е. ровная территория постепенно превращается в волнистую, образуя кучевые пески. В литературе рядом авторов описаны такие процессы в Центральной Азии, Закавказье, Западной Туркмении, Каракалпакии (Обручев, 1913; Зактрергер, 1929; Палецкий, 1934; Ламакин, 1936; Котов, 1938; Лебедев, 1949; Петров, 1952; Захарова, 1948; Якубов, 1940). Главной отличительной чертой кучевых песков по сравнению с холмиками-косами является их долговечность (Бабаев, 1953).

Изменение рельефа постепенно приводит к смене галофитной растительности на псаммофитную. Галофитные виды по мере удаления от моря

Солончаковые виды по мере удаления от моря заселяют межбугровые засоленные понижения, являясь экологическими реликтами предшествующих стадий (Димеева, 2011). В связи с этим, прибрежная полоса Каспийского моря республики Дагестан является своего рода «моделью», изучения генезиса почв и смены растительных сообществ, в связи с затоплением, подтоплением и засолением почвы в результате действия гидрогенных и галогенных факторов (Джалалова, 2009).

Сходные процессы происходили и в полупустынном экотопе Приэльтона Северного Прикаспия (Николаев и др., 1998; Mavrodiev et al., 2012; Рухленко, 2008; Лебедева, 2016). Здесь в подзоне опустыненной степи имеются эталонные участки галофитной растительности озерных котловин, которые свидетельствуют об особенностях формирования растительного покрова в условиях отступления моря (Цвелев, 1996; Лысенко, Митрошенкова, 2011; Степанова и др. 2012; Канищев, 2014). О чрезвычайно высокой экологической ценности эрозионно-денудационных ландшафтов побережий моря свидетельствуют и исследования, проведенные на юго-востоке Крыма (п-ов Меганом) (Рыфф, 2017; Дидух, Кузьманенко, 2007; Корженевский, Клюкин, 1989; Корженевский, 2001).

Процессы деградации наблюдаются во всех природных зонах мира, особенно интенсивно они протекают в аридных областях. Не является исключением и Прикаспийская низменность, которая остро нуждается в сохранении уникальной для европейского континента полупустынной флоры и фауны. В Северо-Западном Прикаспии в образовании и сохранении растительных сообществ важную роль играет засухо- и солеустойчивый кустарник *N. schoberi* (Григорьев, 1952; Мамедов и др., 2009; Магомедов и др., 2014). Способность последнего к формированию устойчивых сообществ определяется в первую очередь большим объемом

общей фитомассы его кустов, создающих покровный эффект и дающих много органического вещества (Опустынивание..., 2007).

Известно, что растения рода *Nitraria*, как представители древней пустынной флоры предпочитают селиться на засоленных почвах (Балнокин и др., 2005; Головатый и др., 2007; Моренко, 2007; Kasim и др., 2008; Ру, 2009; Найданов, 2009; Ткачук, Борzych, 2010; Чистякова, Дюкова, 2010). В настоящее время засоление почв является одной из острых экологических проблем, площади которых увеличиваются. В связи с этим в последние годы значительно возрос интерес к изучению галофитов, в частности к *N. schoberi*.

В Северо-Западном Прикаспии яркими ценозоообразователями являются заросли и отдельные экземпляры древовидных кустарников тамарикса, соляноколосника и селитрянки (*Tamarix ramosissima* Ledeb., *T. meyeri* Boiss., *Halostachys caspica* C.A. Mey, *N. schoberi* L.). Они формируют сложный рельеф с различными типами водно-солевого режима почв, структуры растительного покрова и животного населения. Средообразующая роль этих видов определяется в первую очередь способностью к накоплению снега и большим объемом общей фитомассы (Магомедов и др., 2014; Zhang et al., 2015).

Экологическое значение этих видов остается малоизученным и является актуальным вопросом, как в связи с необходимостью понимания механизмов функционирования аридных территорий, так и для устойчивого поддержания естественного биоразнообразия (Баламирзаев и др., 2008; Залибеков, 2010).

N. schoberi, как и другие галофиты, для успешного развития нуждается в некотором количестве легкорастворимых солей в почвах (Chen et al., 2012; Физиология растений, 2007), хотя у других растений соленость, засуха и высокая температура вызывают изменения в широком диапазоне физиологических, биохимических и молекулярных процессов (Ashraf et al., 2013). В связи с этим кустарники-галофиты выступают мощным фактором образования устойчивых экосистем в аридных условиях, в подкроновом пространстве которых формируется специфический микроклимат, отличающийся относительной мезофильностью условий (Дмитриев, 1985; Нечаева, 1974; Ротшильд, 1968; Сапанов, 2003 и др.). При этом возникает фитогенная мозаичность растительного покрова, ведущая к локальной смене продуктивности растительного покрова, пространственному перераспределению, увеличению видового разнообразия (Оловянникова, Сиземская, 1989; Залетаев, 1976).

Подобно многим другим солянкам селитрянку можно считать не только солевывосливым, но и солелюбивым растением (Худяев и др., 2012). Она выдерживает в верхних горизонтах почвы содержание Cl – около 8%, SO₄ – около 13%, Na – 9%, и, следовательно, может быть названа «рекордсменом» по солеустойчивости среди древесно-кустарниковых пород. В отличие от типичных солянок, селитрянку накапливает в своих

листьях много легкорастворимых органических веществ, солеемкость селитрянки достигает – 57% от веса сухого растения; содержание Cl в листьях в конце вегетационного периода составляет около 14%, что способствует повышению осмотического давления клеточного сока до 50–60 атмосфер. Благодаря такому качеству селитрянки близка по солеустойчивости и солеемкости к солеросу (*Salicornia*) и сарсазану (*Halocnemum*) (Келлер, 1940), но сильно отличается от них морфологически в сторону меньшей выраженности черт галоморфности (Крупенников, 1944). Вопросы экологии рода *Nitraria* освещены также в работах Лебедева (2016), Khalaf (et al., 1995), Yang (et al., 2015), Yu (et al., 2015) и др.

Вопросами сохранения редких растений сотрудники ботанических садов занимаются в практике ежедневной работы. Эта работа основывается на знаниях экологического потенциала видов и экотипов растений, отражающих в онтогенезе весь комплекс генетического наследия и исторического развития в районах происхождения с учетом возможности их адаптации к новым условиям (Белюченко, 2004). При этом большое значение придается программе не только сохранения разнообразия растений в естественных местах обитания (*in situ*), но и в неестественных условиях (*ex situ*) методом интродукции. В последнем случае благополучность сохранения растений определяется правильностью выбранного метода с учетом конкретных природно-климатических условий районов отбора материала и его испытания (Селянинов, 1928, 1929; Малеев, 1933; Вавилова, 1935; Белюченко, 2007; Белюченко и др., 2013; Mayr, 1908; Pavari, 1916; Русанов, 1950; Культиасов, 1963; Hutton, 1974; Hartlay, 1956 и др.). Результаты таких испытаний представлены в специальных разделах данной работы.

1.3 Систематика, филогения и распространение рода *Nitraria*

Виды рода *Nitraria* ввиду особенностей биологии, филогенетической древности и полиморфизма представляют собой уникальные модельные объекты для исследования путей и механизмов генетической дивергенции, ареалы которых покрывают значительные территории, при этом популяции часто изолированы друг от друга, поскольку приурочены к интразональным галофитным сообществам. Многие популяции морфологически слабо различимы. Это приводит многих ученых к различному пониманию таксонов и признанию крайних вариантов за самостоятельные виды, внутривидовые формы или экологические расы (Комаров, 1908; Ильин, 1944; Бобров, 1946; 1965; Лява, 1948; Луканенкова, 1964; Петров, 1972; Васильева, 1974; Грубов, 1963; Пешкова, 1996; Ren, Tao, 2003; Temirbayeva et Zhang, 2015; Банаев и др., 2015).

Впервые *N. schoberi* была описана в 1718 г. лейб-медиком Готлибом Шобером в окрестностях Астрахани, вблизи селения Селитряново (Фирсов, Сагалаев, 2012). В 1749 году Иоганном Гмелиным селитрянка была включена во второй том «Flora Sibirica». В 1753 году К. Линнеем данное растение упоминается уже в первом издании книги «Species Plantarum». Им же дано родовое название *Nitraria* и видовой эпитет «Шобера», навсегда увековечив имя Готлиба Шобера в ботанической литературе (Linne, 1761; Бобров, 1946).

Азиатский вид *N. sibirica* Pall. выделил академик Паллас (Pallas, 1784). Он же предложил для прикаспийского вида сохранить название предложенное Линнеем – *N. schoberi* L.

В синонимы линнеевского вида следует отнести и, названное К. Л. Вильденовым – *N. caspica* W., введенное в нашу литературу К. Ф. Ледебуром. Ледебур не принял виды Палласа и в «Российской флоре» (Ledebour, 1841) весь материал по роду *Nitraria* отнес к одному виду – *N. schoberi*.

К началу XIX века кроме азиатских видов *N. schoberi* L. и *N. sibirica* Pall. Были выделены и два африканских вида *N. retusa* (Forsk.) Aschers. и *N. senegalensis* Lam. В 1828 г. была открыта австралийская селитрянка *N. billardieri* DC.

В 1849 г. по образцам из северной Сирии была описана *N. olivieri* Jaub. Et Spach. Однако позже было решено отнести это название к синонимам *N. schoberi* L. (Бобров, 1965). В 1871 г. Траутфеттер выделил Красноводскую селитрянку (Туркменистан, Красноводск) как разновидность *N. schoberi* var. *polygama* Trautv. (Trautvetter, 1871). В 1883 г. К. И. Максимович описал по сборам Н. М. Пржевальского из Центрального Гоби вид *N. sphaerocarpa* Maxim. с шаровидно вздутыми сухими костянками (Максимович, 1889; Maximowicz, 1889).

В 1909 г. из Центральной Азии В. Л. Комаров описал – *N. roborovskii* Kom., отличающуюся гигантизмом, самостоятельность которой не подвергалась до настоящего времени сомнениям. М. М. Ильин в 1944 описал вид *N. komarovii* Iljun et Lava, который был собран в 1939 г. на территории Туркменистана Я. И. Лява.

В 1946 г. Е. Г. Бобров описал с юго-востока Центральной Азии *N. tangutorum* Bobr. и дал обзор литературы по систематике азиатских селитрянок. В 1957 году М. П. Петров описывает в южной части пустыни Алашань вид *N. praevisa* Bobr. (Петров, 1972).

В 1974 году Л. И. Васильева на Восточном Памире описала как новый вид *N. pamirica* L. Vassil., но Воронкова и др. (2017) на основании многомерного анализа отнесли этот вид к *N. schoberi*.

Род *Nitraria* занимает обособленное положение в таксономии, и до сих пор по вопросу о его родственных связях нет единого мнения. Линдли (1830) выделил *Nitraria* в самостоятельное семейство *Nitrariaceae*, хотя место его в системе оставалось под вопросом (Dahlgren G., 1989). Бартлинг (1830) включал род *Nitraria* в семейство *Tamaricaceae*. Галлир (1912) считал, что его

следует относить к семейству *Rutaceae*. Энглер (1931), Тахтаджян (1959), Хатчинсон (1959), Cronquist (1988) рассматривали его в качестве подсемейства в семействе *Zygophyllaceae*.

Позднее Тахтаджян (1966) пересмотрел свое мнение и восстановил выделенное еще Линдли самостоятельное семейство *Nitrariaceae*, поместив его между *Malpigiaceae* и *Zygophyllaceae*. Палинологические исследования семейства *Zygophyllaceae* (Агабабян, 1965; Erdman, 1952) подтвердили изолированное положение рода *Nitraria* и считают, что по строению своих пыльцевых зерен род *Nitraria* по праву можно рассматривать в качестве отдельного семейства. Изучение хромосомных чисел видов рода *Nitraria* не дало однозначного ответа на вопрос об их самостоятельности, так как кариотипы *N. sibirica* (Yang et al., 1996; Захарьева, Астанова, 1968; Ma et al., 1990; Chepinoga et al., 2009) и особенно *N. schoberi* (Reese, 1958; Tarnavshi, 1948) характеризуются значительной миксоплоидией и вариабельностью (Муратова и др., 2011; Ак-Лама, 2018).

Несмотря на незначительный объем (около 10 видов), целый ряд видов рода *Nitraria* требует уточнения таксономического ранга (Бобров, 1946; 1965; Pan et al., 2003; Ren and Tao, 2003). Неясен вопрос об их генезисе, например, как показывают исследования, *N. sibirica* и *N. schoberi* часто неотличимы друг от друга, особенно по гербарным образцам (Пешкова, 1996; Муратова и др., 2011; Коропачинский, 2016).

Род *Nitraria* делится на две секции: 1) монотипная секция *Tridentatae*, где единственным видом является *N. retusa* (Forsk.) Aschers., распространенный в Сахаро-Синдской области от Сенегала и Мавритании до Ирака (Ronse, Smets, 1991). Виды *N. senegalensis* Lam., *N. tridentate* Desf и *N. sericea* Jaub. считают синонимами *N. retusa* (Daoud, 1985; Boulos, 2000; Shaltout, 2003); 2) типовая секция *Nitraria*, к которой относят 8–9 видов, естественно слагающих два видовых ряда: *Sibiricae* и *Schoberianaе*.

Селитрянки из ряда *Sibiricae* – *N. sibirica* Pall., *N. tangutorum* M., *N. praevisa* M., *N. roborovskii* Kom. и *N. sphaerocarpa* Maxim связаны в своем происхождении с древними пустынями Центральной Азии.

Виды ряда *Schoberianaе* связаны с более молодыми субстратами – с засоленной глинистой и песчаной пустынями, развившимися на месте разрушения древних гипсоносных пород каменистой пустыни. К этому ряду относятся *N. schoberi* L., *N. komarovii* Pjin et Lava, *N. senegalensis* Poir. и *N. billardieri* DC. (Commander et al., 2009; Бобров, 1965).

Виды селитрянки отличаются главным образом по габитусу и метрическим характеристикам листьев, плодов и семян, которые вызвали некоторые споры про их конкретный статус, географическое распределение и диагностику (Лява, 1948; Бобров, 1946; 1965; Попов, 1959; Грубов, 1982; Liou, 1998; Pan et al., 2003; Temirbayeva and Zhang, 2015).

В настоящее время можно назвать шесть видов, по которым у специалистов мнения не расходятся (Mabberley, 1987):

1. *N. schoberi* L. – Передняя Азия, Крым, Восточное Закавказье, Нижнее Поволжье, Казахстан, Средняя Азия, западная часть Центральной Азии;
2. *N. sibirica* Pall. – Южная Сибирь, Центральная Азия;
3. *N. billardieri* DC – Восточная Австралия;
4. *N. roborowskii* Kom. – Западная часть Центральной Азии, Афганистан;
5. *N. retusa* (Eorsk.) Aschers. – Северная Африка, Аравия;
6. *N. spaerocarpa* Maxim. – Центральная Азия.

Первым со всей определенностью по вопросу происхождения *Nitraria* высказался В. Л. Комаров (1908). Он выдвинул положение о самобытности и филогенетической древности рода и о его формировании на морских побережьях Гондваны. Выдвинутое положение о том, что виды равнинных, особенно солончаковых пустынь, могут быть выходцами с морских побережий, подтверждается флористическим анализом ландшафтных растений обширных равнинных пустынь Средней Азии и приводит к заключению, что первоначальным местом их формирования были литорали Тетиса.

О происхождении и распространении *Nitraria* писал и М. Г. Попов (1927). Он считал, что селитрянки вовсе не проникли в Монголию через Арало-Каспийский край, как думал В. Л. Комаров, а будучи Гондванской древнейшей группой, были, в конце мелового периода, перенесены за Тетис в пустыни Монголии, где и стали развиваться самостоятельно. Однако он вслед за В. Л. Комаровым допускает расселение *N. schoberi* вдоль морских побережий южного берега океана Тетис (Попов, 1927). Предполагать о возможности миграции *Nitraria* в Центральную Азию с юго-восточной части Гондваны М. Г. Попова заставило то обстоятельство, что виды этого рода отсутствуют в пустынях Индии. Известный исследователь растительности Средней Азии Е. П. Коровин (1935) принимает концепцию Попова, на основании того, что в Центральной Азии *N. schoberi* находят наряду с эндемиками.

Положения Комарова принимает Ильин (1944), и считает, что генезис рода *Nitraria* начался еще в глубокой древности на морских побережьях Тетиса, где существовала особая солончаковая флора, представители которой мигрировали с побережий внутрь материков после образования здесь пустынных областей.

В более поздней работе Ильин (1958) утверждает, что виды *Nitraria* возникли на литоральных от общего, ныне вымершего предка, причем уже в раннем третичном периоде на берегах Тетиса существовало несколько видов. После усыхания восточного отрезка Тетиса в миоцене, селитрянка занимала в образовавшихся пустынях большие пространства. Поэтому, мнение о центральноазиатском происхождении селитрянки, не оправдано.

Однако Е. Г. Бобров (1946; 1965) рассматривает Центральную Азию не как вторичный очаг видообразования селитрянок, а как основной, связанный с саванами палеогена. В настоящее время выясняется, что речь о Гондване, как единой суше может идти только в отношении палеозойского времени. Мезозойская же Гондвана – это уже отдельные материки.

Возраст аридного климата в различных частях Евразии все еще остается предметом дискуссии. Давность аридного режима в центре континента, с одной стороны, подтверждалась различными материалами (Берг, 1992; Синицын, 1962; Страхов, 1960; Мурзаев, 1966), с другой – отвергалась (Ильин, 1944; Овчинников, 1955; Лява, 1948 и др.).

И. А. Ефремов (1954) по результатам палеоботанических экспедиций, проведенных в пустыне Гоби, полагает, что Центральная Азия не была древней пустыней, а сформировалась лишь с четвертичного периода. Хотя существует убеждение и о древности пустынь Центральной Азии, об их возникновении еще в мезозое (Криштофович, 1954; Коровин, 1935; и др.).

Большая часть известных ныне фактов свидетельствует о древности аридного режима равнин центра Евразии, ставших таковыми задолго до решающих фаз альпийского орогенеза. Прибрежные и островные экосистемы, которые сформировались в меловом периоде, находясь в изоляции, по отношению к другим биологическим комплексам, дали начало уникальной биоте этой территории, т. е. литоральные комплексы океана Тетис были единым генетическим материалом, общей основой для дальнейшего процесса текто-флоро-фауногенеза (Абдурахманов и др., 2017 а, б, в).

Так или иначе, вопросами развития «Великого песчаного пояса» и реликтовости этой флоры занимались многие ученые (Крашенинников, 1939; Волкова, 2014; Аипеисова, 2013). По мнению Пешковой (1972), род *Nitraria* – один из немногих представителей древней пустынной флоры, доживших до наших дней, и, по всей видимости, является реликтом пустынно-степной палеогеновой флоры.

Как видим, окончательного единого мнения о происхождении представителей рода *Nitraria* не существует. И как считает один из ярких российских ботаников Р. В. Камелин: «Решение вопросов исторического развития флоры и определение этапов этого развития должно проводиться с привлечением сведений из палеогеологии, стратиграфии, палеогеографии, палеоботаники, палеонтологии, географии растений, палинологии, палеоклиматологии с использованием современных методов, которые создадут более полную картину исторического развития. Кроме этого необходимо привлечение данных об основных закономерностях развития растительного мира на континентах, секторах и зонах Земли. Эти сведения должны охватить все временные периоды существования флоры покрытосеменных, соответствующей фауны с участием высших насекомых и млекопитающих» (Камелин, 1990).

Общий ареал рода *Nitraria* соответствует области пустынь Старого Света и Австралии, но без южной Африки и Индостана. Она охватывает ареал от берегов Атлантического океана в Марокко и Сенегале через Сахару, Египет, Аравию, Синай до Мертвого моря, Прикаспийские страны до Калмыцких степей у рек Кумы и Терека и даже Судака и Феодосии в Крыму; далее – пустыни и степи Ирана, Туркестана, южной Сибири с Даурией, всю Монголию и Тибет, пограничную полосу провинции Шэньси, Ганьсу, Чжили в Китае и достигает Тихого океана у устья реки Ляохэ; кроме того, изолированная область распространения есть в Австралии (Комаров, 1908; Сугоняев, Войнович, 2003).

«Ареал *N. schoberi* в основном охватывает территории Прикаспийской и Туранской низменности. На севере ее ареал ограничивается у Красноармейска – Уральска – Оренбурга – Орска; на западе она населяет прилежащие к Каспию районы восточного Предкавказья; встречается в нижнем и приморском Дагестане. В восточном Закавказье *N. schoberi* распространена от Кубы на севере до Карабаха и Аркаса на юге, известна в районе Нахичевани и на западе до Каразах-кала близ Казах, к северу от озера Севан. Известно местонахождение ее в Сирии, между Алеппо и Багдадом, встречается и в северо-западном Иране. В Турции селитрянка Шобера известна из Карса и Кагызмана. К западному крылу общего ареала *N. schoberi* следует отнести ее местонахождения в восточном Крыму близ Судака, в Нижнедунайской низменности, в районе Плоешти в Румынии (Flora...Romine, 1958). На востоке ареал *N. schoberi* выходит за пределы Туранской низменности, достигает верховьев Тобола и проникает на северо-востоке до верхнего течения Ишима. Севернее хребта Каратау она проникает на восток в Прибалхашье, где встречается одновременно с сибирской селитрянкой, достигает района Ала-куля и Зайсана. За пределами Туранской низменности *N. schoberi* далеко проникает на восток по Ферганской долине, достигает Иркештама, выходя в Алайскую долину, и переходит непосредственно в районы Кашгарии и Джунгарии. На юге по Амударье достигает границы Афганистана. На территории Таджикистана несколько раз была собрана по реке Пяндж в районе Ишкацима, в Афганистане – в местности Кхусан на Герируде. В южной Туркмении она известна в области Мары, в районе Ашхабада, на западе в районе Ахчакуйма, в районе Красноводска и на прилежащем плато» (Бобров, 1946). Ее ареал охватывает весь Ордос, пустыню Алашань, частично Монгольскую Гобби, предгорья и низкогорья Нань-Шаня и Алтын-Тага, восточную окраину Цайдамской котловины (Петров, 1972) (рисунок 1).

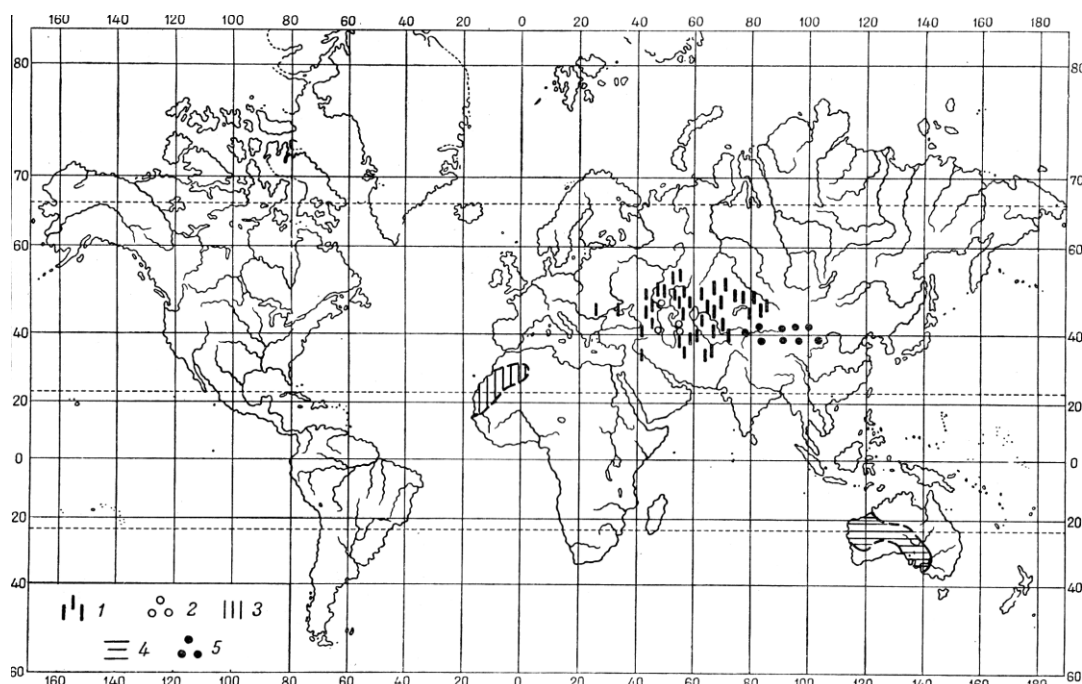


Рисунок 1 – Карта-схема распространения видов ряда *Schoberianeae* рода *Nitraria* по Боброву(1965) (1 – *N. schoberi* L., 2 – *N. komarovii* Пjin et Lava, 3 – *N. senegalensis* Poir., 4 – *N. billardieri* DC., 5 – *N. spaerocarpa* Maxim.)

Резюмируя сказанное можно выделить границу основной площади *N. schoberi*, которая определяется на западе 40° в.д. (Сирия), на юге 29° с.ш. (Белуджистан), на востоке 122° в.д. (р. Лаохэ), на севере 56° с.ш. (Омск.), и площадь ее составляет около 7,5 млн. км² (Комаров, 1908; Бобров, 1965).

В Дагестане известно 10 локальных мест произрастания *N. schoberi* (Красная...РД, 2020): восемь из них в Низменном Дагестане и две (изолированное горными хребтами на сотни километров) в Нагорном Дагестане.

Начало систематическому изучению флоры и растительности Нагорного Дагестана было положено акад. Ф.И. Рупрехтом, совершившим экспедицию в 1860–1861 гг. (Рупрехт, 1862). В дальнейшем флору Дагестана изучали многие исследователи, среди которых особо следует выделить Н.И. Кузнецова (1910), со всей убедительностью показавшего значение Нагорного Дагестана, как одного из древнейших очагов развития и видообразования ксерофитной флоры на Кавказе. Гроссгейм (1925) изучал типы растительности и географические связи представителей ксерофитной флоры северной известняковой части Дагестана. Чиликина (1960) и Шифферс (1962) внесли ясность в типологическую классификацию сложного по своему составу растительного покрова Дагестана.

В работах, посвященных изучению географии и истории растительного покрова аридных районов, отмечена необходимость изучения флоры гипсоносных обнажений, с которыми

связано обилие узких эндемиков, а также видов с разорванными ареалами, давно привлекавших внимание флористов и флорогенетиков. (Лавренко, 1965).

В Дагестане одним из таких территорий является Ботлихская котловина (наряду с Хаджалмахинской), которая отличается наибольшей сухостью климата на территории всего Нагорного Дагестана. По климатическим особенностям котловина весьма близка к пустыням Низменного Дагестана. Рельеф данной котловины холмисто-увалистый, бугристый, не свойственный Нагорному Дагестану. Это свидетельствует о преобладании здесь засоленных гипсоносных глин и рыхлых песчаников. Отсутствие гумусового горизонта, при постоянном поверхностном смыве, в пределах высот от 750 до 1200–1300 м над ур. м., представляет полную аналогию почвенным условиям типичных пустынь. На таких гипсоносных породах развивается несомкнутая растительность, в сложении которой принимают участие типичные галофиты, в первую очередь виды рода *Salsola* и *N. schoberi*. На крутых гипсоносных глинистых склонах здесь встречаются единичные низкорослые кусты селитрянки, которые плохо плодоносят, в то время как на днищах оврагов и балок, в местах близкого стояния грунтовых вод этот кустарник развивается вполне нормально (Тумаджанов, 1966).

Путь для распространения *N. schoberi* в Нагорный Дагестан мог быть открыт с конца миоцена, когда Кавказ превратился в крупный полуостров (Тумаджанов, 1940). Здесь тогда были невысокие горы, в частности в восточной части Большого Кавказа, убедительным доказательством чего является находка верхнее-сарматской морской фауны, поднятой ныне в районе Шахдага на высоту 3550 м над ур. м. (Будагов, 1964). Начавшееся еще в миоцене расселение ксерофитных переднеазиатских флор на Большом Кавказе с особой интенсивностью продолжалось в условиях континентального засушливого климата среднего плиоцена, когда многие элементы гало-ксерофитной пустынной флоры находили подходящие условия для своего расселения на гипсоносных обнажениях холмистых низкогорий современного Нагорного Дагестана.

Таким образом, этап расселения и развития в Нагорном Дагестане, изоляция и переход в реликтовое состояние ряда элементов флоры гипсоносных пустынь ксерофитных флор связан с верхнеплиоценово-четвертичным временем и *N. schoberi* является свидетелем непосредственного контакта между пустынными флорами переднеазиатского центра с территорией Дагестана, существовавшего до эпохи неотектонических поднятий.

1.4 Биологические особенности и практическая значимость растений *N. schoberi*

«*N. schoberi* невысокий (0,5–2 м) колючий и ветвистый кустарник с очередными, цельными или слабозазубренными мясистыми листьями, имеющими мелкие прилистники.

Мясистые листья расположены на ростовых побегах пучками по 2–6 шт. Цветки обоеполые, актиноморфные 4–5-членные, собраны в рыхлые соцветия. Чашечка маленькая, зубчатая, образована мясистыми сросшимися при основании чашелистиками, остается при плодах. Лепестки свободные, створчатые и вогнутые, белые, реже бледно-желтые. Тычинок 10–15, пять из них расположены супротивно чашелистикам, остальные – лепесткам. В отличие от парнолистниковых, шиловидные нити тычинок при основании без язычковых придатков. Гинецей состоит из трех плодолистиков. Завязь трехгнездная, в каждом гнезде по одному семязачатку. Цветет в мае–июне, плодоносит в июле–августе. Плод – сочная костянка. Семена без эндосперма» (Трифенова, 1981).

Селитрянковые опыляются жуками, пчелами и рядом других насекомых. В опылении большую роль играют жуки из рода *Rhaebus*. Сочные сладковатые плоды охотно поедаются различными животными, которые их и распространяют (Петров, 1972).

Селитрянка Шобера – фреатофит, т.е. для нормального развития данного растения необходима связь ее корней с грунтовыми водами или с руслами временных водотоков. По внешней окраине солончаков, образуют чистые заросли. Селитрянка обладает большой солеустойчивостью, поэтому ее местообитания приурочены к сильно засоленным пескам с неглубоким уровнем залегания грунтовых вод (2–7 м). Листья растения накапливает до 57% солей с преобладанием хлоридов (Акжигитова, 1982).

Диаметр кроны кустов селитрянки до 5–6 м, с густо расположенными, но тонкими ветками, которыегибаются дугообразно вниз. По мере роста кусты в условиях пустынь и полупустынь засыпаются песком и вокруг них образуются песчаные курганы. На поверхности таких курганов лежат ветки селитрянки, обеспечивая хорошую защиту от раздувания холма ветром.

На засыпанных землях ветках поодиночке или пучками развивается большое количество придаточных корней протяженностью около 1,5 м. Единичные корни уходят вглубь на 0,8–1 м, но в тяжелые горизонты почвы не проникают.

Корневая система селитрянок изучена у экземпляров разного возраста. У сеянцев по мере роста происходит быстрое развитие главного корня, а также образование и рост боковых корней, которые располагаются по всему главному корню. Надземная часть однолетнего растения имеет высоту всего 5–7 см. Главный корень при этом за один год проникает вглубь на 25–30 см, боковые корни распространяются горизонтально на 10–15 см. Быстрый рост главного корня наблюдается до 4–5-летнего возраста, углубляясь на 1–1,5 м. В дальнейшем рост главного корня замедляется, а боковые корни продолжают свое развитие. У взрослых растений корневая система мощная. После 10–12 лет способность к ветвлению корней у селитрянки падает, образование поглощающих корней прекращается, большинство мелких корней

отмирает. Старые кусты имеют всего 3–4 крупных боковых корня с радиусом распространения около 5 м.

Таким образом, корневая система селитрянки очень пластична и изменчива в зависимости от условий местообитания. Благодаря экологической пластичности и способности к образованию придаточных корней этот вид является хорошим пескоукрепителем, особенно для закрепления подвижных песков (Румянцева, 1953).

Селитрянка в природе чаще всего размножается семенами. Семена у селитрянок обладают высокой степенью покоя и могут оставаться жизнеспособными в сухих песчаных почвах в течение долгого периода до наступления благоприятных для прорастания условий (Li and Tu, 1991). В природе семена селитрянки обычно прорастают весной в период максимального и более или менее постоянного увлажнения почвы (Петров, 1964).

Вопросы жизнеспособности и прорастания семян *N. schoberi* мало изучены и имеющиеся данные противоречивы (Григорьев, 1952; Бородина, 1970; Банаев, Томошевич, 2013; Suleiman et al., 2008; Commander et al., 2009; Zeng et al., 2010). Некоторые аспекты данной проблемы позволяет решить метод культуры ткани. Метод эмбриокультуры при выращивании видов селитрянки в условиях *in vitro*, оказался более перспективным, чем традиционные методы (Sudharsan et al., 2003; Zhelezniichenko et al., 2016; Банаев и др., 2015). Применение семян в качестве первичных эксплантов позволяет избежать соматональной изменчивости, а также использовать жесткие схемы стерилизации и высокотоксичные антисептики (Новикова и др., 2008).

Для увеличения количества прорастающих семян у видов рода *Nitraria* применяется метод тепловой обработки с использованием переменной температуры 25/35°C (Николаева и др., 1999; Zeng et al., 2010). Свежесобранные семена селитрянки прорастают и без какой-либо предварительной подготовки (Григорьев, 1952; Бородина, 1970). Для зрелых семян кратковременная стратификация (две недели) оказалась малоэффективной (Николаева и др., 1999). Резко снижается всхожесть семян после длительного хранения в комнатных условиях (Банаев и Томошевич, 2013). По итогам этих данных можно предположить, что у семян селитрянки в процессе длительного хранения и высыхания увеличивается глубина покоя, что является механизмом адаптации вида и указывает на связь вида с пустынными местообитаниями. Количество прорастающих длительно хранившихся семян *N. schoberi* увеличивается и при сочетании химической скарификации с обработкой материала гиббереллиновой кислотой.

Наиболее полно особенности размножения *N. schoberi* семенами в полупустынях Центрального Казахстана (Караганда, Прибалхашье) освещены в статье Г. В. Григорьева (1952 в). Автор считает лучшим сроком для посева семян – осень, а при весеннем посеве необходимо

проводить предпосевное замачивание семян в воде в течение 2–3 суток. Глубина заделки семян должна быть 2–2,5 см. Посев лучше проводить на засоленных солончаковых песчаных почвах при хорошем их увлажнении, с чем был согласен и Петров (1964).

Вегетативное размножение селитрянки может осуществляться укорененными в питомниках черенками или же ветками, укоренившимися в естественных условиях. Умеренная заготовка части укоренившихся веток не влияет отрицательно на рост куста, так как селитрянка легко образует поросль, даже если куст срублен целиком (Румянцева, 1959). При искусственном вегетативном размножении растения начинают цвести, и плодоносить на второй год (Трифонов, 1981). По данным М. П. Петрова (1950) и Г. В. Григорьева (1952), селитрянка в культуре успешно размножается черенкованием.

Многие кустарники и деревья в засушливых районах мира играют важную роль в защите почв, стабилизации ее перемещения под воздействием ветра или воды, служат источником корма для животных и топливом для местных жителей, а также обладают лечебными и пищевыми качествами (Crisp, Lange, 1976; Thalen, 1979; Nobel and Franco, 1989; Ayyad and El-Ghareeb, 1982; Tarek, 2011). В настоящее время к этим видам возрастает интерес и из-за высокого содержания в них биологически активных соединений. Эти вещества проявляют сильную антиоксидантную, противомикробную, противовоспалительную и противоопухолевую активность и, следовательно, имеют ключевое значение в профилактике различных заболеваний и процессов старения. Наличие биологически активных веществ объясняет и факт использования *N. schoberi* в народной медицине (Ksouri и др. 2011).

Введение селитрянки в культуру на солончаках, селекция на количество и качество плодов могут привести к созданию нового ценного плодово-ягодного растения, не только способного мириться с избыточным засолением почвы, но и находящего в нем силы для более интенсивного развития и жизнестойкости (Кременской, 1953).

Наиболее активно исследования селитрянки ведутся в странах, где актуальной является проблема засоленных почв и опустынивание – Австралии, Алжире, Египте, Израиле, Кувейте, Китае (Suleiman et al., 2008; Commander et al., 2009; Zeng et al., 2010).

Разные виды селитрянок имеют различное хозяйственное значение. Самой ценной в этом отношении является селитрянка Шобера. К сожалению, в нашей стране это растение пока не нашло нужного применения в агролесомелиорации (Петров, 1964). Это растение способно полнее использовать запасы почвенной влаги, формировать сравнительно высокую кормовую продукцию на деградированных засоленных почвах и выполнять средообразующую роль, понижая уровень грунтовых вод и способствуя рассолению почвы (Мамедов и др., 2009).

Селитрянка Шобера – кустарник со съедобными плодами, способный расти на засоленных почвах, выдерживать дефицит влаги, укореняться и восстанавливаться после

значительного засыпания песком. Поэтому этот вид представляет значительный интерес в защитном лесоразведении и зеленом строительстве, особенно в засушливых регионах (Zhao et al., 2002; Suleiman et al., 2008; Петров, 1950; Le Houerou, 1980; Heneidy, 1996; Лява, 1948; Кременской, 1953; Румянцева, 1953; Бадгаа, 1978; Воронкова и др., 2017).

Например, на территории Ирана было проведено исследование, которое показало способность кустов *N. schoberi* к закреплению подвижного грунта, что является наиболее экологически приемлемым и долговечным способом (Zaremehrijardi et al., 2007; Honarjoo et al., 2010; Mojiri et al., 2011; Amiraslani and Dragovich, 2011).

В исследованиях, проведенных в Средней Азии отмечена чрезвычайная перспективность селитрянки в качестве декоративного (Жемчужников, 1951; Бабаев, 1953), мелиоративного (Кременской, 1953; Румянцева, 1953), ценного плодового (Крупенников, 1944; Григорьев, 1952; Петров, 1964; Бадгаа, 1978) и лекарственного (Ибрагимов и др., 1983; Османов и др., 1982; Halim, Saad, 1995; Панкова и др., 1996; Кузьмина, Трешкин, 2011; Каверин, Салимов, 2000; Шеримбетов и др., 2015; Zeng et al., 2010; Банаев и др., 2014) растения.

Сладковато-солоноватые плоды селитрянки Шобера богаты аскорбиновой кислотой и используются в различных регионах местным населением в пищу в свежем и переработанном виде (Прежевальский, 1875; Комаров, 1908; Трифонова, 1981; Базарон, Асеева, 1984; Lu et al., 2009; Zhang et al., 2010; Geng et al., 2008; Банаев, Ямтыров, 2014; Kassas and Girgis, 1965). Питательная ценность плодов селитрянки обусловлена наличием в них сахаров, протеинов, аминокислот, витаминов, пектинов, минеральных элементов и пр. (Бадгаа, 1978; Zulfiya, 2008; Gao et al., 2002; Zhou and Wu, 2006; He et al., 2007). Изучен также состав масел плодов и летучих выделений стеблей с целью применения в медицине и пищевой промышленности (Zhu et al., 2006; Wang and Kang, 2009).

Плоды, семена и особенно листья *N. schoberi*, часто используются в народной медицине как спазмолитическое средство, которое содержит стиролы, жирные кислоты, алкалоиды и флавоноиды (Шакаримова и др., 2017; Suo and Wang, 2010; Hadj et al., 2011; Levent, 1988). Плоды *N. schoberi* показывают перспективность использования в качестве новых лекарственных средств с антибактериальным, антиоксидантным, противогрибковым действием (Sharifi-Rad и др., 2015). Из высушенных плодов *N. schoberi* проведен биологический синтез наночастиц серебра и золота, что представляет большой интерес благодаря широкому спектру применения в наномедицине. Содержание алкалоидов в листьях селитрянки выше, чем во всех остальных органах растения и достигает максимума в период плодоношения (Zaree et al., 2013).

В некоторых районах Казахстана свежие плоды *N. schoberi* считаются лакомством и заготавливаются впрок (Киреевский, 1874; Сумневич, 1942). Урожайность плодов довольно значительна, и с одного куста можно собрать около 1 кг свежих костянок. С древних времен

казахи использовали селитрянку в производстве мыла, так как она богата щелочью, в золе растения содержится углекислый калий (Ботанические ..., 2017).

Селитрянка Шобера является красивым декоративным кустарником, особенно в период цветения, когда кусты бывают почти сплошь покрыты кистями белых цветов, и во время плодоношения кусты расцветаются сначала красными, а потом темно-фиолетовыми гроздьями плодов (Петров, 1964). Компактные, колючие и сравнительно невысокие (до 1,5 м) кусты селитрянки используют в живых изгородях (Крупенников, 1944).

Местное население издавна использовало *N. schoberi*, наряду с другими галофитными растениями, для получения кристаллической углекислой соды и поташа. С этой целью ветки с листьями сжигались, и получавшаяся спекшаяся зола «ичкара» вываривалась в котлах. Ичкара содержит до 50–60% водорастворимых солей (Петров, 1964).

Из листьев *N. schoberi* в Отделе растительных ресурсов Ботанического института Академии Наук СССР был получен весьма прочный клей, не уступающий столярному. Также горькие мясистые листья используются в качестве припарки (Jafri and El-Gadi, 1977; Shaltout et al., 2003).

Съедобны плоды и других селитрянок. Например, плоды селитрянки Бийярдье (*N. billardiarei*) весьма любимы жителями Австралии. Листья, плоды и семена *N. tangutorum* часто используются в народной медицине как спазмолитические, антинейропатические и антиаритмические агенты (Xing, 1991), для лечения проблем селезенки и желудка (Duan et al., 1999), гипертонии и нарушения менструального цикла (Senejoux et al., 2012; Bakri et al., 2014; Zhang, 2013). *N. retusa* является одним из основных кустарников в степях, пустынях и солончаках западного побережья Средиземного моря, Синая и Аравийского полуострова (Helmy et al., 1996; Shaltout, 2003; Suleiman et al., 2008), и изучалась с позиции геоботаники (El-Ghareeb, 1975; Sharaf, 2000), экономического значения для полупустынных и пустынных стран, в обогащении почв минеральными веществами, рассолении и фиторемедиации почв (Khalaf et al., 1995; Abo El-Nil et al., 1997; Amin, 1998;), использования животными и человеком плодов (El-Shaer et al., 1997; Haddi et al., 1999; Stoate, 1995; Batanouny, 1994) и вегетативной части (Chaieb и Boukhris, 1998; Ksouri et al., 2011), адаптационных механизмов (Zohary, 1973; Mosallam & Abd El-Maksoud, 1996; Ahmed, 2002;) и способов выращивания (Moustafa et al., 1996; Harrouni et al., 1999).

Виды растений, имеющие лекарственное, декоративное, а также пищевое значение подвергаются истреблению и сокращению ареала (Сальников и др., 2005). *N. schoberi*, как один из видов, имеющих хозяйственное значение, вследствие интенсивного использования сокращает свой ареал и численность популяций, что привело к включению ее в Красные книги разных регионов и стран (Красная... Армении, 2010; Красная... Волгоградской обл., 2017;

Красная...Дагестан, 2020; Красная...Калмыкии, 2014; Красная...Ростовской обл., 2014; Красная...Грузинской ССР, 1982; Красная...Крым, 2015; Красная...Омской обл., 2015; Красная...Самарской обл., 2007; Червона..., 2009; Корчиков и др., 2009; Саксонов и др., 2012; Серова и др., 2014).

Несмотря на перечисленные литературные источники, природные популяции, их структура, значение и химические компоненты видов *Nitraria* до настоящего времени остаются мало изученными. И необходимо комплексно использовать растения видов этого рода, которые могут мириться с самыми неблагоприятными почвенными условиями засоленных пустынь.

ГЛАВА 2 УСЛОВИЯ, МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1 Объекты и районы исследований

Территорию Дагестана условно делят на четыре физико-географические районы: Высокогорный, Внутреннегорный, Предгорный и Низменный (Львов, 1964; Алексеев, 1983; Зонн, 1940; Гвоздецкий, 1954; Гюль и др., 1959; Акаев и др., 1996).

Высокогорный Дагестан образован крупными горными массивами: Снеговым, Богосским, Нукатль, Дюльтыдаг и др. Климат здесь менее континентальный и более влажный, со средним количеством осадков 600 мм, большая часть которых выпадает с апреля по октябрь. Среднегодовая температура воздуха составляет $+7^{\circ}\text{C}$. Почвы представлены, в основном, горно-луговыми (остепненные, черноземовидные, дерновинные), горными бурыми лесными (Залибеков, 2010).

Внутреннегорный Дагестан представляет собой сильно расчлененную сложную складчатую горную систему. По данной территории протекают реки: Андийское Койсу, Аварское Койсу, Кара-Койсу и Казикумухское Койсу, а на юге река Самур (Чиликина, Шифферс, 1962).

Внутреннегорный Дагестан по геоморфологическому происхождению можно разделить на южный (сланцевый), сложенный юрскими сланцами и северный (известняковый), сложенный верхнеюрскими известняковыми и меловыми отложениями.

Климат здесь в целом континентальный, с умеренно холодной зимой и умеренно теплым летом (с ярко выраженной засушливостью на склонах южной экспозиции), но в тоже время отличается резкой дифференциацией. Среднегодовое количество осадков 330–380 мм, среднегодовая температура $+10^{\circ}\text{C}$, с колебаниями в течение года от -2°C в январе до $+21^{\circ}\text{C}$ в июле (Акаев, 1996; Чиликина, Шифферс, 1962). Сухость климата Внутреннегорного Дагестана объясняется его орографическими барьерами. Почвы представлены субальпийскими горно-луговыми остепненными и черноземовидными почвами, широко распространены горные бурые лесные и аллювиальные почвы (Почвенная ..., 2005).

Растительность Внутреннегорного Дагестана представлена лесными, луговыми и горностепными сообществами. В нижнем поясе распространены группировки нагорных ксерофитов: доминируют злаки, разнотравье складывается из представителей петрофильной флоры, обильно встречаются кустарники.

Во Внутреннегорном Дагестане размещены две экспериментальные базы Горного ботанического сада, где были проведены работы по интродукции объекта нашего исследования – *N. schoberi*.

Цудахарская экспериментальная база (ЦЭБ) расположена на высоте 900–1100 м над ур. моря, в Левашинском районе в окрестности села Цудахар. Среднее количество осадков – 440 мм, средняя годовая температура +6,9°C. Относительная влажность воздуха 72%. В почвенном покрове преобладают известковые почвы.

Гунибская экспериментальная база (ГЭБ) на высоте 1600–2000 м над ур. моря. Территория ГЭБ по рельефу и геологическому строению относится к известняковой части, образованной преимущественно меловыми и юрскими известняками. Среднее количество осадков 620 мм, средняя годовая температура +6,6°C. В почвенном покрове преобладают субальпийские горно-луговые и черноземовидные почвы.

Предгорный Дагестан с высотами 300–800 м над ур. моря представлен хребтами складчатого типа, сложенными в основном третичными рыхлыми породами (Чиликина, Шифферс, 1962). Почвы каштановые и бурые лесные (Баламирзоев и др., 2008). Климат умеренно-континентальный с умеренно-холодной зимой и влажным теплым летом (Эльдаров, 1984). Средние годовые температуры изменяются от +9°C до +12°C (Чиликина, Шифферс, 1962). В среднем за год выпадает 600–800 мм осадков (Акаев, 1996).

Низменный Дагестан состоит из территорий Терско-Кумской, Терско-Сулакской и Приморской низменностей, представляющие юго-западное окончание Прикаспийской низменности. Высоты данной территории колеблются в пределах от -29 до 300 м над уровнем моря. Низменный Дагестан занимает половину площади республики, и вытянут меридианально на 400 км, примыкая на севере к умеренному поясу, а на юге – к субтропикам.

Климат Низменного Дагестана характеризуется жарким сухим летом (средняя температура июля +24°C – +25°C) и относительно теплой зимой (0°C – +4°C). Среднее годовое количество осадков 350–400 мм. Снежный покров маломощный и неустойчивый, с продолжительностью 20–50 дней (Чиликина, Шифферс, 1962; Акаев и др., 1996).

Почвы Низменного Дагестана представлены разными типами почв. Главными из которых, являются: светло-каштановые, луговые, лугово-болотные, песками солонцовыми и солончаковыми почвами (Зонн, 1940; Алексеев, 1983; Акаев и др., 1996; Баламирзоев и др., 2008).

Объектами исследования послужили природные популяции *N. schoberi* в Низменном (Кумская, Алтауская, Сулакская, Папаская) и Внутреннегорном (Ботлихская, Кванхидатлинская) Дагестане (таблица 1) (Гаджиатаев, 2018Б). Внутреннегорные популяции

географически изолированы от всех остальных мест произрастания *N. schoberi* Андийским, Салатау и Гимринским хребтами.

Таблица 1 – Некоторые характеристики изученных мест произрастания *N. schoberi* в Дагестане

Популяции	Административный район	Ближайший населенный пункт	Географические координаты	Высота над ур. моря, м.	Площадь, га	Численность популяции, особей.
Кумская	Тарумовский	-	44°51'36,0" 46°36'15,3"	-20	30	120
Алтауская	Кумторкалинский	Сафар-али	43°09' 364" 47°11' 867"	-23	40	200
Сулакская	Бабаюртовский	Сулак	43°17'28,5" 47°27'34,6"	-29	80	750
Папаская	Каякентский	Новокаякент	42°19'54,7" 48°05'11,3"	-22	70	450
Ботлихская	Ботлихский	Ботлих	42°39'25,5" 46°11'58,6"	800	2	82
Кванхидатлинская	Ботлихский	Кванхидатли	42°39'51,9" 46°16'49,8"	680	8	300

Примечание: Графа «географические координаты»: первая строка – северная широта; вторая – восточная долгота.

Материал для изучения изменчивости признаков вегетативных и генеративных органов кустов *N. schoberi* проводился в шести популяциях (таблица 1). Популяции для изучения были выбраны с учетом охвата всей территории Дагестана. Другие популяции (из числа выявленных) находятся в пределах тех же условий, что и изученные.

В Красной книге Дагестана 2009 года указано, что выявлено «более десяти» изолированных и удаленных друг от друга по местам произрастания популяций *N. schoberi* (рисунок 2). Из указанных в Красной книге мест произрастания, селитрянки нами обнаружена только в трех: ботлихская, кванхидатлинская и алтауская (обведены на карте синим цветом). В пяти местах произрастания, указанных для территории Терско-кумской низменности и в двух местах произрастания, указанных для Терско-Сулакской низменности нами селитрянка не обнаружена. Отсутствие растений селитрянки на местах произрастания указанных в Красной книге, мы связываем с ужесточением условий среды и с усилением антропогенной нагрузки – хозяйственное освоение под сельхозкультуры или перевыпас.

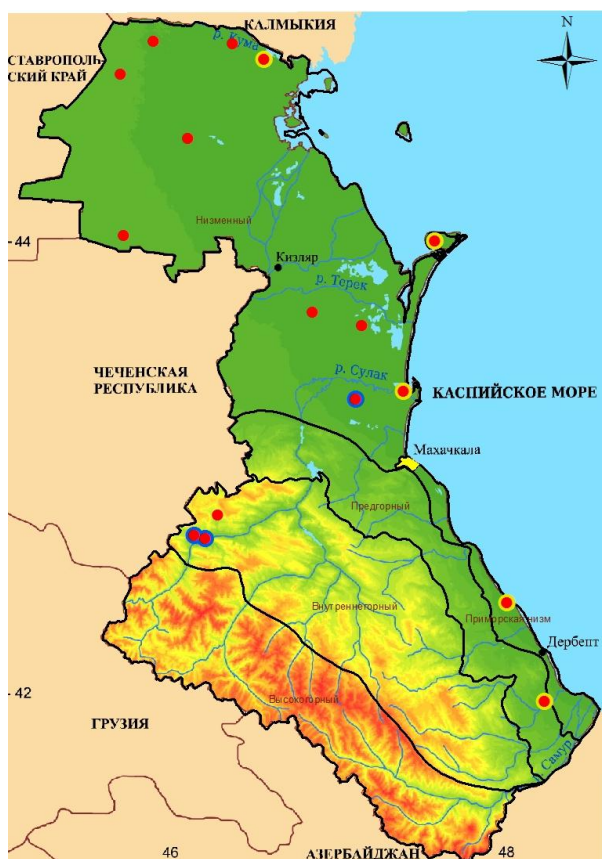


Рисунок 2 – Выявленные места произрастания популяций *N. schoberi* на территории Дагестана

В ходе экспедиционных выездов нами обнаружены 3 неизвестных ранее места произрастания *N. schoberi* (на карте обведены, желтым цветом): кумская, сулакская и папаская.

Еще одно новое место произрастания селитрянки в 2019 году обнаружил старший научный сотрудник Карадагской научной станции им. Т. И. Вяземского – природного заповедника РАН – филиала Института биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН энтомолог Александр Фатерыга в окрестности с. Рубас (<https://www.plantarium.ru/page/image/id/618442.html>).

Последняя точка произрастания характеризуется единичными кустами *N. schoberi* удаленными друг от друга на большие расстояния: точная площадь и численность популяции уточняются.

Кроме того, в ходе экспедиции на остров Чечень в Каспийском море доцентом кафедры биологии и биоразнообразия, к.б.н. А. А. Теймуровым (ДГУ, Институт Экологии и устойчивого развития) обнаружена еще одна локальная точка произрастания *N. schoberi*. По данным, представленным А. А. Теймуровым и данным дистанционного зондирования Земли, установлена примерная площадь данного участка (30 га) и численность (200 кустов) *N. schoberi*.

Изучение особенностей размножения (семенной и вегетативной), всхожести семян, развития сеянцев, интродукция живых растений проводились на экспериментальных базах (Цудахарская и Гунибская) Горного ботанического сада.

Материалом для изучения анатомического строения вегетативных органов у кустов *N. schoberi* послужили сборы, сделанные в Сулакской популяции Дагестана; рендомизированно отобраны по 10 образцов листьев, стеблей и корней.

2.2 Методы исследований

Методика изучения популяционной изменчивости N. schoberi

Для характеристики внутрипопуляционной изменчивости в каждой популяции рендомизированно отбирали с 10 кустов по 10 побегов, у которых изучались: длина годовичного прироста, число междоузлий, число листьев, число цветков, длина листа, ширина листа, и признаки плода и семени: длина, ширина, масса и количество. Так как размеры листьев у кустов *N. schoberi* изменяются в широких пределах, для измерений они были разделены на три фракции: крупные >1,8 см, средние 0,5–1,8 см и мелкие <0,5 см.

Для более содержательной интерпретации полученных данных выведены индексы: индекс формы листа, как отношение показателей ширины к длине этих органов и эффективность плода, как отношение массы семени к массе плода в %; плодоцветение, как отношение числа плодов к числу цветков в %.

Для учета признаков при изучении межпопуляционной изменчивости сравнивались все те же признаки, что и при изучении внутрипопуляционной изменчивости.

Морфологические признаки видов изучали путем элементарных измерений. Весовые признаки измерялись на электронных весах «Ohaus» с точностью до 1 мг, размерные – штангенциркулем с точностью до 0,1 мм. Для статистической обработки данных была использована программа Statistica 5.5 и пакет офисных программ «Microsoft–2003» (Excel) с использованием приемов корреляционного, дисперсионного, регрессионного и дискриминантного анализов. Оценка изменчивости признаков проводилась по шкале уровней изменчивости Мамаева (1973).

Изучение форм популяционной изменчивости осуществлялось с учетом методических разработок, содержащихся в работах М.М. Магомедмирзаева (1975, 1990), С.А. Мамаева (1973).

Изучение популяции *N. schoberi* проводилось согласно методике мониторинга и оценки состояния ценных ботанических объектов (Клинкова, 2010), а также методическим указаниям по ведению Красных книг субъектов РФ (Методические..., 2004).

Для изучения численности особей *N. schoberi* на исследуемых территориях были заложены учетные площадки 20×20 м. (Корчагин, 1964).

Дестабилизирующие и лимитирующие факторы, действующие на *N. schoberi* определены с помощью визуальной оценки.

Географические координаты (высота над ур. моря, широта, долгота) определены спутниковым навигатором «Garmin».

Методика изучения онтогенеза и возрастной структуры популяций N. schoberi.

Биоморфологическое описание структуры куста *N. schoberi* проводили согласно классификациям М. Т. Мазуренко, А. П. Хохрякова (2010).

Периоды и возрастные состояния выделяли согласно периодизации онтогенеза растений, предложенной Т. А. Работновым (1950) и дополненной А. А. Урановым (1975), а также сведений, приведенных в работах ряда авторов (Прокопьева и др., 2000; Мазная, 2001).

Для описания возрастного состояния на основе комплекса количественных и качественных морфологических и биологических признаков использовали по 30 кустов *N. schoberi* из каждой популяции.

Изучение всхожести семян проводили на посевах семян *N. schoberi* в различных климатических условиях (ГЭБ, ЦЭБ, г. Махачкала) по следующим вариантам: посев свежесобранных семян в открытый грунт осенью, весенний посев семян после стратификации и без стратификации. Количество посеянных семян в каждом варианте составляло 100 шт. в пяти повторностях. Всходы получены только на ЦЭБ (1100 м над ур. моря) у семян, собранных в изолированной Внутреннегорной ботлихской популяции. Также был проведен посев в изолированные емкости с изменением состава почвы в 4 вариантах (контроль (грунт универсальный «Фаско»), с солью (4% – раствор NaCl), с минеральным удобрением (нитроаммофоска) (4 % – раствор) и органическим удобрением (30% – перегной) для изучения особенностей прорастания семян и-дальнейшего развития сеянцев.

Исследование сеянцев включало морфологическое описание всходов и ювенильных растений, фиксировалось появление первых настоящих листьев, высота сеянца, количества скелетных ветвей и побегов второго порядка. Посев семян, фенологические наблюдения, измерение биометрических показателей сеянцев проводилось с точностью до 1 мм ежемесячно в течение вегетационного периода по общепринятой методике (Программа..., 1999).

Для определения урожайности и ресурсного потенциала у растения *N. schoberi* заложены по 30 ПП (20×20 м.), где на каждой ПП учитывалось число кустов. Проводился учет числа скелетных ветвей на каждом кусте. Плоды для учета сырой и сухой массы отбирали с трех модульных веток одной скелетной ветви каждого куста.

Методика изучения анатомического строения вегетативных органов N. schoberi.

Для изучения анатомического строения вегетативных органов у кустов *N. schoberi*, взяты по 10 образцов листьев, стеблей и корней. Лист при этом отбирали самый развитый с ростового побега с северной стороны крон кустов на высоте 1,5 м от земли в фазу его полного формирования.

Собранные вегетативные органы фиксировали в 70 % растворе спирта с глицерином (5 %). Приготовление микропрепаратов проводили по общепринятой методике анатомических исследований (Барыкина и др., 2004), описание и характеристику основных структурных элементов тканей – в соответствии с разработками И. А.Самылиной, О. Г. Аносовой (2007) и Н. А. Анели (1975).

Морфометрические параметры тканей и клеток определяли на оптическом микроскопе Levenhuk D870T с помощью окуляр-микрометра. Фотографии сделаны с помощью оптического микроскопа Ломо–АТ 054 и видеоокуляра DCM 510 SCOP.

Методики фитохимического изучения плодов N. schoberi.

Для количественного определения суммы флавоноидных соединений использована методика дифференциальной спектрофотометрии, основанная на реакции комплексообразования с раствором алюминия хлорида в нейтральной и слабокислой среде, являющаяся селективной для флавоноидных соединений, позволяющая определить их содержание в присутствии сопутствующих веществ (Государственная ..., 1989).

Для количественного определения антоцианов в сырье используется спектрофотометрический метод, основанный на измерении оптической плотности красного раствора антоцианов, извлекаемых из растительного сырья, в перерасчете на 3-глюкозид цианидина ($\lambda_{\text{макс.}}=490$ нм) (Купчак и др., 1995).

Определение суммарного содержания антиоксидантов проводили амперометрическим методом на приборе «Цвет Яуза 01–АА» по методике А. Я. Яшина (2008). Суммарное содержание антиоксидантов выражали в мг/г воздушно сухого сырья, в пересчете на галловую кислоту.

ГЛАВА 3 СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ *N. SCHOVERI* В ДАГЕСТАНЕ

3.1 Изменчивость признаков вегетативных и генеративных органов

3.1.1 Внутрипопуляционная изменчивость признаков

В разделе приведена информация о внутрипопуляционной изменчивости признаков вегетативных и генеративных органов шести популяций *N. schoberi*, произрастающих в пределах территории республики Дагестан.

Алтауская популяция

«Алтауская популяция занимает территорию площадью 40 га в окрестностях Алтауского озера Прикаспийской низменности. Численность популяции 200 взрослых особей. Рельеф представлен здесь буграми, понижениями и ровными участками, сформированными экзогенными процессами (вымывание и выветривание), материнские породы сложены аллювиальными отложениями (суглинками и глинами). Климат здесь в целом умеренно теплый с более или менее выраженной континентальностью: средняя годовая температура +12,3°C, средняя температура теплого периода +19,3°C, а холодного периода +2,4°C. Среднее количество осадков составляет 335 мм, с осенним их максимумом (196 мм) (Акаев, 1996). Почвы лугово-каштаново-солонцеватые (Баламирзоев, 2008). Окрестности изученной популяции используются местным населением как пастбища.

Особенности кустов по признакам побега и листа

«У кустов средний прирост годичного побега с 2013 по 2015 гг. снизился, при высокой изменчивости показателей CV (67,4–103,7%) (таблица 2). Это может быть объяснено разным возрастным составом популяции, в основной массе достигших своего биоморфологического максимума и угнетенным состоянием большинства кустов в связи с деградированным состоянием участка из-за перевыпаса скота. Длина генеративных побегов меньше, чем вегетативных, ниже у первых и изменчивость (CV 15,6–27,7 и 31,1–103,7% соответственно).

По длине вегетативного побега различия между кустами подтверждены на высоком уровне значимости ($P < 0,001$). Влияние условий года на эти различия, выше и составляет 23,7 %, чем влияние особенностей самих кустов – 16,2 % (таблица 2). По длине генеративного побега, наоборот, выше различие, связанное с особенностями кустов (41,0 %).

Таблица 2 – Изменчивость некоторых признаков растений *N. schoberi* в алтауской популяции (6 кустов, n-180)

Длина вег. побега по годам, см			Длина ген. побега, см	Число междоузлий, шт.		Признаки групп листьев, см					
						мелкие			крупные		
2013	2014	2015	2015 г.	ген	вег	д	ш	i	д	ш	i
12,7	7,5	4,4	4,6	5,0	5,7	0,2	0,1	69,3	2,1	0,5	23,8
67,4	103,7	84,1	28,5	19,8	70,8	44,7	20,9	38,5	16,0	21,1	18,7
F	19,65		31,31	2,02		0,94	0,60	1,18	4,29	1,58	2,08
h^2 , %	23,7***		41,0***	0		0	0	1,7	24,8**	5,5	9,8*

Примечание: верхняя строка: $\bar{x}$ – среднее значение показателей кустов, нижняя строка: CV – коэффициент вариации показателей кустов, %; ген – генеративные, вег – вегетативные; д – длина, ш – ширина, i – индекс формы; F – критерий Фишера, h^2 – доля влияния фактора; * – $P < 0,05$; ** – $P < 0,01$; *** – $P < 0,001$.

Количество междоузлий на генеративных побегах также оказалось относительно стабильным (CV 14,1–24,9 %), по сравнению с вегетативными побегами (CV 51,6–96,7 %) (Приложение А, таблица А1)

Длина крупных листьев изменялась в пределах 9,5–17,7 %, средних – 14,9–23,3 %, мелких – 35,4–70,2 %, т.е. происходит увеличение разброса показателей признака при уменьшении их общих размеров. Крупные листья имеют эллиптическую форму ($i=23,8$), тогда как мелкие листья более округлую ($i=69,3$), что говорит о меньшем колебании показателей признака «ширина листа» по сравнению с показателями признака «длина листа» при уменьшении размеров листьев.

Максимальный вклад в межкустовые различия вносит признак «длина крупных листьев» (24,8 %). Несколько меньший вклад внесли признаки «длина листьев средних размеров» – 14,3 %, «индекс формы листьев средних размеров» – 12,0 %, и «индекс формы крупных листьев» – 9,8 %. Ширина листьев средних и крупных листьев и все признаки мелких листьев на межкустовые различия не влияют.

Корреляционный анализ выявил достоверность связей только между 11 парами признаков листа (30,5 % от общего числа), из которых 19,4 % – положительные, а 11,1 % – отрицательные. Достоверная высокая положительная корреляция наблюдается между индексом формы листьев средних размеров и шириной листьев средних размеров (0,79), наибольшая отрицательная связь между длиной мелких листьев и индексом формы мелких листьев (-0,84) (таблица 3).

Положительные достоверные связи наблюдаются также между длиной и шириной всех трех групп листьев независимо от их размеров. Отрицательные недостоверные связи выявлены для длины листьев средних размеров со всеми признаками кроме ширины листа собственной группы.

Таблица 3 – Корреляционный анализ показателей признаков листа растений *N. schoberi* в алтауской популяции

Листья		Средние			Мелкие			Крупные	
		д	ш	i	д	ш	i	д	ш
Средние	ш	0,40*							
	i	-0,21	0,79*						
Мелкие	д	-0,01	0,06	0,17					
	ш	-0,23	0,03	0,20	0,46*				
	i	-0,05	0,02	-0,03	-0,84*	-0,02			
Крупные	д	-0,01	-0,01	0,00	0,29*	0,19	-0,28*		
	ш	-0,16	-0,04	-0,01	-0,04	0,09	0,04	0,50*	
	i	-0,18	-0,06	-0,04	-0,29*	-0,08	0,26*	-0,29*	0,68*

Примечание: д – длина; ш – ширина; i – индекс формы; * – $P < 0,05$; ** – $P < 0,01$; *** – $P < 0,001$.

Матрица классификации по результатам дискриминантного анализа выявила относительно высокий спектр разброса показателей признаков кустов. Суммарная точность при этом составила 51,7 %. Наиболее самоидентичными оказались 1-й и 6-й кусты (70 %), у остальных кустов этот показатель ниже (40–50 %) (таблица 4).

Таблица 4 – Классификационная матрица показателей признаков листа растений *N. schoberi* по результатам дискриминантного анализа

Кусты	Точность классификации, %	1	2	3	4	5	6
1	70,0	7	0	0	1	1	1
2	50,0	0	5	1	1	2	1
3	40,0	0	0	4	3	2	1
4	40,0	0	1	0	4	3	2
5	40,0	1	1	3	1	4	0
6	70,0	0	1	0	1	1	7
Общее	51,7	8	8	8	11	13	12

Особенности кустов по признакам плодов

Продуктивность и изменчивость признаков генеративных побегов, плодов и семян *N. schoberi* в алтауской популяции оценена по меристическим, линейным и весовым признакам.

Линейные показатели морфологических признаков плодов и семян имеют более низкую вариабельность, чем признаки вегетативных органов; самый низкий CV в целом по выборке отмечен по признаку «индекс формы семени» – 6,2 % (таблица 5).

По массе плода на общепопуляционном уровне и внутри кустов наблюдается средний уровень CV (от 16,3 до 31,1 %), что указывает на стабильность показателя продуктивности. Показатели CV числа плодов и числа цветков выше – 30,9–57,1 % и 17,6–44,1 % соответственно (Приложение А, таблица А2). Линейные признаки плодов и семян оказались более

константными, чем весовые и количественные, что объясняется их большей генетической детерминированностью.

Таблица 5 – Показатели признаков генеративных органов растений *N. schoberi* в алтауской популяции (средние 6 кустов, n-180)

Признаки									
число цветков, шт.		число плодов, шт.	плода			семени			эффект. плода, %
			д., мм	ш., мм	м., г	д., мм	ш., мм	м., г	
14,3		6,1	7,1	4,5	0,22	6,2	3,4	0,05	22,7
44,2		52,4	9,1	12,4	19,6	10,1	9,0	23,5	42,2
F	2,3	3,0	8,5	5,5	2,4	8,1	12,3	10,6	2,0
h ² , %	11,4*	16,9*	25,3***	13,1***	31,2*	33,4***	21,3***	19,9***	31,5*

Примечание: верхняя строка: $\bar{x}$ – среднее значение показателей кустов, нижняя строка: CV – коэффициент вариации показателей кустов, %; ген – генеративные, вег – вегетативные; д. – длина, ш. – ширина, i – индекс формы, м. – масса; F – критерий Фишера, h² – доля влияния фактора; * – P<0,05; ** – P<0.01; *** – P<0,001.

Дисперсионный анализ показал, что наибольший вклад в межкустовые различия вносят показатели «индекс формы семени» (15,4), «ширина семени» (12,3), «масса семени» (10,6), «длина плода» (8,5) и «длина семени» (8,1) (таблица 5). Эти признаки и определяют существующие различия между кустами в популяции: 27,8, 21,3, 19,9, 25,3, 33,4 % соответственно.

Доля влияния признаков «масса плода» и «эффективность плода» на межкустовые различия несколько выше (31,2 % и 31,5 % соответственно), хотя влияние это подтверждено на низком (0,05) уровне значимости (рисунок 3).

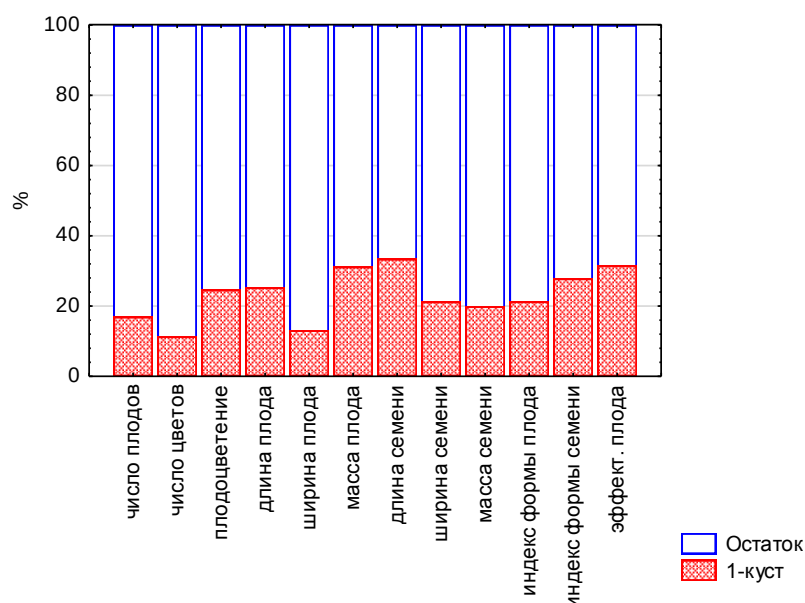


Рисунок 3 – Оценка вклада относительных компонент дисперсии по признакам плода и семени в межкустовые различия

По t-критерию достоверные различия подтверждены по 10 признакам из 12-ти между 2-м и 5-м кустами. Наибольшее сходство имеют между собой 4-й и 5-й кусты и различаются лишь по индексу формы плода. Наибольшее (73 %) различие между сравниваемыми кустами вносят признаки «ширина семени» и «индекс формы семени» (таблица 6), которые и наиболее стабильны по CV (4,6–8,8 % и 3,9–8,6 %).

Таблица 6 – Различие между кустами по признакам генеративных органов *N. schoberi* в алтауской популяции (по t-критерию)

Признаки	Кусты															Доля, %
	1/2	1/3	1/4	1/5	1/6	2/3	2/4	2/5	2/6	3/4	3/5	3/6	4/5	4/6	5/6	
Число плодов	1,9*					2,9**		2,1*		2,8*		2,6*			1,7*	40
Число цветков	2,9*	2,4*	1,9*	1,9*	2,7*			1,8*								40
Плодоцветение		3,8*				2,7*				3,4*	2,2*	3,5**				33
Длина плода	4,3**	5,3**		2,0*	6,3**		2,2*	2,2*		3,0*	3,1*			3,3*	3,4**	66
Ширина плода	4,0**	3,2*	2,1*		1,6*		2,4*	3,5**	2,6*		2,6*	1,7*				60
Масса плода			1,7*	1,6*			3,8**	3,1*	2,2*	3,9**	3,0*	2,0*		1,9*		60
Длина семени	2,9*	4,2**			5,9**		1,9*	3,0*		2,7*	4,1**			3,5**	5,2**	60
Ширина семени	6,7**	5,1**	3,7**	3,2*	3,5*	1,8*	3,5**	3,5*	4,7**		1,7*	2,8**				73
Масса семени	6,3**	6,6**	2,9*	4,1**	3,6**		3,2*	2,4*	3,6**	2,4*		2,9**				66
Индекс формы плода					2,3*			1,9*	3,7**			2,0*	1,8*	3,9**	1,7*	46
Индекс формы семени	5,1**		3,6**	5,1**	2,5*	2,8**			8,2**	1,7*	2,9*	3,3**		6,4**	8,3**	73
Эффект. плода						2,1*		2,3*	2,4*	3,1*	4,2**			3,2*	4,2**	46
Доля, %	66	58	50	50	66	41	50	83	58	58	66	66	8	50	50	

Примечание: * – $P < 0,05$; ** – $P < 0,01$; *** – $P < 0,001$.

На основе дискриминантного анализа получена классификационная матрица, которая выявила широкий спектр разброса показателей признаков генеративных органов, что и определило отсутствие полной самоидентичности изученных кустов.

Общепопуляционная суммарная точность классификации составила 68,3 %, что больше, чем при оценке по вегетативным признакам (51,7 %). Относительно высокие показатели, по генеративным признакам, как и по вегетативным, имеет 6-й куст (81,8 %), выделился и 5-й куст (90 %). Первый куст по вегетативным признакам имеет более высокую степень самоидентичности (70 %), чем по генеративным признакам (55,6 %) (таблица 7).

Таблица 7 – Матрица показателей признаков генеративных органов *N. schoberi* по результатам дискриминантного анализа

Кусты	Точность классификации, %	Кусты					
		1	2	3	4	5	6
1	55,6	5	1	0	3	0	0
2	60,0	0	6	2	1	0	1
3	60,0	0	1	6	1	2	0
4	60,0	0	0	1	6	2	1
5	90,0	0	0	1	0	9	0
6	81,8	0	0	1	1	0	9
Общее	68,3	5	8	11	12	13	11

Таким образом, в алтауской популяции *N. schoberi* все признаки вегетативных органов имеют высокую изменчивость, а весовые и количественные признаки генеративных органов относительно стабильны. Низкая вариабельность последних (кроме массы плода и семени) указывает на генетическую однородность популяции и независимость этих показателей от условий произрастания кустов и их индивидуальных различий.

По результатам дискриминантного анализа выявлено отсутствие 100 % сходства изученных кустов и широкий спектр разброса показателей признаков генеративных органов. По признакам генеративных органов наибольшая самоидентичность выявлена у куста под номером 5 (90 %), а по признакам вегетативных органов более самостоятельны первый и шестой кусты (по 70 %)» (Гаджиатаев, 2018 А; Гаджиатаев, Асадулаев 2018 А).

Сулакская популяция

«Территория, занимаемая сулакской популяцией, относится к Прикаспийской низменности и сложена аллювиальными отложениями различного механического состава и возраста, в большей части суглинками и песками. Сулакская популяция *N. schoberi* является самой большой из изученных популяций по площади (80 га). Численность 750 кустов. Расстояние от алтауской популяции до сулакской составляет около 30 км, их разделяет русло реки Сулак и прибрежные тугайные массивы. Рельеф представлен песчанно-илистыми курганами и буграми, сформировавшимися вокруг кустов *N. schoberi*, понижениями и ровными участками. Территория используется в качестве пастбища. Климат в целом умеренно теплый. Средняя годовая температура +11,6°C, средняя температура теплого периода +18,2°C, а холодного периода +2,1°C. Среднее количество осадков составляет 323 мм (Акаев, 1996). Почвы частично салончаки и пески (Баламирзоев, 2008).

Особенности кустов по признакам побега и листа

Признаки вегетативных органов *N. schoberi* в сулакской популяции различаются по абсолютным показателям и по степени вариабельности, что определяется генетическими особенностями, возрастом, виталитетом кустов и микроусловиями их произрастания (таблица 8) (Асадулаев, Гаджиатаев, Рамазанова, 2018; Гаджиатаев, Асадулаев, 2018Б).

Таблица 8 – Изменчивость некоторых признаков вегетативных органов у растений *N. schoberi* в сулакской популяции (10 кустов, n=300)

Длина вегетативного побега по годам, см			Длина ген. побега, см	Число междоузлий, шт.		Группы листьев по размерам, см					
						мелкие			крупные		
2013	2014	2015	2015г.	ген.	вег.	д.	ш.	i	д.	ш.	i
9,2	12,6	6,7	5,3	4,6	6,8	0,2	0,1	77,6	2,1	0,4	18,2
70,2	50,9	101,2	25,7	19,4	71,0	41,2	16,7	34,2	14,5	31,2	25,8
F	12,8		19,7	9,5		5,4	1,6	4,2	6,3	7,2	5,5
h ² , %	20,8***		27,7***	17,2***		30,7* **	5,9	24,5 ***	34,8* **	38,4* **	31,0* **

Примечание: верхняя строка: $\bar{x}$ – среднее значение показателей кустов, нижняя строка: CV – коэффициент вариации показателей кустов, %; F – критерий Фишера, h² – доля влияния фактора; ген. – генеративные, вег. – вегетативные; д. – длина, ш. – ширина, i – индекс формы; * – P<0,05; ** – P<0,01; *** – P<0,001.

Прирост годовичного побега у кустов за три учетных года характеризуется высоким разбросом показателей (CV 4,9–119,9 %), что связано, на наш взгляд, также как и в алтауской популяции с преобладанием в популяции разновозрастных особей и усиленной антропогенной нагрузкой на популяцию в связи с выпасом скота. Средний прирост за 2014 г. выше, чем в 2013 и 2015 гг., что возможно связано с большим количеством осадков в этот год (таблица 9). Длина генеративных побегов в целом меньше, соответственно ниже и их изменчивость (CV 17,0–27,0 %) (Приложение А, таблица А3).

Таблица 9 – Среднее месячное и годовое количество осадков (по данным Бабаюртовской метеостанции)

Годы	Месяцы												Годовое количество осадков
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	
2013	18,8	34,1	19,3	25,9	58,4	50,7	37,7	17,9	44,5	79,5	6,5	2,6	395,9
2014	101,9	14,7	7,6	26,6	33,1	19,3	25,1	1,8	76,6	68,7	64,8	17,7	457,9
2015	31,9	30,7	39,6	28,2	25,7	20,9	16,8	26,7	7,0	51,7	16,7	42,2	338,1

По длине вегетативного побега различия между кустами подтверждены на низком (* – P<0,05), а влияние условий года – на высоком уровне значимости (P<0,001) и влияние это значительное 20,8 %. По длине генеративного побега межкустовые различия также

подтверждены на высоком уровне значимости и составляют – 27,7 %. На вегетативных побегах число междоузлий естественно больше (6,8), но больше и их варьирование ($CV = 71,0$), чем на генеративных побегах (4,6 и $CV = 19,4$). Относительный вклад числа междоузлий в общую изменчивость составил $h^2 = 17,2$ %, что подтверждено на высоком уровне значимости.

По CV длина крупных листьев варьировала в пределах 6,9–14,6 %, средних 15,4–31,3 %, мелких 18,8–43,3 %. И здесь подтверждается тенденция увеличения разброса показателей признака при уменьшении их общих размеров.

Различие между кустами больше всего проявляется по ширине крупных листьев ($h^2 = 38,4$ %). Достаточно большие различия имеются по ширине листьев средних размеров ($h^2 = 37,1$ %), длине крупных листьев ($h^2 = 34,8$ %), индексу крупных листьев ($h^2 = 31,0$ %), длине мелких листьев ($h^2 = 30,7$ %), индексу мелких листьев ($h^2 = 24,5$ %), индексу средних листьев ($h^2 = 21,7$ %), длине листьев средних размеров ($h^2 = 14,1$ %). Признак «ширина мелких листьев» на межкустовые различия влияние не оказывает.

Выявлена достоверная взаимосвязь только у 30,6 % признаков листа, из которых 25,0 % – положительные, 5,6 % – отрицательные (таблица 10). Положительная и высокая корреляция наблюдается между показателями индекса крупных листьев и шириной этих же листьев (0,88), наибольшая отрицательная связь – между индексом мелких листьев и длиной этих же листьев (–0,93).

Средние положительные достоверные связи наблюдаются между показателями ширины и длины, индекса и ширины средних листьев – 0,71 и 0,54 соответственно, а также между показателями ширины и длины крупных листьев – 0,51.

Таблица 10 – Анализ корреляционных связей показателей признаков листа растений *N. schoberi* сулакской популяции

Листья		Средние			Мелкие			Крупные	
		д.	ш.	i	д.	ш.	i	д.	ш.
Средние	ш	0,71*							
	i	-0,16	0,54*						
Мелкие	д	0,09	0,12	0,09					
	ш	0,08	0,02	-0,06	0,13				
	i	-0,11	-0,14	-0,09	-0,93*	0,15			
Крупные	д	0,09	0,18	0,15	0,26*	0,06	-0,22*		
	ш	0,13	0,30*	0,27*	0,07	0,17	-0,02	0,51*	
	i	0,12	0,29*	0,24*	-0,05	0,17	0,08	0,04	0,88*

Примечание: д. – длина; ш. – ширина; i – индекс формы; * – $P < 0,05$; ** – $P < 0,01$; *** – $P < 0,001$.

Слабая положительная достоверная связь имеется между показателями длины крупных листьев с длиной мелких листьев (0,26), а также ширины и индекса крупных листьев с шириной и индексом средних листьев – 0,30, 0,29, 0,27 и 0,24 соответственно. Слабая отрицательная связь наблюдается между длиной крупных листьев и индексом мелких листьев – 0,22.

По результатам дискриминантного анализа выявлен относительно высокий спектр разброса показателей признаков куста. Суммарная точность составила всего 53,5 %. Наибольшую степень самоидентичности показал 8-й куст (80 %), у остальных кустов этот показатель ниже (таблица 11).

Таблица 11 – Матрица результатов дискриминантного анализа показателей признаков листа *N. schoberi*

Кусты	Точность классификации, %	Кусты									
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	60,0	6	0	0	0	1	2	1	0	0	0
2	77,8	0	7	0	0	0	0	0	1	0	1
3	60,0	0	1	6	0	0	0	1	0	2	0
4	20,0	1	1	4	2	0	1	0	0	1	0
5	30,0	3	0	0	1	3	0	2	1	0	0
6	40,0	0	0	0	0	0	4	3	3	0	0
7	50,0	0	0	1	0	0	3	5	1	0	0
8	80,0	0	0	0	0	0	2	0	8	0	0
9	70,0	0	1	0	0	0	1	0	0	7	1
10	50,0	0	2	2	0	0	0	0	0	1	5
Общие	53,5	10	12	13	3	4	13	12	14	11	7

Показатели расстояния Махаланобиса по признакам листа подтвердили наибольшее отличие куста № 8 от остальных кустов и сходство кустов №№ 6 и 7 между собой (таблица 12).

Таблица 12 – Показатели меры сходства кустов *N. schoberi* по признакам листа (расстояние Махаланобиса)

Кусты	1	2	3	4	5	6	7	8	9
2	10,25								
3	9,93	5,62							
4	5,43	4,37	3,73						
5	1,44	10,69	8,99	3,90					
6	6,62	9,19	7,52	6,09	4,82				
7	5,29	10,50	6,48	5,99	3,41	1,24			
8	13,91	10,15	11,07	9,74	10,73	2,32	5,68		
9	8,87	4,11	5,45	5,27	10,56	6,25	8,62	7,67	
10	10,33	4,18	5,38	5,65	12,52	9,11	11,82	11,84	1,36

Оценка кустов по признакам плодов и семян

Линейные показатели морфологических признаков плодов и семян растений *N. schoberi* как и в остальных популяциях имеют здесь более низкую вариабельность, чем весовые и количественные. Самая низкая изменчивость в целом по выборке отмечена у признака «ширина семени» (CV – 9,4 %) (таблица 13).

Таблица 13 – Изменчивость некоторых признаков генеративных органов у растений *N. schoberi* в сулакской популяции (10 кустов, n-300)

Признаки								
число цветков, шт.	число плодов, шт.	плода			семена			эффект. плода, %
		д., мм	ш., мм	м., г	д., мм	ш., мм	м., г	
19,0	8,3	8,0	5,1	0,16	7,4	3,7	0,07	40,9
33,0	53,6	12,1	15,3	37,9	13,1	9,4	26,9	19,0
F	4,4	4,4	11,1	35,2	28,6	71,5	13,1	30,8
h^2 , %	25,5** *	25,4***	54,9* **	38,3*** *	24,5* **	63,6* **	27,2*** *	41,4 ***

Примечание: верхняя строка: $\bar{x}$ – среднее значение показателей кустов, нижняя строка: CV – коэффициент вариации показателей кустов, %; д. – длина, ш. – ширина, м. – масса; F – критерий Фишера, h^2 – доля влияния фактора; * – $P < 0,05$; ** – $P < 0,01$; *** – $P < 0,001$.

По массе плода на общепопуляционном уровне и внутри кустов наблюдается относительно невысокий разброс показателей изменчивости (CV 12,5–37,9 %), что указывает на стабильность продуктивности кустов. Число плодов и плодоцветение изменяются больше (CV 15,5–53,6 % и 20,7–47,2 % соответственно) (Приложение А, таблица А4).

Из признаков плодов и семян наибольшую долю дисперсии в межкустовые различия внесли «длина семени» – 71,5, «ширина плода» – 35,2, «масса семени» – 30,8, «масса плода» – 28,6 и «индекс формы семени» – 22,5. Эти признаки и определяют существующие различия между кустами в популяции: 63,6, 38,3, 41,4, 24,5, 45,2 % соответственно. Большие различия между кустами (h^2), обнаружены по длине плода – 54,9 %, и плодоцветению – 41,3 %.

Различия по признакам «ширина семени», «эффективность плода», «число цветов», «число плодов», также существенны на высоком уровне значимости (рисунок 4).

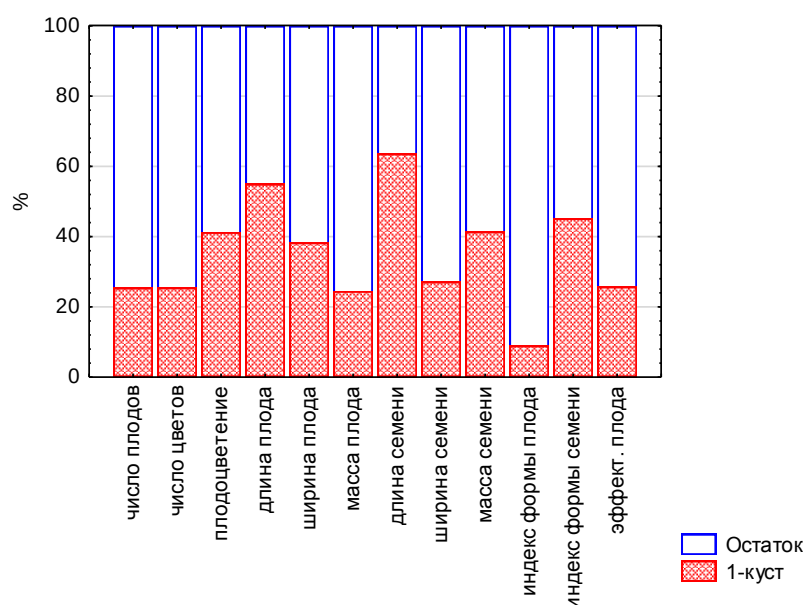


Рисунок 4 – Оценка вклада относительных компонент дисперсии признаков плода и семени в межкустовые различия

Корреляционный анализ выявил статистическую достоверность связей между 72,7 % генеративными признаками, из которых 42,4 % – положительные, 30,3 % – отрицательные (таблица 14). Это больше, чем по признакам листа, который выявил статистическую достоверность только у 30,6 % связей, из которых 25,0 % – положительные, 5,6 % – отрицательные.

Таблица 14 – Корреляционный анализ показателей генеративных признаков у растений *N. schoberi*

Признаки	Число плодов, шт.	Число цветков, шт.	Плодоцветение,	Плода				Семена			
				д., мм	ш., мм	м., г	i	д., мм	ш., мм	м., г	i
Число цветков, шт.	0,51*										
Плодоцветение	0,71*	-0,18									
Плода	д., мм	-0,16	0,37*	-0,48*							
	ш., мм	-0,05	0,34*	-0,32*	0,41*						
	м., г	0,02	0,25*	-0,16	0,39*	0,69*					
	i	0,12	0,05	0,10	-0,42*	0,47*	0,10				
Семена	д., мм	-0,14	0,40*	-0,45*	0,54*	0,71*	0,67*	-0,14*			
	ш., мм	-0,03	0,18	-0,16	0,23*	0,50*	0,52*	0,14*	0,44*		
	м., г	-0,14	0,22*	-0,33*	0,45*	0,72*	0,70*	0,07	0,73*	0,69*	
	i	0,15	-0,28*	0,39*	-0,34*	-0,32*	-0,28*	0,24*	-0,72*	0,27*	-0,22*
Эффект. плода	0,00	-0,22*	0,14	-0,22*	-0,46*	-0,62*	-0,14*	-0,42*	-0,20*	-0,19*	0,27*

Примечание: д. – длина; ш. – ширина; i – индекс формы; м. – масса; * – $P < 0,05$; ** – $P < 0,01$; *** – $P < 0,001$.

Достоверная высокая положительная корреляция наблюдается между длиной и массой семени (0,73), наибольшая отрицательная связь – между длиной и «индексом формы семени» (-0,72).

Достоверную корреляционную связь со всеми признаками (кроме признака «число плодов») имеют длина плода, ширина плода, длина семени и индекс формы семени.

Дискриминантный анализ, выявил широкий спектр разброса показателей признаков генеративных органов, и определил полную самоидентичность только 5-го куста (таблица 15), что не совпадает с оценкой по признакам листа. Общепопуляционная суммарная точность классификаций составила – 56,6 %, что несколько больше, чем при оценке по вегетативным признакам.

Наименьшая самоидентичность по совокупности признаков генеративных органов с другими кустами подтверждена для 5-го куста и по расстоянию Махаланобиса (таблица 16). Наиболее близки по показателям кусты №№ 9 и 10.

Таблица 15 – Матрица показателей признаков генеративных органов *N. schoberi* по результатам дискриминантного анализа

Кусты	Точность классификации, %	Кусты									
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	33,3	3	1	1	0	0	1	1	1	0	1
2	40,0	1	4	1	0	1	0	0	0	0	3
3	50,0	0	0	5	0	0	0	1	0	3	1
4	70,0	0	0	0	7	0	1	0	1	1	0
5	100,0	0	0	0	0	10	0	0	0	0	0
6	80,0	1	0	0	0	0	8	1	0	0	0
7	30,0	1	0	0	0	0	2	3	3	1	0
8	70,0	0	1	0	1	0	0	1	7	0	0
9	40,0	1	1	0	1	0	0	0	1	4	2
10	50,0	0	1	2	1	0	0	0	0	1	5
Общие	56,6	7	8	9	10	11	12	7	13	10	12

Выше было отмечено, что различия между кустами по признакам листа больше всего проявляются по «ширине крупных листьев» ($h^2 - 38,4\%$), а из генеративных признаков по «длине семени» ($h^2 - 63,6\%$). Дискриминантный анализ определил наибольшую самоидентичность по признакам листа у 8-го куста (80 %), а по генеративным признакам 5-го куста (100 %), что подтверждено значениями расстояния Махаланобиса.

Таблица 16 – Мера сходства кустов *N. schoberi* по генеративным признакам (расстояние Махаланобиса)

Кусты	1	2	3	4	5	6	7	8	9
2	5,44								
3	5,97	5,91							
4	6,54	4,08	6,51						
5	23,32	16,62	35,89	18,48					
6	3,56	4,53	8,49	5,13	13,93				
7	2,46	6,50	7,61	5,56	20,60	2,20			
8	4,70	11,38	12,94	6,16	25,37	8,09	3,49		
9	6,32	4,72	3,60	3,69	27,69	5,69	4,40	8,13	
10	6,99	4,95	2,57	4,06	30,98	7,86	6,24	9,86	0,85

Установлена более высокая изменчивость признаков вегетативных органов, а также весовых и счетных признаков генеративных органов кустов *N. schoberi*, по сравнению с линейными признаками плодов и семян, что связано с независимостью показателей последних от условий произрастания кустов, индивидуальных различий вегетативной сферы и генетической однородности популяции» (Гаджиатаев, Асадулаев, 2018Б; Асадулаев, Гаджиатаев, Рамазанова, 2018; Асадулаев, Рамазанова, Гаджиатаев и др., 2018).

Ботлихская популяция

Данная территория относится к Внутреннегорному Дагестану и называется ботлихской котловиной. Численность популяции – 82 взрослых особи на площади в 2 га. Географически ботлихская и кванхидатлинская популяции изолированы от других мест произрастания *N. schoberi* в Дагестане предгорными хребтами Андийским, Салатау и Гимринским. Климат умеренно теплый с более или менее выраженной континентальностью. Средняя годовая температура – +9,8°C, средняя температура теплого периода – +15,5°C, холодного периода – +1,3°C. Среднее количество осадков 389 мм (Акаев, 1996). Почвы горно-долинные (Баламирзоев, 2008).

Особенности кустов по признакам побега и листа

«В ботлихской популяции кусты *N. schoberi* различаются по абсолютным показателям, значительна здесь и степень их вариабельности, что связано с неблагоприятными микроусловиями произрастания (вдоль автодороги), виталитетными и возрастными их особенностями (таблица 17).

Таблица 17 – Изменчивость признаков вегетативных органов у растений *N. schoberi* в ботлихской популяции (кустов 10, n=300)

Признаки побега						Признаки листьев, см					
длина вегетативного побега по годам, см			длина генеративного побега, см	число междоузлий, шт.		мелких			крупных		
2013	2014	2015	2015г.	ген.	вег.	д.	ш.	i	д.	ш.	i
7,9	14,2	3,9	4,4	4,5	4,8	0,2	0,1	79,0	2,0	0,5	25,9
61,7	46,1	130,8	27,6	18,7	80,3	38,9	16,7	35,8	15,6	25,4	23,1
F	79,6		3,89	0,4		4,76	1,62	3,43	2,80	3,02	2,13
h ² , %	51,8***		6,3	0		27,5* **	5,9	19,7* *	15,4* *	16,9* *	10,2*

Примечание: верхняя строка: $\bar{x}$ – среднее значение показателей кустов, нижняя строка: CV – коэффициент вариации показателей кустов, %; ген. – генеративные, вег. – вегетативные; д. – длина, ш. – ширина, i – индекс формы; F – критерий Фишера, h² – доля влияния фактора; * – P<0,05; ** – P<0.01; *** – P<0,001.

За годы наших наблюдений у большинства кустов прирост годичного побега снизился, при высокой изменчивости показателей (CV 46,1–130,8 %). Такая картина объясняется, прежде всего, преобладанием в популяции особей достигших предельного возраста, угасанием их ростовой активности и одновременно усилением антропогенной нагрузки на территорию. Кроме того крайне неравномерно распределены осадки как по месяцам так и по годам (таблица 18).

Длина генеративных побегов меньше, и изменчивость ниже (CV 20,1–38,0 % соответственно), чем у вегетативных.

Таблица 18 – Среднее месячное и годовое количество осадков в Ботлихском районе Дагестана

Годы	Месяцы												Годовое количество осадков, мм
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	
2013	4,8	4,8	26,7	61,1	125,4	134,7	208,3	70,6	65,8	28,5	5,2	7,1	743,0
2014	11,5	0,0	6,6	69,7	104,3	120,2	146,2	88,5	42,6	18,3	12,5	3,6	624,0
2015	6,0	10,8	16,5	53,2	93,4	106,3	60,1	99,8	50,3	23,7	9,6	15,4	545,1

По длине вегетативного побега различия между кустами подтверждены на среднем ($P < 0,01$), а влияние условий года – на высоком уровне значимости ($P < 0,001$) и влияние это значительнее ($h^2 - 51,8 \%$), чем влияние особенностей самих кустов ($h^2 - 3,2 \%$). По длине генеративного побега межкустовые различия не доказаны.

Число междоузлий на генеративных побегах также оказалось относительно стабильным ($CV 10,7-25,9 \%$), по сравнению с числом междоузлий на вегетативных побегах ($CV 59,4-111,8 \%$) (Приложение А, таблица А5)

Длина крупных листьев изменялась в пределах $8,2-22,3 \%$, средних $13,2-53,0 \%$, мелких $24,8-42,4 \%$. «Крупные листья» имеют эллипсоидную форму ($i < 30$), тогда как «мелкие листья» – более округлую ($i > 53$), что говорит о меньшем колебании показателей признака «ширина листа» по сравнению с показателями признака «длина листа» при увеличении размеров листьев. Из этого следует, что признак «ширина листа» реализуется при развитии листа быстрее, чем признак «длина листа».

Различие между кустами больше всего проявляется по длине мелких листьев ($h^2 - 27,5 \%$). Достаточно большие различия обнаружены и по признакам: «индекс формы мелких листьев» ($19,7 \%$), «ширина крупных листьев» ($16,9 \%$), «длина крупных листьев» ($15,4 \%$). Признаки «длина средних листьев» и «ширина мелких листьев» на межкустовые различия влияние не оказывают.

Корреляционный анализ выявил статистически достоверную связь у 25% признаков листа, из которых $19,4 \%$ – положительные, $5,6 \%$ – отрицательные.

Достоверная высокая положительная корреляция наблюдается между индексом формы листьев средних размеров и шириной этих же листьев ($0,87$), наибольшая отрицательная связь между индексом формы мелких листьев и длиной этих же листьев ($-0,88$) (таблица 19).

Средние положительные достоверные связи наблюдаются между длиной и шириной средних и крупных листьев – $0,62$ и $0,50$ соответственно, а также между индексом формы и шириной крупных листьев – $0,72$.

Слабую положительную достоверную связь имеют индексы формы мелких листьев с шириной мелких листьев, а также ширина крупных листьев с длиной и шириной мелких

листьев – 0,27, 0,26 и 0,28 соответственно. Слабая отрицательная связь наблюдается между индексом и длиной крупных листьев – 0,20.

Таблица 19 – Корреляционный анализ показателей признаков листа растений *N. schoberi*

Листья		Средние			Мелкие			Крупные	
		д.	ш.	i	д.	ш.	i	д.	ш.
Средние	ш	0,62*							
	i	0,16	0,87*						
Мелкие	д	0,06	0,18	0,19					
	ш	-0,10	-0,07	-0,03	0,16				
	i	-0,09	-0,19	-0,18	-0,88*	0,27*			
Крупные	д	-0,05	0,04	0,06	0,11	0,17	-0,01		
	ш	0,09	0,11	0,07	0,26*	0,28*	-0,09	0,50*	
	i	0,15	0,10	0,05	0,19	0,16	-0,09	-0,20*	0,72*

Примечание: д. – длина; ш. – ширина; i – индекс формы; * – $P < 0,05$; ** – $P < 0,01$; *** – $P < 0,001$.

Классификационная матрица по результатам дискриминантного анализа выявила относительно большой спектр разброса показателей признаков кустов. Суммарная точность классификации составила 31,3 %. Наибольшей самоидентичностью обладает 5-й куст (60 %), а у остальных кустов этот показатель ниже и находится в пределах от 10 % до 50 % (таблица 20).

Таблица 20 – Классификационная матрица показателей признаков листа *N. schoberi* по результатам дискриминантного анализа

Кусты	Точность классификации, %	Кусты									
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	30,0	3	2	2	0	0	0	0	1	2	0
2	40,0	0	4	0	4	0	1	0	0	1	0
3	50,0	0	1	5	0	0	2	0	0	0	2
4	30,0	0	4	1	3	0	1	0	1	0	0
5	60,0	1	0	0	0	6	1	0	2	0	0
6	20,0	0	0	2	1	3	2	1	1	0	0
7	20,0	0	0	0	0	1	3	2	2	2	0
8	10,0	0	1	0	0	2	1	2	1	0	3
9	30,0	1	0	1	0	0	1	3	1	3	0
10	22,2	1	1	1	0	1	2	0	1	0	2
Общие	31,3	6	13	12	8	13	14	8	10	8	7

Наименьшее сходство по признакам листа с остальными кустами подтверждена для пятого куста и по расстоянию Махаланобиса (таблица 21). Наиболее близки по показателям кусты №№ 2 и 4.

Таблица 21 – Мера сходства кустов *N. schoberi* по признакам листа (расстояние Махаланобиса)

Кусты	1	2	3	4	5	6	7	8	9
2	3,02								
3	3,20	2,96							
4	3,29	0,40	2,05						
5	5,47	6,01	7,26	5,97					
6	4,20	4,87	2,33	4,23	2,61				
7	5,20	4,29	3,16	4,42	4,64	1,04			
8	4,63	3,58	3,60	2,95	1,48	0,87	1,76		
9	2,46	2,85	3,56	3,57	3,91	1,91	0,93	2,13	
10	3,69	1,88	2,49	1,08	2,62	1,84	2,87	0,58	2,75

Оценка кустов по признакам плодов и семян

Линейные показатели морфологических признаков плодов и семян растений *N. schoberi* в ботлихской популяции также имеют более низкую вариабельность, чем весовые и количественные признаки, что объясняется их большей генетической детерминированностью. Самая низкая изменчивость в целом по выборке отмечена у признака «длина плода» (CV 8,7 %) (таблица 22).

По массе плода на общепопуляционном уровне и внутри кустов наблюдается относительно невысокий разброс показателей изменчивости (CV 19,0–39,3 %), что указывает на стабильность продуктивности кустов. Число плодов и число цветков изменяются больше (CV 24,2–50,3 % и 12,6–50,6 % соответственно) (Приложение А, таблица А6)

Таблица 22 – Показатели признаков генеративных органов растений *N. schoberi* в ботлихской популяции (n=300)

Признаки								
число цветков, шт.	число плодов, шт.	плода			семена			эффек. плода, %
		д., мм	ш., мм	м., г	д., мм	ш., мм	м., г	
14,9	5,6	7,6	6,3	0,25	6,4	3,5	0,06	24,2
30,1	38,9	8,7	15,2	32,3	17,9	10,6	39,4	40,3
F	2,6	2,8	22,9	24,4	26,5	10,4	8,9	20,7
h ² , %	14,2* *	15,1**	20,5** *	22,0** *	20,8** *	4,2** *	15,2** *	59,4* **
								43,8***

Примечание: верхняя строка: $\bar{x}$ – среднее значение показателей кустов, нижняя строка: CV – коэффициент вариации показателей кустов, %; д. – длина, ш. – ширина, м. – масса; F – критерий Фишера, h² – доля влияния фактора; * – P<0,05; ** – P<0,01; *** – P<0,001.

Наибольшие различия между кустами (h²), обнаружены по «массе семени» – 59,4 %, «эффективности плода» – 43,8 %, «ширине плода» – 22,0 %, «массе плода» – 20,8 %, «длине плода» – 20,5 %, Эти различия существенны на высоком уровне значимости. Различие по «ширине семени», «индексу формы плода» и «длине семени» несколько ниже – 15,2 %, 9,4 % и 4,2 % соответственно.

Все признаки кроме «индекса формы семени» также вносят вклад в различия между кустами и подтверждены на разных уровнях значимости (рисунок 5).

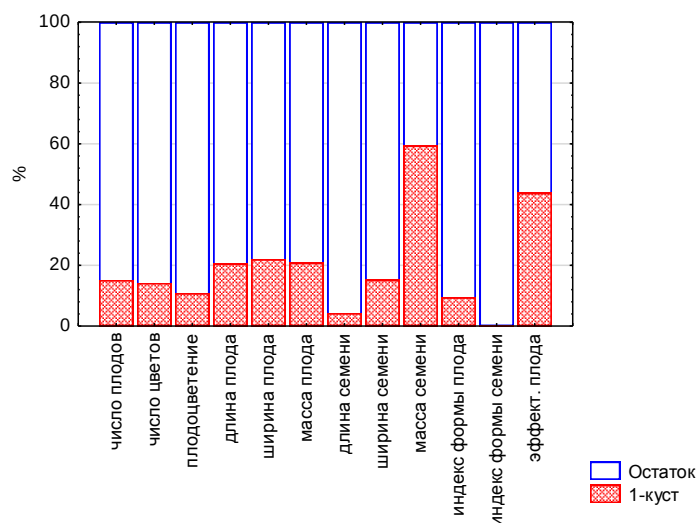


Рисунок 5 – Оценка вклада относительных компонент дисперсии в общую дисперсию по признакам плода и семени

При попарном сравнении кустов по t-критерию различия достоверны по 10 из 12-ти признаков. Большие различия обнаружены у 1-го куста с 2-м, с 6-м и с 9-м кустами, а также 2-м и 4-м, 3-м и 9-м кустами, наиболее близки по показателям 5-й и 8-й кусты (таблица 23).

Таблица 23 – Достоверность попарных различий (по t-критерию) между кустами по признакам генеративных органов *N.schoberi*

Кусты	Число плодов	Длина плода	Ширина плода	Масса плода	Длина семени	Ширина семени	Масса семени	Эффект плода	Доля, %
1/2	5,13***	4,69***	6,08***	4,98***	3,20**	4,55***	1,72*	5,03***	83,3
1/6	2,81*	3,31**	7,33***	4,52***	2,56*	4,79***	3,13**	8,89***	83,3
1/9	4,15***	5,50***	6,45***		2,05*	3,14**	4,84***	7,84***	83,3
2/4	1,94*	5,77***	4,84***	6,34***	3,78***	3,34**	8,09***		83,3
3/9		6,42***	6,58***	2,25*	3,04**	2,68**	3,12**	4,19***	83,3
Доля, %	37,8	64,4	77,8	57,8	64,4	55,6	82,2	71,1	

Примечание: * – $P < 0,05$; ** – $P < 0,01$; *** – $P < 0,001$.

Наибольший вклад (82 %) в различие между сравниваемыми кустами вносит масса семени, а наименьший – форма семени (Приложение А, таблица А7).

Самые значительные и достоверные различия (13,4) имеются между 3-м и 7-м кустами по признаку «ширина плода».

На основе дискриминантного анализа составлена классификационная матрица, которая выявила широкий спектр разброса показателей признаков генеративных органов, что и определило отсутствие полной самоидентичности изученных кустов (таблица 24).

Таблица 24 – Классификационная матрица показателей генеративных признаков *N. schoberi* по результатам дискриминантного анализа

Кусты	Точность классификации, %	Кусты									
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	77,8	3	1	1	0	0	1	1	1	0	0
2	10,0	1	4	1	0	1	0	0	0	0	1
3	70,0	0	0	5	0	0	0	1	0	0	0
4	60,0	0	0	0	7	0	1	0	1	0	1
5	60,0	0	0	0	0	10	0	0	0	0	0
6	40,0	1	0	0	0	0	8	1	0	0	1
7	60,0	1	0	0	0	0	2	3	3	1	0
8	40,0	0	1	0	1	0	0	1	7	0	1
9	60,0	1	1	0	1	0	0	0	1	6	1
10	80,0	0	1	2	1	0	0	0	0	0	8
Общие	55,6	7	8	9	10	11	12	7	13	7	13

Общепопуляционная суммарная точность классификаций составила 55,6 %, что больше, чем при оценке по вегетативным признакам – 31,3 %. Относительно высокой степенью самоидентичности по признакам генеративных органов отличился 10-й куст (80,0 %), выделились также 1-й (77,8 %) и 3-й кусты (70 %).

Наибольшее отличие от остальных кустов по совокупности признаков подтверждена для 1-го куста, по расстоянию Махаланобиса, наиболее близки друг к другу 4 и 5 кусты (таблица 25).

Таблица 25 – Мера сходства кустов по генеративным признакам (расстояние Махаланобиса)

Кусты	1	2	3	4	5	6	7	8	9
2	25,28								
3	17,69	4,04							
4	23,90	4,09	4,70						
5	31,61	5,67	7,86	0,99					
6	28,54	3,02	5,19	1,96	1,58				
7	23,32	1,64	6,36	5,07	6,73	3,38			
8	22,76	3,78	5,86	1,74	2,59	1,66	3,25		
9	37,70	6,47	11,73	7,91	6,62	4,29	6,92	3,45	
10	30,23	3,91	10,81	4,60	5,13	5,21	6,47	3,93	6,19

Таким образом, на основе дисперсионного анализа и по t-критерию для ботлихской популяции выявлен наибольший вклад «массы семени» в межкустовые различия *N. schoberi*, что является следствием относительно более высокой генетической детерминированности признаков семян, хотя «масса семени» является достаточно чувствительным признаком к условиям питания и балансу энергопластических веществ всего куста и его структурных элементов» (Гаджиатаев, 2015; Гаджиатаев и др., 2016, 2017А).

Кумская популяция

Данная популяция является самой северной для территории Дагестана и произрастает в Ногайской степи. Численность популяции 120 особей, площадь 30 га. Сформирована эта территория, как и вся Прикаспийская низменность, эоловыми процессами и аккумулятивной деятельностью Каспийского моря. Средняя годовая температура – +11,1°C, средняя температура теплого периода – +18,5°C, холодного периода – +0,8°C. Среднее количество осадков 250 мм (Акаев, 1996). Почвы лугово-солончаковые и пески (Баламирзоев, 2008). В данной популяции были учтены только признаки побега и листа, потому что генеративных (плодоносящих) кустов обнаружено не было.

Особенности кустов по признакам побега и листа

Кусты *N. schoberi* здесь приземистые по сравнению с кустами других популяций Дагестана, что связано не только с микроусловиями произрастания, но и с чрезмерной пастбищной нагрузкой мелкого рогатого скота (таблица 26).

Прирост годового побега за три учетных года характеризуется относительно высоким разбросом показателей (CV 49,5–84,3 %), а средний прирост в 2016 г. был выше, чем в 2014 и 2015 гг., что возможно связано с несколько более благоприятными условиями по количеству осадков для роста в летний период.

Таблица 26 – Изменчивость признаков вегетативных органов у растений *N. schoberi* в кумской популяции (кустов 10, n=300)

Признаки побегов				Признаки групп листьев, см					
длина вегетативного побега по годам, см			число междоузлий на вег. побеге, шт.	мелких			крупных		
2014	2015	2016		д.	ш.	i	д.	ш.	i
10,5	8,2	17,1	13,5	0,2	0,1	52,2	3,1	0,5	16,7
68,3	84,3	49,5	34,3	45,6	13,8	48,1	16,4	22,9	20,7
F	39,80		1,5	5,24	2,25	3,82	1,95	2,98	1,80
h ² , %	26,9***		0	29,8***	11,1*	22,0***	8,7*	16,5**	7,4*

Примечание: верхняя строка: $\bar{x}$ – среднее значение показателей кустов, нижняя строка: CV – коэффициент вариации показателей кустов, %; вег. – вегетативные; д. – длина; ш. – ширина; i – индекс формы; F – критерий Фишера; h² – доля влияния фактора; * – P<0,05; ** – P<0,01; *** – P<0,001.

Длина крупных листьев изменялась в пределах 9,7–18,8 %, средних – 10,5–35,9 %, мелких – 27,0–45,6 %; как и в других популяциях наблюдается увеличение разброса показателей признака при уменьшении общих размеров.

Число междоузлий на вегетативном побеге характеризуется относительно высоким разбросом показателей (CV 22,5–59,7 %) (Приложение А, таблица А8).

По итогам дисперсионного анализа наибольший вклад в различия между кустами вносит признак «длина листьев средних размеров» – 36,8 % на высоком уровне значимости.

Достаточно большие различия имеются по признакам: «длина мелких листьев» – 29,8 %, «индекс мелких листьев» – 22,0 %, а также по признаку «ширина крупных листьев» – 16,5 %.

По вегетативному побегу различия между кустами подтверждены на среднем ($P < 0,01$), а влияние условий года на высоком уровне значимости ($P < 0,001$) и влияние это значительнее (h^2 – 6,9 %), чем влияние особенностей самих кустов (h^2 – 3,9 %).

Все остальные признаки имеют разные значения и разную степень достоверности, кроме признака «индекс листьев средних размеров» что наглядно показано на рисунке (рисунок 6).

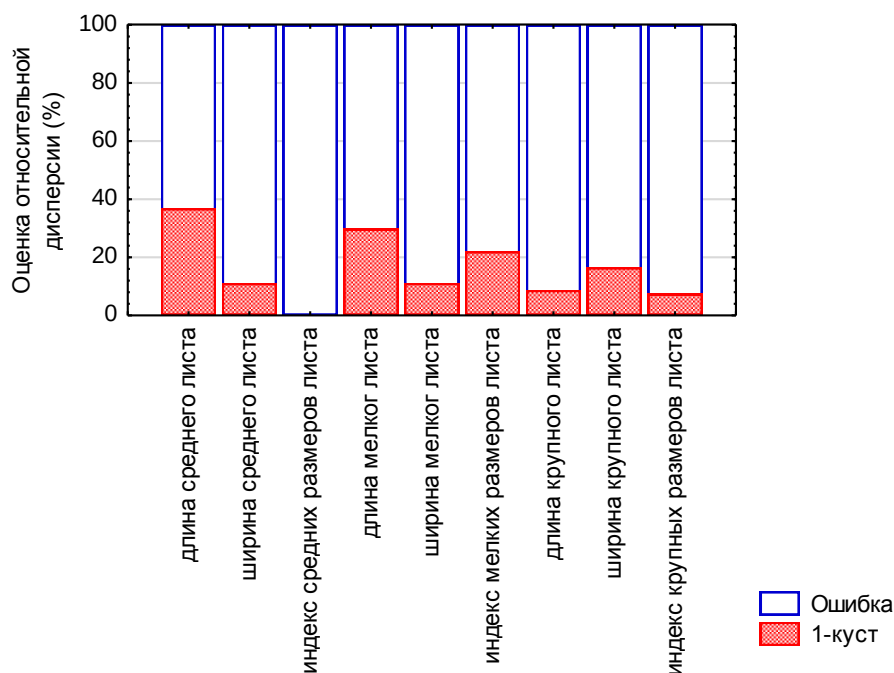


Рисунок 6 – Оценка вклада относительных компонент дисперсии в общую дисперсию по признакам листа

Корреляционный анализ выявил достоверную взаимосвязь только у 25,8 % признаков листа, из которых 16,1 % – положительные, а 9,7 % – отрицательные (таблица 27).

Таблица 27 – Корреляционный анализ показателей признаков листа растений *N. schoberi*

Листья		Средние		Мелкие	Крупные	
		д.	ш.	д.	д.	ш.
Средние	ш.	0,56*				
	i	-0,13*	0,73*			
Мелкие	ш.			0,34*		
	i			-0,84*		
Крупные	ш.				0,52*	
	i				-0,25*	0,68*

Примечание: д. – длина; ш. – ширина; i – индекс формы; * – $P < 0,05$; ** – $P < 0,01$; *** – $P < 0,001$. Недостоверные связи удалены из таблицы.

Высокая положительная корреляция наблюдается между индексом листьев средних размеров и шириной этих же листьев (0,73), наибольшая отрицательная связь – между индексом мелких листьев и длиной этих же листьев (-0,84).

Положительные средние достоверные связи наблюдаются между длиной и шириной мелких листьев, крупных листьев и листьями средних размеров – 0,34, 0,52 и 0,56 соответственно. Средние отрицательные достоверные связи наблюдаются между длиной и индексом средних листьев и крупных листьев – -0,13 и -0,25. Остальные признаки имеют незначительную корреляционную связь или таковую вовсе не имеют.

Таким образом, в кумской популяции селитрянки различия по приросту годовичного побега по годам выше (h^2 – 26,9 %), чем между кустами (h^2 – 3,9 %). Наибольший вклад в различия между кустами вносит признак «длина листьев средних размеров» – 36,8 %. Высокая положительная корреляция наблюдается между индексом листьев средних размеров и шириной этих же листьев (0,73), наибольшая отрицательная связь – между индексом мелких листьев и длиной этих же листьев (-0,84).

Кванхидатлинская популяция

В Ботлихском районе в окрестностях селения Кванхидатли по руслу реки Андийское Койсу ниже дороги на осыпном склоне подтверждено произрастание второй внутринегорной популяции *N. schoberi*.

Данная территория относится к ботлихской котловине Внутреннегорного Дагестана, которая географически изолирована от других мест произрастания *N. schoberi* в Дагестане. Площадь популяции 8 га, численность 300 кустов. Климат здесь умеренно теплый с более или менее выраженной континентальностью и не отличается от условий произрастания ботлихской популяции. Почвенные условия обусловлены близостью реки Андийское Койсу и выходом минеральных источников, которые местным населением до сих пор используются для добывания поваренной соли.

Часть особей в этой популяции произрастает на правом берегу, вблизи минеральных источников, другие особи растут вдоль крутого левого склона до автомобильной дороги и несколько выше. Грунт по левому склону засыпан обломочным грунтом, выработанным при строительстве автодороги. Растения селитрянки имеют здесь обильное плодоношение и крупные размеры. У местного населения информация о полезных свойствах селитрянки отсутствует, и ее не используют в быту.

Особенности кустов по признакам плода и семени

Кванхидатлинская популяция *N. schoberi* оценена по изменчивости признаков плода и

семени (таблица 28). Как и в других популяциях линейные и весовые признаки плода и семени относительно стабильны и имеют невысокий уровень вариации (CV) от 6,6 % до 32,1 % в отличие от количественных (CV от 31,3 % до 44,2 %).

Таблица 28 – Изменчивость признаков плода и семени *N. schoberi* кванхидатлинской популяции (кустов 10, n-30)

Крите рий	Признаки											эффек т. плода, %
	число цветко в, шт.	число плодо в, шт.	плодо цветен ие, %	плода				семени				
				д., мм	ш., мм	м., г	i	д., мм	ш., мм	м., г	i	
$\bar{x}$	19,7±1 ,13	6,6±0, 54	34,7±2 ,44	7,9±0, 14	6,2±0, 14	0,26±0 ,02	79,5±1 ,43	6,8±0, 12	3,2±0, 04	0,04±0 ,00	47,0±0 ,55	16,0±0 ,58
CV, %	31,3	44,2	38,6	9,8	12,5	32,1	9,8	9,8	6,6	22,5	6,4	19,9
min	8,0	3,0	17,7	6,4	4,9	0,15	64,2	5,8	2,8	0,03	43,1	10,3
max	32,0	15,0	70,0	9,7	7,9	0,46	96,6	8,2	3,6	0,06	53,1	24,4

Примечание: $\bar{x}$ – среднее значение показателей кустов; CV – коэффициент вариации показателей кустов; min – минимальные значения показателей признаков; max – максимальные значения показателей признаков; д. – длина; ш. – ширина; i – индекс формы; м. – масса.

Длина плода варьирует в пределах 6,4–9,7 мм с коэффициентом вариации CV – 9,8 %. Семена относительно крупные: длина семени колеблется от 5,8 до 8,2 мм, CV – 9,8 %. По форме плоды более округлые (индекс плода $\leq 64,2$), тогда как семена удлинённые (индекс семени $\geq 43,1$).

На общепопуляционном уровне высокой вариабельностью характеризуется признак «масса плода» CV – 32,1 %, значения которого колеблются от 0,15 до 0,46 граммов, что указывает на неоднородность их развития и питания (доступность влаги, микроэлементов). Эффективность плода – важная характеристика, означающая долю веса семени от общего веса плода. При этом, чем ниже этот показатель – тем выше ресурсная ценность плодов как лекарственного растения, так как увеличивается доля веса околоплодника. В данном случае ресурсная ценность высокая (16,0) со средним уровнем колебания CV – 19,9 %.

Папасская популяция

В Каякентском районе в окрестности с. Новокаякент между горячим источником и озером Папас обнаружена новая популяция *N. schoberi*. Данная местность расположена на Приморской равнине и геоморфологически относится к более ранней регрессии Каспийского моря. Численность популяции 450 взрослых особей на площади 70 га. Средняя годовая температура – +12,0°C, средняя температура теплого периода – +18,2°C, холодного периода – +3,7°C. Среднее количество осадков 290 мм (Акаев, 1996). Почвы лугово-солончаковые и пески (Баламирзоев, 2008).

Особенности кустов по признакам плода и семени

Наши исследования показали, что все признаки плода и семени, кроме количественных, в папаской популяции имеют низкий уровень вариации (CV) от 5,4 % до 22,5 % (таблица 29) (Гаджиатаев, 2019).

Таблица 29 – Изменчивость признаков плода и семени *N. schoberi* в папаской популяции (кустов 10, n-30)

Критерий	Признаки											
	число цветков, шт.	число плодов, шт.	плодоцветение, %	плода				семена				эффект. плода, %
				д., мм	ш., мм	м., г	i	д., мм	ш., мм	м., г	i	
$\bar{x}$	30,0±1,76	5,6±0,32	20,7±1,74	7,7±0,09	6,5±0,11	0,24±0,01	84,5±1,14	6,9±0,08	3,8±0,04	0,06±0,00	55,7±0,50	24,4±0,89
CV, %	32,1	31,8	46,0	6,2	9,3	22,5	7,4	6,3	5,4	15,5	4,9	20,0
min	17,0	3,0	7,3	6,5	5,5	0,15	71,9	5,9	3,4	0,04	51,0	16,7
max	45,0	8,0	30,8	8,4	7,3	0,34	97,2	7,5	4,2	0,07	61,4	35,4

Примечание: $\bar{x}$ – среднее значение показателей кустов, CV – коэффициент вариации показателей кустов; min – минимальные значения показателей признаков; max – максимальные значения показателей признаков; д. – длина; ш. – ширина; i – индекс формы; м. – масса.

Длина плода колеблется в пределах 6,5–8,4 мм с коэффициентом вариации CV – 6,2 %, тогда как ширина плода имеет более высокую вариацию (CV – 9,3 %), со средним значением – 6,5 мм.

Более высокой вариацией характеризуются весовые признаки плода (0,15–0,34) и семени (0,04–0,07) с коэффициентами вариации 22,5 и 15,5 соответственно.

Количественные признаки более вариабельны (CV) – число цветков – 32,1 %, число плодов – 31,8 %, и показатель плодоцветения – 46,0 %.

3.1.2 Межпопуляционная изменчивость признаков

Межпопуляционная изменчивость признаков вегетативных органов

Различия по изменчивости признаков вегетативных органов оценены в популяциях, произрастающих в Низменном (алтауская, сулакская, кумская) и во Внутреннегорном (ботлихская) Дагестане (Гаджиатаев, Асадулаев, 2017 Б).

Во всех изученных популяциях более высокая изменчивость обнаружена у признака «длина вегетативного побега» как на внутрипопуляционном (CV от 70,5 % до 97,6 %), так и на межпопуляционном уровне (CV – 79,8 %) (таблица 30). Длина генеративно-вегетативного (далее по тексту генеративного) побега меняется меньше и значения ее CV колеблются внутри популяций от 25,7 до 28,5 %, а на межпопуляционном уровне составляет 31,2 %, кроме

кумской популяции, у которой изменчивость намного выше ($CV = 67,2\%$). Однако влияние показателей генеративного побега на межпопуляционные различия выше (62,3), чем вегетативного побега (11,6) (таблица 31). Средний годичный прирост, как вегетативных (11,9 см), так и генеративных побегов в кумской популяции оказался наибольшим (8,4 см), что говорит об обеспеченности растений энергопластичными веществами и о более высоком уровне витаталитета самих растений.

Таблица 30 – Изменчивость признаков побегов растений *N. schoberi* в Дагестанских популяциях (n=300)

Попул яции	Признаки побега и групп листьев												
	Длин а вег. побег а, см	Длин а ген. побе га, см	Число междоузлий, шт.		Листья средних размеров			Мелкие листья			Крупные листья		
			ген.	вег.	Д., см	Ш., см	i	Д., см	Ш., см	i	Д., см	Ш., см	i
Алтаус кая	7,8±0, 61	4,6±0 ,08	5,0±0 ,13	5,7±0, 55	1,7±0 ,02	0,3±0 ,01	20,9± 0,52	0,2±0 ,01	0,1±0 ,00	69,3± 3,43	2,1±0 ,04	0,5±0 ,01	23,8±0 ,058
	97,6	28,5	19,8	70,8	20,1	36,1	33,0	44,7	20,9	38,5	16,0	21,1	18,7
Ботлих ская	9,0±0, 49	4,4±0 ,06	4,5±0 ,09	4,8±0, 39	1,9±0 ,06	0,4±0 ,01	22,8± 0,37	0,2±0 ,01	0,1±0 ,00	79,0± 2,84	2,0±0 ,03	0,5±0 ,01	25,9±0 ,60
	83,2	27,6	18,7	80,3	53,0	35,1	27,8	38,9	16,7	35,8	15,6	25,4	23,1
Сулакс кая	9,7±0, 59	5,3±0 ,06	4,6±0 ,09	6,8±0, 58	1,7±0 ,02	0,3±0 ,01	16,5± 0,26	0,2±0 ,01	0,1±0 ,00	77,6± 2,67	2,1±0 ,03	0,4±0 ,01	18,2±0 ,47
	73,2	25,7	19,4	71,0	23,2	36,1	27,3	41,2	16,7	34,2	14,5	31,2	25,8
Кумска я	11,9± 0,49	8,4±1 ,56	6,2±0 ,90	13,5± 0,46	1,5±0 ,02	0,3±0 ,01	17,5± 0,27	0,2±0 ,01	0,1±0 ,00	52,2± 2,51	3,1±0 ,05	0,5±0 ,01	16,7±0 ,35
	70,5	67,2	53,0	34,3	19,0	31,7	26,3	45,6	13,8	48,1	16,4	22,9	20,7
Общее	9,9±0, 28	4,8±0 ,04	4,7±0 ,07	8,1±0, 32	1,7±0 ,02	0,3±0 ,00	19,2± 0,19	0,2±0 ,01	0,1±0 ,00	69,5± 1,52	2,3±0 ,03	0,5±0 ,01	20,8±0 ,32
	79.8	31.2	24.8	70.4	36.9	41.5	31.8	49.1	16.8	41.5	24.6	27.9	29.5

Примечание: верхняя строка: $\bar{x}$ – среднее значение показателей кустов, нижняя строка: CV – коэффициент вариации показателей кустов, %; ген. – генеративные побеги; вег. – вегетативные побеги; д. – длина; ш. – ширина; i – индекс формы.

Число междоузлий на вегетативных побегах больше, чем на генеративных во всех четырех популяциях (от 4,8 до 13,5) и этот признак вносит наибольший вклад в различие между ними. При этом на вегетативных побегах выше и изменчивость этого признака, кроме кумской популяции, у которой изменчивость показателей на генеративном побеге выше ($CV = 53,0\%$).

«При изучении длины листьев разных популяций выявилось, что разброс показателя CV при уменьшении общих размеров листа увеличивается: у крупных – 24,6 %, средних – 36,9 %, мелких – 49,1 %. Крупные листья имеют однотипную удлинено-эллипсоидную форму ($i < 26$), тогда как у мелких листьев форма более разнообразная с преобладанием округлых форм ($i > 52$).

Влияние комплекса внешних факторов на признаки вегетативных органов изученных популяций оценено с применением h^2 в однофакторном дисперсионном анализе, а доля в этом влиянии, обусловленная различиями условий местообитаний по высоте определена по

коэффициенту детерминации (R^2) (таблица 31). Самое большое различие между популяциями по комплексу факторов связано с длиной крупных листьев (в том числе и генеративного побега) (161,8), что подтверждено и по показателю h^2 (64,5 %) на высоком уровне достоверности. При этом в зависимости от условий места произрастания (R^2) между популяциями наибольшие различия выявлены по индексу крупных листьев (27,8).

Таблица 31 – Однофакторный дисперсионный анализ по признакам листа и побега *N. schoberi* в популяциях Дагестана

Признаки		df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	h^2 , %	R^2 , %
Длина вег. побега		3	705,31	824	60,55	11,6***	5,0***	0,7*
Длина ген.-вег. побега		3	122,84	1194	1,97	62,3***	19,0***	5,8***
Число междоузлий	ген.	3	11,97	266	1,24	9,6***	12,3***	1,5*
	вег.	3	1468,25	312	18,88	77,8***	49,8***	15,7***
Листья средних размеров	д.	3	8,34	1067	0,36	23,4***	13,1***	4,7***
	ш.	3	1,66	1067	0,01	127,2***	32,0***	22,2***
	i	3	2469,48	1067	30,61	80,7***	23,8***	13,8***
Мелкие листья	д.	3	0,17	354	0,01	27,3***	22,8***	4,8***
	ш.	3	0,00	354	0,00	0,4	0	0,0
	i	3	15077,25	354	710,36	21,2***	18,6***	4,2***
Крупные листья	д.	3	22,92	354	0,14	161,8***	64,5***	12,1***
	ш.	3	0,39	354	0,01	27,0***	22,7***	5,5***
	i	3	1821,04	354	22,67	80,3***	47,3***	27,8***

Примечание: F – критерий Фишера; h^2 – доля влияния фактора; R^2 – коэффициент детерминации; ген. – генеративный, вег. – вегетативный; д. – длина; ш. – ширина; i – индекс формы; * – $P<0,05$; ** – $P<0,01$; *** – $P<0,001$.

Доля влияния комплексного фактора (h^2) подтверждена на высоком уровне значимости с разными значениями для большинства признаков, кроме признака «ширина мелких листьев» (рисунок 7).

Результаты дискриминантного анализа подтвердили ($P<0,001$) наибольшее разграничение популяций по признакам «длина крупных листьев» (46,2) и «ширина листьев средних размеров» (22,4) (таблица 32). Влияние на разграничение остальных признаков листа также подтверждено с различными значениями. Признаки «длина листьев средних размеров» и «ширина мелких листьев» оказались малоинформативными.

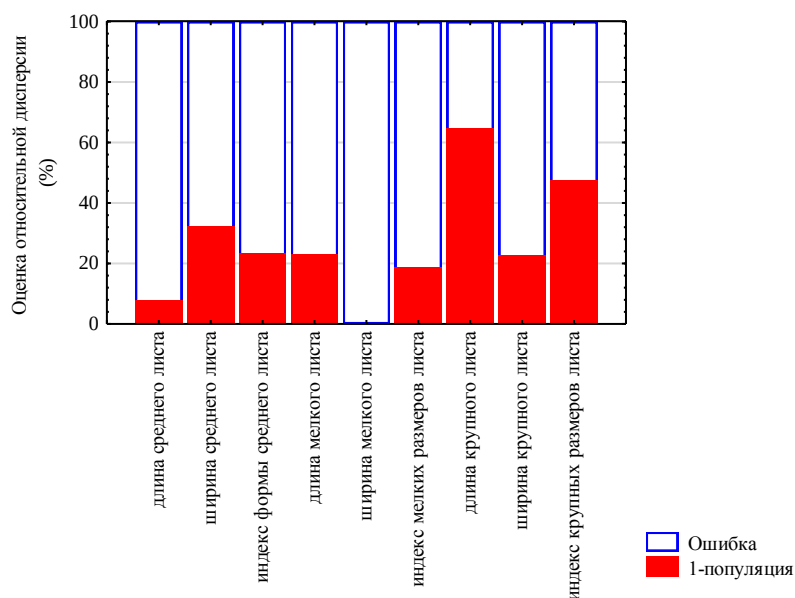


Рисунок 7 – Оценка вклада относительных компонент дисперсии в общую по признакам листа

Таблица 32 – Итоги дискриминантного анализа показателей признаков листа *N. schoberi* в объединенной выборке

Признаки	F-критерий
длина крупных листьев	46,2***
ширина крупных листьев	11,3***
индекс крупных листьев	14,6***
длина листьев средних размеров	1,8
ширина листьев средних размеров	22,4***
индекс формы листьев средних размеров	7,9***
длина крупных листьев	5,9***
ширина мелких листьев	1,0
индекс мелких листьев	5,3**

Примечание: * – $P < 0,05$; ** – $P < 0,01$; *** – $P < 0,001$.

По итогам дискриминантного анализа составлена матрица, которая показала широкий спектр разброса показателей и не выявила по признакам листа 100 % самоидентичности ни для одной популяции (таблица 33). Суммарная точность классификации составила 67,9 %. Относительно низким уровнем самоидентичности отличилась алтауская популяция.

Таблица 33 – Матрица результатов дискриминантного анализа показателей признаков листа *N. schoberi* в популяциях Дагестана

Популяции	Точность классификации, %	Алтауская	Ботлихская	Сулакская	Кумская
Алтауская	0,0	0	36	21	3
Ботлихская	80,8	0	80	18	1
Сулакская	81,8	0	15	81	3
Кумская	82,0	0	6	12	82
Всего	67,9	0	137	132	89

Алтауская популяция произрастает в средней части разорванного ареала вида в Дагестане и, видимо, поэтому имеет признаки с промежуточными показателями по сравнению с признаками других популяций (рисунок 8), что и привело к отсутствию признаков с показателями специфичными только для данной популяции.

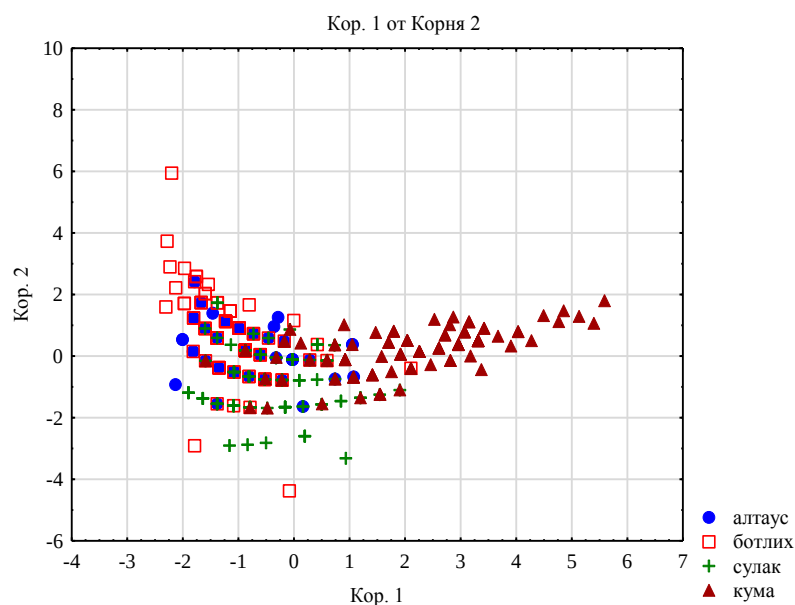


Рисунок 8 – Рассеивание объектов в пространстве двух канонических корней

Сходство популяций по признакам листа оценено по расстоянию Махаланобиса. При этом показана удаленность кумской популяции от алтауской (8,48), сулакской (7,59) и ботлихской (10,29) популяций и относительная близость алтауской популяции к ботлихской (0,23) и сулакской (1,42), и чуть менее выраженная близость ботлихской и сулакской популяций (2,72) (таблица 34).

Таблица 34 – Показатели меры сходства популяций *N. schoberi* по признакам листа (расстояние Махаланобиса)

Популяции	Алтауская	Ботлихская	Сулакская
Ботлихская	0,23		
Сулакская	1,42	2,72	
Кумская	8,48	10,29	7,59

Таким образом, длина вегетативных побегов имеет самую высокую изменчивость из всех изученных признаков вегетативных органов, как на внутривнутрипопуляционном, так и на межпопуляционном уровне. Однако на различия между изучаемыми популяциями влияние показателей длины генеративного побега оказалось выше (62,3), чем показателей вегетативного побега (11,6).

Дискриминантный анализ подтвердил высокий уровень самоидентичности всех популяций кроме алтауской, которая произрастает в средней части ареала вида в Дагестане, и, видимо, имеет признаки промежуточные между остальными популяциями, что и привело к полному отсутствию признаков, отражающих специфику условий произрастания или иную специфику этой популяции.

По признакам вегетативных органов на основе расстояний Махаланобиса подтверждена самоидентичность кумской популяции, и показана удаленность алтауской популяции от остальных» (Гаджиатаев, Асадулаев, 2017 Б).

Межпопуляционная изменчивость признаков генеративных органов

Межпопуляционные различия оценены также по признакам плодов и семян, собранных в пяти популяциях *N. schoberi* (алтауская, ботлихская, сулакская, кванхидатлинская и папасская).

Несмотря на неоднородность условий произрастания *N. schoberi* в Дагестане, признаки плодов и семян относительно стабильны как на внутривидовом, так и на межвидовом уровне, при этом количественные и весовые признаки более изменчивы, чем линейные (таблица 35). Стабильность линейных признаков объясняется их большей генетической детерминированностью.

Таблица 35 – Изменчивость признаков плода и семени *N. schoberi* в популяциях Дагестана (n=30)

Популяции	Признаки											эффе к т. плода %
	число цветко в, шт.	число плодо в, шт.	плодо цвете ние, %	плода				семени				
				д., мм	ш., мм	м., г	i	д., мм	ш., мм	м., г	i	
Алтауская	14,3± 1,49	6,1± 0,75	43,0± 3,79	7,1±0 ,15	4,5± 0,13	0,22± 0,05	63,5± 1,66	6,2± 0,15	3,4± 0,07	0,05± 0,00	55,2± 1,81	34,8± 3,46
	44,2	52,4	37,4	9,1	12,4	19,6	11,1	10,1	9,0	23,5	6,2	42,2
Ботлихская	14,9± 0,82	5,6± 0,40	39,3± 2,70	7,6± 0,12	6,3± 0,17	0,25± 0,02	83,2± 1,86	6,4±0 ,21	3,5± 0,07	0,06± 0,01	69,0± 1,64	24,2± 1,78
	30,1	38,9	37,7	8,7	15,2	32,3	12,2	17,9	10,6	39,4	13,1	40,3
Сулакская	19,0± 1,15	8,3±0, 81	43,6± 3,03	8,0± 0,18	5,1± 0,14	0,16± 0,02	64,3± 1,67	7,4±0 ,18	3,7± 0,06	0,07± 0,00	50,4± 1,18	40,9± 1,42
	33,0	53,6	38,0	12,1	15,3	37,9	14,3	13,1	9,4	26,9	12,8	19,0
Кванхидатл инская	19,7± 1,13	6,6±0, 54	34,7± 2,44	7,9±0 ,14	6,2±0 ,14	0,26± 0,02	79,5± 1,43	6,8±0 ,12	3,2± 0,04	0,04± 0,00	47,0± 0,55	16,0± 0,58
	31,3	44,2	38,6	9,8	12,5	32,1	9,8	9,8	6,6	22,5	6,4	19,9
Папасская	30,0± 1,76	5,6±0, 32	20,7± 1,74	7,7± 0,09	6,5± 0,11	0,24± 0,01	84,5± 1,14	6,9±0 ,08	3,8± 0,04	0,06± 0,00	55,7± 0,50	24,4± 0,89
	32,1	31,8	46,0	6,2	9,3	22,5	7,4	6,3	5,4	15,5	4,9	20,0
Общее	20,1± 0,75	6,5± 0,27	35,7± 1,39	7,7± 0,07	5,8± 0,09	0,23± 0,01	76,0± 1,03	6,8±0 ,08	3,5± 0,03	0,05± 0,00	55,5± 3,59	27,5± 1,03
	43,9	48,8	45,8	10,1	17,9	41,3	16,0	13,4	10,5	31,1	76,1	44,0

Примечание: верхняя строка: $\bar{x}$ – среднее значение показателей кустов, нижняя строка: CV – коэффициент вариации показателей кустов, %; д. – длина; ш. – ширина; i – индекс формы; м. – масса.

Число цветков в популяциях на пятилетних модульных побегах составляет 14,3–30,0 со средними показателями коэффициента вариации от 30,1 % до 44,2 %. Плодов естественно меньше, но имеют относительно стабильные средние показатели (от 5,6 до 8,3 шт. на одну модульную ветвь) при изменчивости от 31,8% до 53,6%.

Доля завязавшихся плодов от числа цветков колеблется в пределах 20,7–43,6 %, что считается достаточно высокими показателями. Наиболее высокая доля сохранившихся плодов от общего количества заложившихся цветков характерна для растений сулакской популяции (43,6 %).

Из линейных признаков относительно стабильные показатели имеет ширина семени в папаской популяции ($CV = 5,4\%$), а наибольшая изменчивость у признака «длина семени» в ботлихской популяции ($CV = 17,9\%$). Средние значения этих признаков колеблются: 6,2–7,4 мм с относительно низким коэффициентом вариации ($CV 6,3–17,9\%$).

Линейные признаки плода также стабильны во всех популяциях со средними значениями по длине 7,1–8,0 мм и ширине 4,5–6,5 мм, с низкими коэффициентами вариации – 6,2–12,1 % и 9,3–15,3 % соответственно.

Признаки «масса плода» и «масса семени», как на внутривнутрипопуляционном, так и на межпопуляционном уровне, характеризуются наиболее высокими коэффициентами вариации от 19,6% до 41,3% и от 15,5% до 39,4% соответственно.

Различия между популяциями выявлены по признакам «индекс формы плода» «эффективность плода» и «ширина плода», что подтверждено на высоком уровне значимости ($P < 0,001$), по признаку «индекс семени» различия незначительны (таблица 36).

Большие достоверные различия между популяциями обеспечивают признаки «ширина семени» (41,8 %) и «число цветков» (45,1 %) на высоком уровне значимости (рисунок. 9).

Таблица 36 – Однофакторный дисперсионный анализ по признакам генеративных органов *N. schoberi* в популяциях Дагестана

Признаки		df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	h^2 , %	R^2
Число цветков		4	1097,475	133	46,652	23,5***	45,1***	9,3***
Число плодов		4	36,582	133	9,219	4,0**	9,8**	1,4
Плодоцветение		4	2507,895	133	199,681	12,6***	29,7***	0,7
Плода	д.	4	2,793	133	0,530	5,3***	13,5***	0,0
	ш.	4	17,998	133	0,582	30,9***	52,2***	12,5***
	м.	4	0,050	133	0,013	3,8**	9,3**	4,5*
	i	4	2740,474	133	69,114	39,7***	58,5***	15,2***
Семени	д.	4	5,483	133	0,679	8,1***	20,5***	3,8*
	ш.	4	1,780	133	0,086	20,7***	41,8***	18,5***
	м.	4	0,002	133	0,000	8,8***	22,1***	1,7
	i	4	2096,423	133	1772,934	1,2	0,7	0,6
Эффект. плода		4	2723,407	133	68,787	39,6***	58,5***	25,5***

Примечание: F – критерий Фишера; h^2 – доля влияния фактора; R^2 – коэффициент детерминации; д. – длина; ш. – ширина; i – индекс формы; м. – масса; * – $P < 0,05$; ** – $P < 0,01$; *** – $P < 0,001$.

Коэффициент детерминации (R^2) показал, что более сильное влияние условий местопроизрастания (высота) отражают признаки «ширина плода» – 12,5 %, «индекс формы плода» – 15,2 %, «ширина семени» – 18,5 % и «эффективность плода» – 25,5 % (таблица 36).

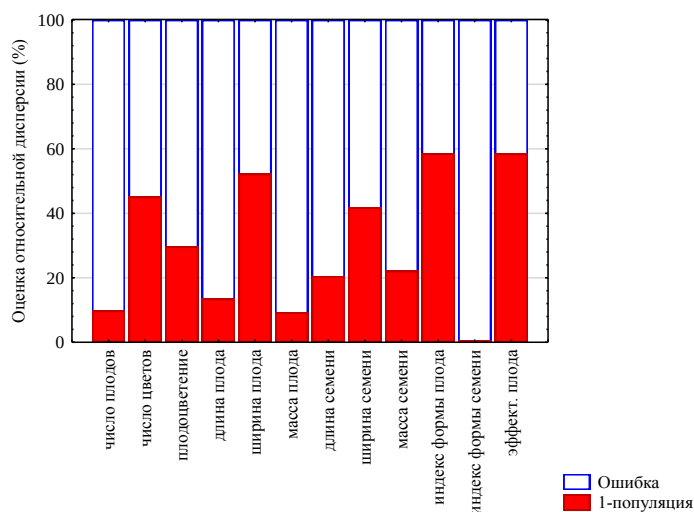


Рисунок 9 – Оценка вклада относительных компонент дисперсии (h^2 , %) в общую по генеративным признакам

Различия между популяциями по генеративным признакам не подтверждены только по двум признакам между алтауской и папаской (число плодов и индекс формы семени), между сулакской и папаской (длина плода и масса семени) и между сулакской и кванхидатлинской (длина плода и число цветков) популяциями (таблица 37). Между остальными популяциями различия не подтверждены по трем и более признакам. Наибольшее влияние на различия популяций выявлены по признаку «ширина семени» (кроме алтауской и ботлихской), а также по признаку «эффективность плода» (кроме ботлихской и папаской).

Таблица 37 – Достоверность различий между показателями признаков генеративных органов между популяциями по t-критерию

Признаки	Популяции									
	Алтаус-Ботлих	Алтаус-Сулак	Алтаус-Кванхид	Алтаус-Папас	Ботлих-Сулак	Ботлих-Кванхид	Ботлих-Папас	Сулак-Папас	Сулак-Кванхид	Папас-Кванхид
Число плодов		1,87*			2,95**			3,04**	1,71*	
Число цветков		2,53*	2,92**	6,16***	2,91**	3,42**	7,76***	5,22***		4,93***
Плодоцветение			1,94*	6,06***			5,79***	6,57***	2,31*	4,66***
Длина плода	2,46*	3,58***	3,68***	3,67***	2,07*	1,72*				
Ширина плода	7,27***	2,98**	8,40***	11,47***	5,19***			7,59***	5,63***	
Масса плода				0,62	3,43**			3,40**	3,72***	
Индекс формы плода	7,20***		7,09***	10,71***	7,55***			9,96***	6,90***	2,73**
Длина семени		4,75***	3,20**	4,50***	3,55***	-	1,98*	2,74**	2,77**	
Ширина семени		2,86**	2,92**	5,63***	2,21*	3,82***	4,38***	1,82*	6,77***	11,74***
Масса семени	2,06*	2,58*	2,09*	3,94***		3,99***			5,16***	7,52***
Индекс формы семени		2,91**	8,65***					4,12***	2,58*	11,69***
Эффект. плода	3,01**	1,90*	6,76***	3,56***	7,37***	4,34***		9,84***	16,21***	7,85***

Примечание: * – $P < 0,05$; ** – $P < 0,01$; *** – $P < 0,001$. Не подтвержденные различия по t-критерию не приводятся в таблице.

По признаку «эффективность плода» различие между сулакской и кванхидатлинской популяциями является наиболее выраженным (16,21), на высоком уровне значимости.

Дискриминантный анализ дал неоднозначные результаты. С одной стороны, он подтвердил, что наибольшие различия между популяциями связаны с признаками «эффективность плода» (109,1) и «ширина семени» (20,3), что подтверждено и по t-критерий Стьюдента, а с другой стороны, выявил, что признаки «масса плода» (39,0) и «масса семени» (38,0) также влияют на межпопуляционные различия (таблица 38). При этом признаки «индекс формы семени», «число плодов», «число цветков» и «плодоцветение» имеют низкое влияние или вовсе не влияют на межпопуляционные различия.

Таблица 38 – Результаты дискриминантного анализа показателей признаков генеративных органов *N. schoberi* в популяциях Дагестана

Признаки	F-критерий
эффект.плода	109,1***
масса плода	39,0***
масса семени	38,0***
ширина семени	20,3***
длина плода	15,7***
ширина плода	3,6**
индекс формы плода	3,5**
длина семени	2,3*
индекс формы семени	0,2

Примечание: * – $P < 0,05$; ** – $P < 0,01$; *** – $P < 0,001$.

Классификационная матрица по признакам плода и семени выявила 74,6 % суммарной точности. Наибольшей обособленностью отличаются кванхидатлинская (96,7 %) и папасская (93,3 %) популяции (таблица 39). Для алтауской популяции самоидентичность составила 38,9 %, в отличие от вегетативных признаков (0,0 %) (таблица 33). Ботлихская и сулакская популяции также имеют высокий уровень самоидентичности – 63,3 % и 66,7 % соответственно.

Таблица 39 – Классификационная матрица показателей генеративных признаков *N. schoberi* в популяциях Дагестана по результатам дискриминантного анализа

Популяции	Точность классификации, %	Алтауская	Ботлихская	Сулакская	Кванхидатлинская	Папасская
Алтауская	38,9	7	0	10	1	0
Ботлихская	63,3	1	19	0	8	2
Сулакская	66,7	6	0	20	0	4
Кванхидатлинская	96,7	0	1	0	29	0
Папасская	93,3	0	1	0	1	28
Всего	74,6	14	21	30	39	34

Наибольшей удаленностью друг от друга по всем признакам плода и семени характеризуются кванхидатлинская и сулакская популяции, что подтверждает расстояние Махаланобиса (25,9), которое показывает расстояние между заданной точкой и центром рассеянных в эллипсоидном пространстве показателей признаков (таблица 40).

Таблица 40 – Показатели меры сходства популяций *N. schoberi* по генеративным признакам (расстояние Махаланобиса)

Популяции	Алтауская	Ботлихская	Сулакская	Кванхидатлинская
Ботлихская	15,8			
Сулакская	2,8	20,1		
Кванхидатлинская	22,1	4,2	25,9	
Папасская	14,1	2,9	16,0	8,6

Расположение всех объектов в пространстве двух канонических корней по итогам дискриминантного анализа также подтверждает отмеченную выше близость или удаленность популяций друг от друга по совокупности их признаков (рисунок 10).

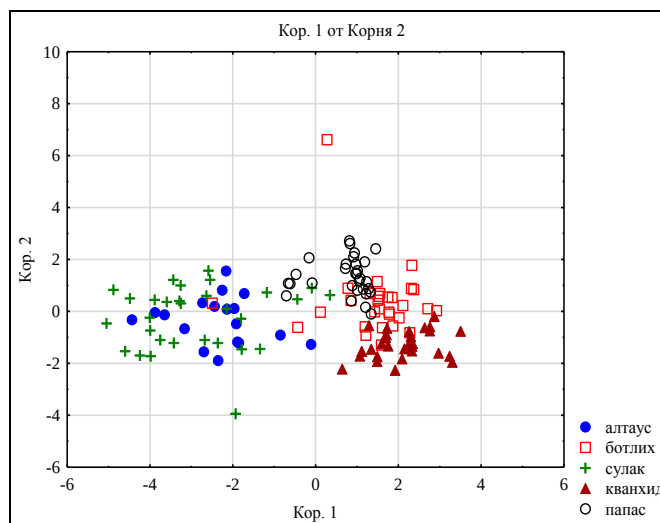


Рисунок 10 – Рассеивание объектов в пространстве двух канонических корней

Таким образом, изученные признаки плода и семени *N. schoberi* показывают, что линейные признаки обладают относительно низкой изменчивостью, как на внутрипопуляционном, так и на межпопуляционном уровне, а весовые и количественные – высокой изменчивостью (41,3 % и 53,6 % соответственно). Дискриминантный анализ показал, что наибольшие различия между популяциями связаны с признаком «эффективность плода» (109,1), что подтверждено и по t-критерию Стьюдента. При этом наибольшей самоидентичностью отличаются кванхидатлинская (96,7 %) и папасская (93,3 %) популяции. Кроме того, тот факт, что по вегетативным признакам алтауская популяция имеет низкую обособленность, не дает нам основание считать ее субпопуляцией сулакской популяции, т.к. по

генеративным признакам она обособлена от других популяций на 38,9 %, что подтверждает и значение расстояния Махаланобиса.

3.2 Биоморфологические особенности кустов и возрастной состав популяций

3.2.1 Внутрипопуляционная изменчивость признаков кустов

В каждой из шести дагестанских популяций *N. schoberi* (алтауская, сулакская, ботлихская, папская, кумская и кванхидатлинская) рендомизировано было отобрано по 30 кустов для дальнейшего изучения их биоморфологических признаков. По полученным данным и в соответствии с определенными внешними возрастными признаками кусты нами ранжированы и разделены на группы по высоте и диаметру, что позволило с определенной достоверностью выявить возрастную структуру популяций (Гасанов, 2006; Асадулаев, Садыкова, 2011) и оценить их биоморфологическую структуру в зависимости от условий произрастания.

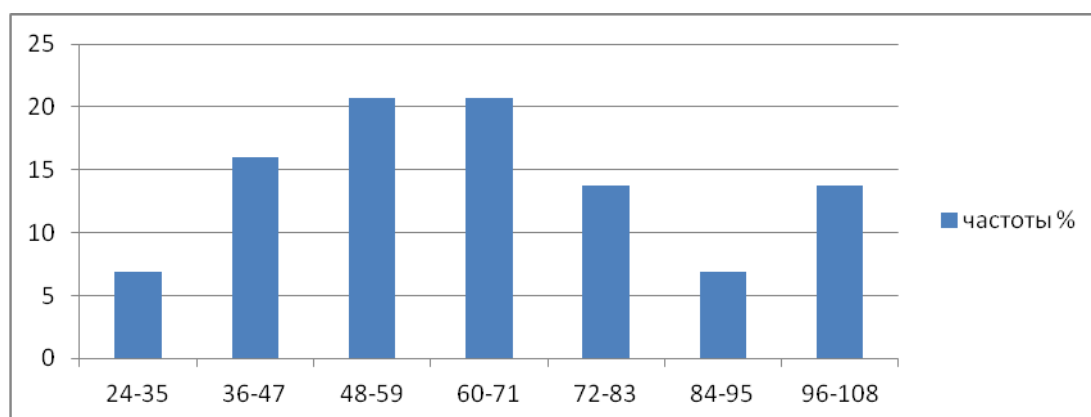
Биоморфологические особенности кустов алтауской популяции

«В алтауской популяции высота кустов *N. schoberi* колеблется от 24 до 108 см. Большинство особей (58%) составила группу со средними размерами (от 36 до 71 см). Диаметр кустов оказался значительно крупнее – от 30 до 510 см. Большая часть из них имеет диаметр от 30 до 269 см, и почти половина (48%) – до 109 см (рисунок 11).

По признаку «высота куста» мы видим относительно равномерное распределение размерных групп соответствующее нормальному (рисунок 11А), что нельзя сказать о распределении таких же групп по диаметру кустов (рисунок 11Б), т.е. в алтауской популяции имеет место численное преобладание в биоморфологическом спектре кустов с большей высотой кроны, что указывает на стабилизацию этого показателя в более раннем возрасте. Численное преобладание кустов с меньшим диаметром (до 109 см) мы связываем с относительной молодостью этой популяции.

Таким образом, можно сделать общий вывод о том, что высота кустов стабилизируется в более раннем возрасте, чем диаметр кустов. Численное преобладание в популяции кустов с меньшим диаметром, видимо, связано с относительной молодостью алтауской популяции. Кусты *N. schoberi* с возрастом значительно разрастаются в диаметре с образованием куртин, а лежащие при этом скелетные ветви образуют придаточные корни, что особенно важно для выживания кустов и сохранения популяции в условиях с подвижным песчано-илистым грунтом» (Гаджиатаев, Асадулаев, 2018А).

А



Б

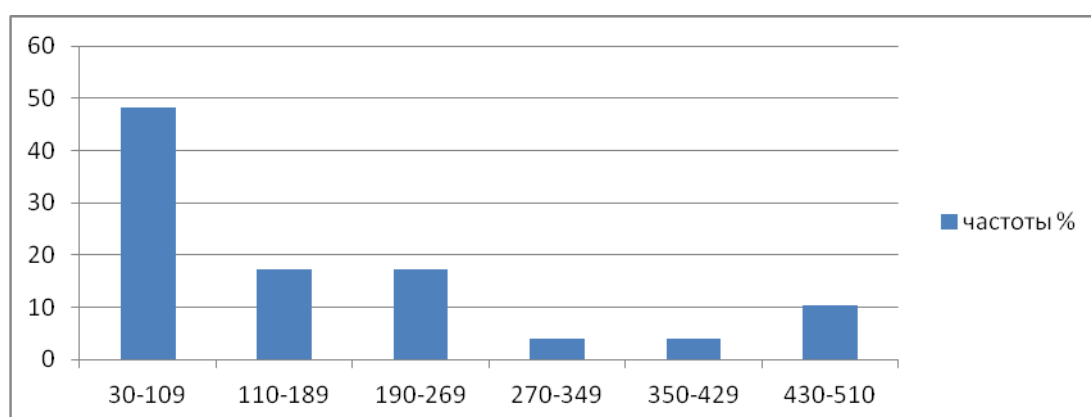


Рисунок 11 – Гистограмма распределения частот по признакам: А – «высота куста» и Б – «диаметр куста»

Биоморфологические особенности кустов сулакской популяции

«Несмотря на относительную однородность условий произрастания кусты *N. schoberi* в сулакской популяции по биометрическим показателям различаются. При этом у 53 % кустов высота варьирует от 57 до 86 см (рисунок 12А), большая часть (30 %) которых (центральное ядро популяции) имеет высоту куста от 57 до 71 см.

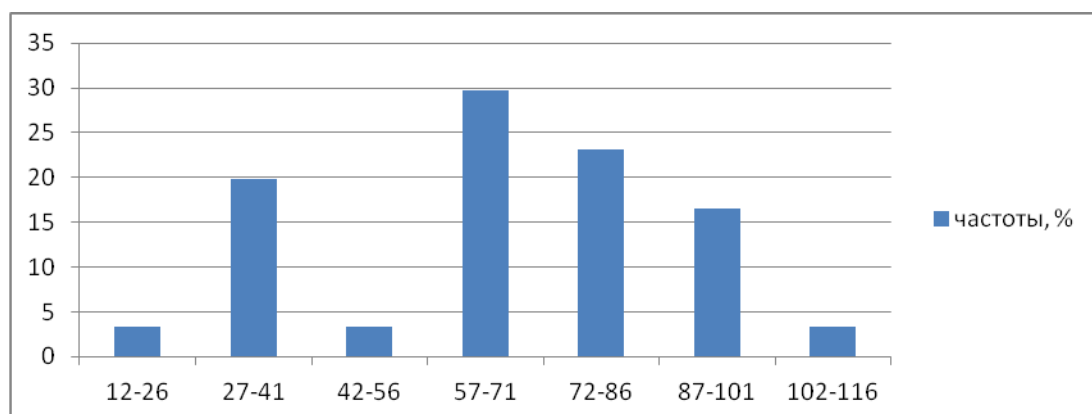
По высоте куста распределение размерных групп ближе к нормальному, а по диаметру куста наблюдается левостороннее смещение.

Показатели диаметра кустов здесь меньше, чем в алтауской популяции, но несколько больше размеры по высоте – до 116 см. Большая часть кустов (83 %) имеет маленькие и средние размеры (до 99 см), 39 % из них – от 40 до 59 см.

Численное преобладание кустов с меньшим диаметром (до 99 см) мы связываем с относительной молодостью данной популяции. В сулакской популяции в условиях полупустынной зоны кусты *N. schoberi*, как и в алтауской популяции, способны разрастаться в

диаметре с образованием куртин, что имеет важное значение для закрепления песков. С возрастом, укоренившиеся лежащие скелетные ветви образуют отдельные кусты за счет партикуляции кустов в силу процессов старения» (Гаджиатаев, Асадулаев, 2018Б).

А



Б

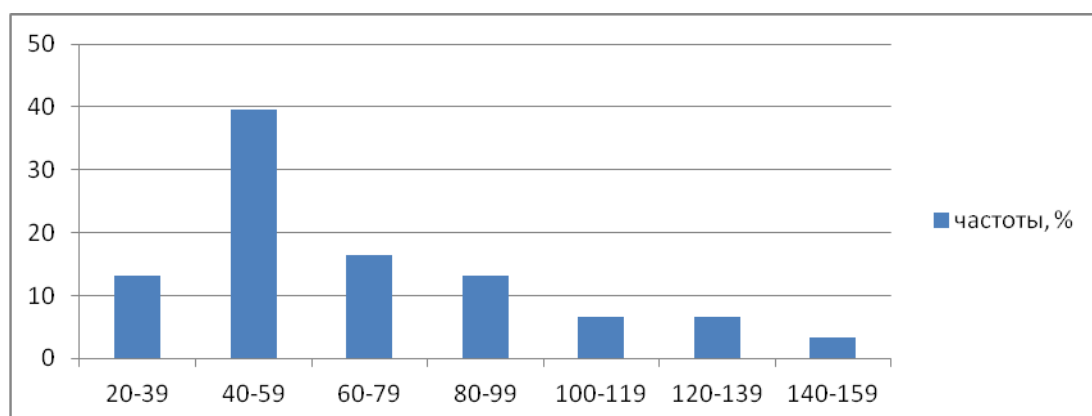


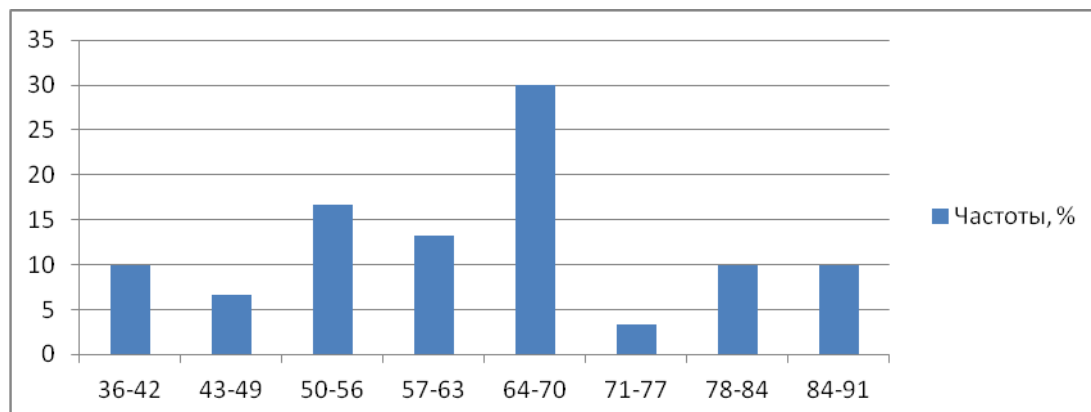
Рисунок 12 – Гистограмма распределения частот по признакам: А – «высота куста» и Б – «диаметр куста»

Биоморфологические особенности кустов ботлихской популяции

В ботлихской популяции все особи *N. schoberi* в период наблюдений были в генеративном состоянии. На данном участке нами обнаружены 82 особи этого вида.

Установлено, что у 50 % кустов высота варьирует от 50 до 70 см (рисунок 13А) из них 30 % особей отнесены в группу с высотой от 64 до 70 см. Значения диаметра куста изменяются здесь в диапазоне от 26 до 153 см, из них 56 % образуют четыре группы со значениями от 58 до 121 см (рисунок 13Б).

А



Б

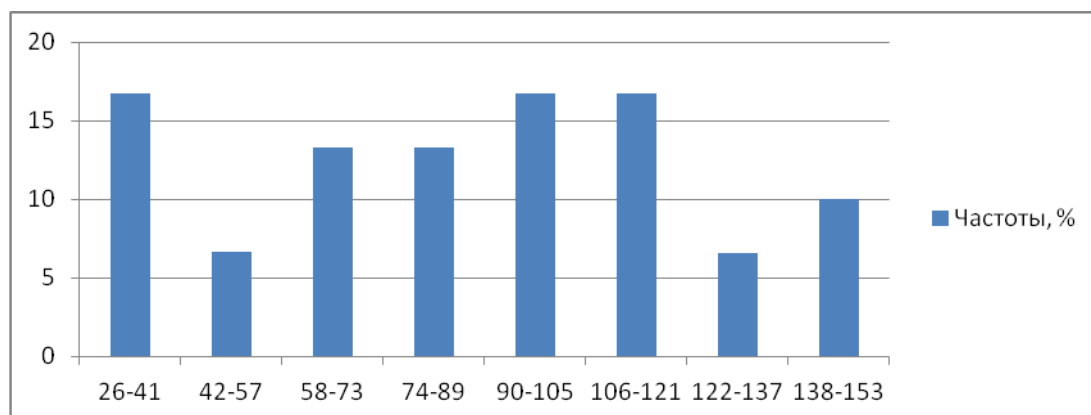


Рисунок 13 – Гистограмма распределения частот по признакам: А – «высота куста » и Б – «диаметр куста»

Ботлихская популяция была взята нами как модельная, чтобы сравнить соотношение групп по биоморфологическим признакам (по высоте и диаметру куста) с распределением этих же растений по возрастным состояниям. Исходя из того, что все особи в этой популяции находились в генеративном состоянии, по внешним признакам плодоношения и состояния мы распределили их по возрастным группам. По диаметру куста растения распределились в 3 группы с интервалами: 26–57, 58–121, 122–153 см; такое распределение совпало с их распределением и по возрастным состояниям – g1 – g2 – g3. Средние показатели выборки соответствуют средним значениям диаметра куста. Этот признак является более надежным, чем высота кустов, которая чаще подвергается внешним физическим воздействиям (таблица 41).

В исследуемой популяции *N. schoberi* ювенильных, имматурных, сенильных и субсенильных особей обнаружено не было. Поэтому данную популяцию следует отнести к средневозрастной нормальной неполночленной. При распределении особей по возрастным группам 60 % отнесено к g2 состоянию с диаметром куста от 58 до 121 см. К g1 возрастному состоянию отнесено 23,3 % кустов, а к g3 состоянию – 16,7 %. Растениям g2 возрастного

состояния соответствует и максимальное число скелетных побегов. К g3 состоянию кусты несколько ослабевают, что видно и по уменьшению количества цветков в соцветии.

Таблица 41 – Соответствие возрастных групп *N. schoberi* по возрастным состояниям, группам по диаметру кроны кустов

Возрастное состояние	Диаметр кроны, см	Число растений		Число скелетных побегов
		шт.	%	
g1	26-57	7	23,3	1,6
g2	58-121	18	60	4
g3	122-153	5	16,7	3,5

Таким образом, ботлихская популяция *N. schoberi* является средневозрастной нормальной неполночленной. Большинство кустов (60 %) имеют размеры в интервале 58–121 см и относятся к группе среднего генеративного возрастного состояния (g2). В настоящее время одним из факторов, угрожающим этой популяции является антропогенное воздействие с прямым разрушением места произрастания.

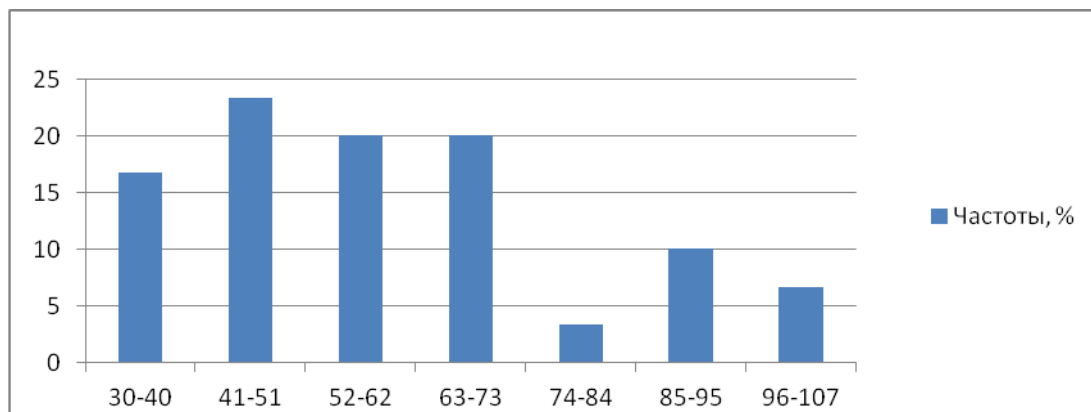
Биоморфологические особенности кустов кванхидатлинской популяции

Кусты *N. schoberi* в кванхидатлинской популяции различаются по биометрическим показателям. Это может быть связано как с возрастными и генетическими особенностями растений в самой популяции, так и с относительной неоднородностью условий произрастания: осыпной склон, низина, места выхода минерализованных источников.

Общий размах значений высоты всех кустов кванхидатлинской популяции колеблется от 30 до 107 см, из которых большинство кустов (63 %) отнесено в группу со средними размерами (от 41 до 73 см). Показатели диаметра кустов изменяются значительно шире – от 48 до 363 см. (рисунок 14). Большая часть (90 %) имеет размеры от 48 до 227 см.

По диаметру куста мы видим относительно равномерное распределение групп соответствующее нормальному (кроме интервала 273–317) (рисунок 14Б), что нельзя сказать о распределении таких же групп по высоте куста (рисунок 14А). Т.е. в кванхидатлинской популяции имеет место численное преобладание в биоморфологическом спектре кустов с большей высотой кроны, что также указывает на стабилизацию этого показателя в более раннем возрасте. Относительно равномерное распределение кустов по признаку «диаметр куста» (до 109 см) указывает на молодость популяции, о чем говорит также отсутствие партикуляции, которая связана со способностью кустов *N. schoberi* значительно разрастаться в диаметре, а в последующем распадаться на отдельные кусты.

А



Б

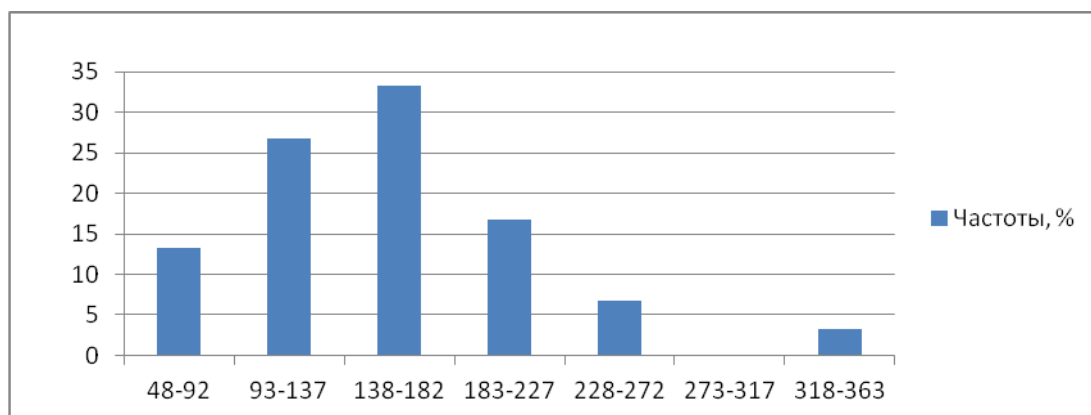


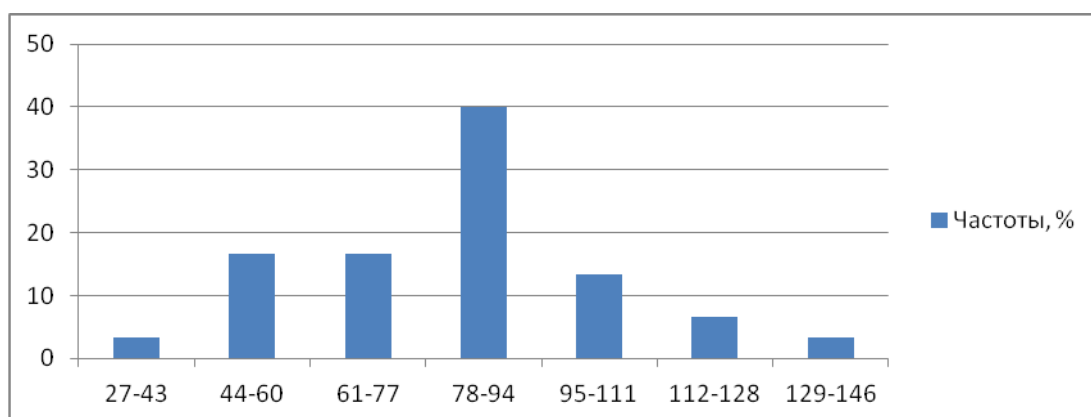
Рисунок 14 – Гистограмма распределения частот по признакам А – «высота куста» и Б – «диаметр куста»

Биоморфологические особенности кустов папаской популяции

«В папаской популяции кусты *N. schoberi* также различаются по биометрическим показателям. Общий размах высоты кустов имеет пределы от 27 до 146 см. Из них 40 % кустов отнесены в группу со средними размерами от 78 до 94 см (рисунок 15). Размах показателей диаметра кустов, как и в других популяциях, больше – от 26 до 362 см. Большая часть кустов имеет размеры от 122 до 217 см, что составляет около 60 %.

По высоте и диаметру кустов в папаской популяции мы имеем относительно равномерное распределение размерных групп (рисунок 15Б), что нельзя сказать о других популяциях. Численно преобладают кусты с диаметром от 74 до 217 см. Как было сказано выше, большая продолжительность разрастания кроны кустов *N. schoberi* в ширину имеет значение для устойчивости популяции и сохранности сообществ с ее участием, с учетом подвижности песчано-илистого грунта, на котором произрастает данный вид. Преобладание в папаской популяции кустов с меньшими диаметрами также как и в других популяциях, связано с ее относительной молодостью» (Гаджиатаев, 2019).

А



Б

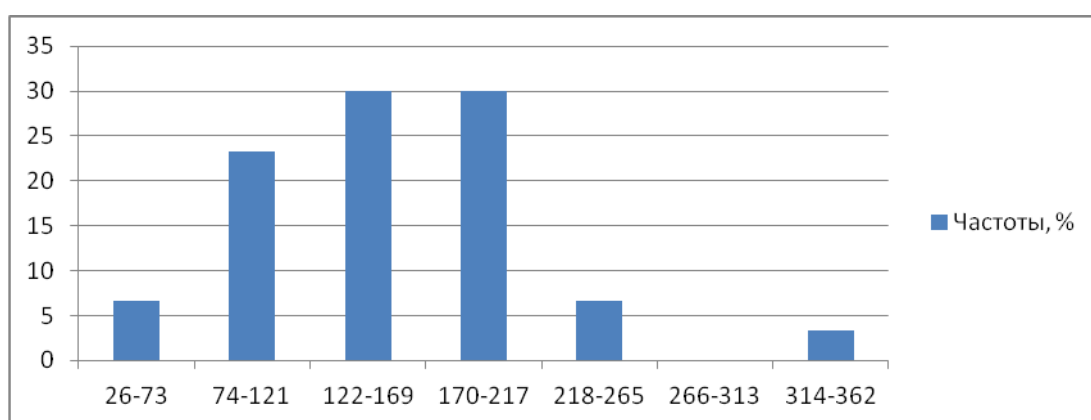


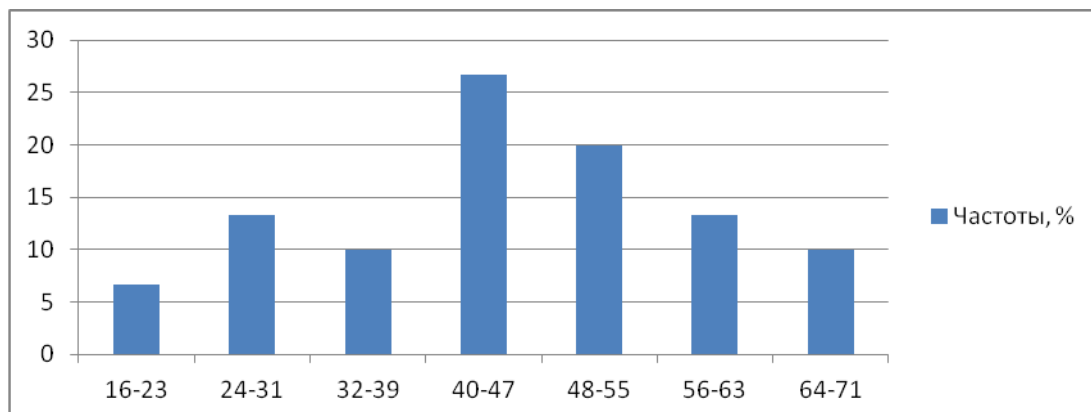
Рисунок 15 – Гистограмма распределения частот по признакам: А – «высота куста» и Б – «диаметр куста»

Биоморфологические особенности кустов кумской популяции

В кумской популяции общий размах значений высоты всех кустов *N. schoberi* ограничен в пределах от 16 до 71 см. Из них 47 % кустов отнесены в группу со средними размерами от 40 до 55 см (рисунок 16). Интервал значений диаметра кустов от 27 до 215 см. Средняя группа (от 27 до 134 см) составляет около 88 %.

По высоте куста распределение особей относительно равномерное (рисунок 16А), а по диаметру куста видно левостороннее смещение показателей численности групп. Преобладание числа кустов с меньшей высотой и меньшим диаметром говорит о том, что кумская популяция *N. schoberi* молодая. Расширение зоны произрастания *N. schoberi* в условиях полупустыни северного Дагестана сыграло бы большую роль в сдерживании песков и в восстановлении деградированных летних пастбищ.

А



Б

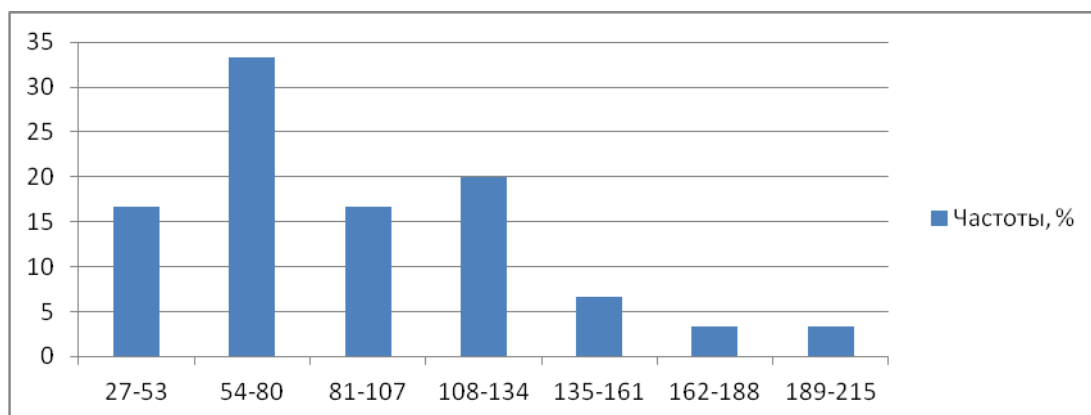


Рисунок 16 – Гистограмма распределения частот по признакам: А – «высота куста» и Б – «диаметр куста»

3.2.2 Межпопуляционная изменчивость признаков кустов

Для оценки межпопуляционных различий кустов *N. schoberi* по биоморфологическим особенностям нами использовались данные из наиболее крупных дагестанских популяций (алтауская, ботлихская, сулакская, кумская, папаская и кванхидатлинская).

Наибольшую изменчивость по признаку «высота куста» из всех изученных популяций имеет ботлихская (45,9 %). Более высокие кусты (по средним значениям) имеет папаская популяция (80,5 см). В сулакской популяции значения высоты кроны наиболее выровнены (CV – 25,6 %) (таблица 42).

Наибольшей изменчивостью показателей диаметра кроны, как на внутривнутрипопуляционном, так и на межпопуляционном уровне характеризуется алтауская популяция (62,3 %), а наименьшей – кванхидатлинская (37,1 %), у которой большее значение среднего диаметра кроны (158,2 см).

Таблица 42 – Изменчивость биоморфологических показателей кустов и возрастного состава популяций *N. schoberi*

Популяции	Признаки	$\bar{x}$	CV, %	Минимум	Максимум	Высота над ур. м., м	Географическая широта
Папаская	h	80,5±3,99	27,2	35,0	135,0	-15	42,33181
	d	145,2±11,6	43,8	75,0	340,0		
Кванхидатлинская	h	62,3±3,31	29,2	35,0	100,0	700	42,66215
	d	158,2±10,7	37,1	70,0	340,0		
Ботлихская	h	73,0±6,11	45,9	30,0	170,0	850	42,65525
	d	68,0±6,44	51,9	30,0	180,0		
Алтауская	h	64,3±3,82	32,6	30,0	110,0	30	43,15577
	d	121,6±13,83	62,3	30,0	300,0		
Сулакская	h	71,5±3,34	25,6	35,0	110,0	-25	43,28854
	d	114,8±9,27	44,2	40,0	250,0		
Кумская	h	44,3±2,48	30,6	20,0	70,0	-20	44,86015
	d	93,0±7,80	45,9	40,0	200,0		
Общее	h	66,0±1,82	37,1	20,0	170,0	-	-
	d	116,8±4,70	54,0	30,0	340,0		

Примечание: $\bar{x}$ – средние показатели кустов; CV – коэффициент вариации показателей кустов; h – высота куста; см; d – диаметр куста, см. верхняя строка:

Дисперсионный анализ показал достоверное влияние условий мест произрастания дагестанских популяций (комплексный фактор) на признаки кустов *N. schoberi*. При этом различия между популяциями относительно одинаковы, как по высоте куста – 22,4 %, так и по диаметру куста – 24,0 % на высоком уровне значимости ($P < 0,001$) (таблица 43).

Таблица 43 – Результаты дисперсионного анализа по показателям высоты и диаметра кустов *N. schoberi*

Признаки	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	h^2 , %	R^2		r_{xy}	
							высота над ур. моря, %	широта, %	высота над ур. моря, м	широта
h	5	4651,00	174	481,695	9,7	22,4** *	0,4	17,0***	0,06	-0,41***
d	5	32949,59	174	3146,037	10,5	24,0** *	0,8	3,8**	-0,09	-0,19**

Примечание: F – критерий Фишера; h^2 – доля влияния фактора; R^2 – коэффициент детерминации; r_{xy} – коэффициент корреляции между фактором и изучаемым признаком; h – высота куста; d – диаметр куста; * – $P < 0,05$; ** – $P < 0,01$; *** – $P < 0,001$.

При оценке различий между популяциями (R^2) выявлено, что влияние комплексных условий высоты над уровнем моря на показатели кустов недостоверное, а условий, связанных с географической широтой местности (при перемещении с юга на север в пределах общего ареала в Дагестане) значительное и достоверное (по высоте куста – 17,0 %, по диаметру куста – 3,8 %). Корреляционная связь (r_{xy}) между географической широтой места произрастания популяций и признаками «высота куста» (-0,41) и «диаметр куста» (-0,19) отрицательная, т.е. с юга на север в популяциях селитрянки доля особей с меньшими размерами кустов увеличивается (рисунок 17).

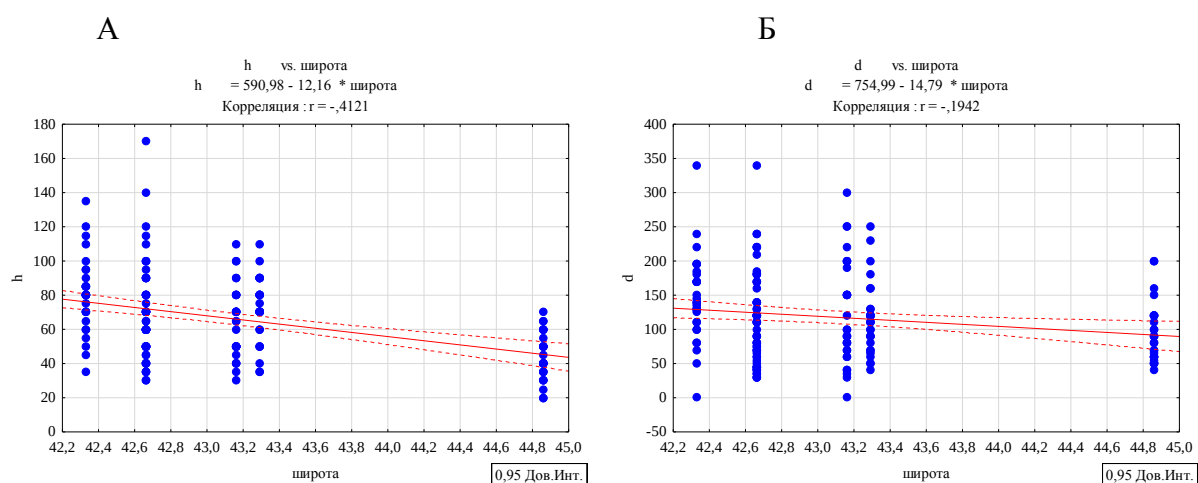


Рисунок 17 – Зависимость высоты (А) и диаметра (Б) кустов от географической широты местности

Более достоверные различия между популяциями по t-критерию Стьюдента обнаружены по признаку «диаметр куста» – двенадцать случаев из пятнадцати сравнений (таблица 44). По признаку «высота куста» достоверные различия выявлены между папаской и кумской популяциями (7,69 %), по «диаметру куста» – между кванхидатлинской и ботлихской популяциями (7,21 %). Кусты в алтауской и сулакской популяциях по биоморфологическим признакам и признакам вегетативного побега различаются незначительно.

Таблица 44 – Достоверность различий между популяциями по показателям диаметр и высота куста по t-критерию

Популяции	Признаки куста	
	высота	диаметр
Папаская - Кванхидатлинская	3,50***	0,82
Папаская - Ботлихская	1,03	5,81***
Папаская - Алтауская	2,92**	1,31
Папаская - Сулакская	1,73*	2,04*
Папаская - Кумская	7,69***	3,73***
Кванхидатлинская - Сулакская	1,95*	3,10**
Кванхидатлинская - Алтауская	0,40	2,09*
Кванхидатлинская - Ботлихская	1,53	7,21***
Кванхидатлинская - Кумская	4,35***	4,92***
Ботлихская - Кумская	4,35***	2,47*
Ботлихская - Алтауская	1,20	3,51***
Ботлихская - Сулакская	0,22	4,15***
Алтауская - Сулакская	1,41	0,40
Алтауская - Кумская	4,39***	1,80*
Сулакская - Кумск	6,53***	1,80*

Примечание: * – $P < 0,05$; ** – $P < 0,01$; *** – $P < 0,001$.

Таким образом, изменчивость высоты куста, как на внутривнутрипопуляционном, так и на межпопуляционном уровне оказалась более высокой в ботлихской популяции (45,9 %), а диаметра куста – в алтауской (62,3 %). Относительно стабильны показатели диаметра куста в кванхидатлинской популяции, у которой обнаружены и более высокие средние значения по этому признаку (158,2 см). Комплексные условия мест произрастания (широта) оказывают линейное и достоверное влияние на различия между популяциями (R^2) как по высоте куста – 17,0 % так и по диаметру куста – 3,8 %. Корреляционная связь (r_{xy}) между широтой и признаками куста отрицательная, т.е. с увеличением широты с юга на север уменьшается высота и диаметр кустов.

ГЛАВА 4 БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ *N. SCHOVERI*. В УСЛОВИЯХ ДАГЕСТАНА

4.1 Анатомическое строение вегетативных органов

«Большинство работ по изучению *N. schoberi* – редкого, ценного для медицинского и пищевого применения вида, посвящено описанию морфологических особенностей и выявлению биохимического состава вегетативных и генеративных органов (Высочина и др., 2011; Ибрагимов и др., 1983; Gao et al., 2002; Tulyaganov, Allaberdiev, 2003; Zhang et. al., 2010).

В Дагестане для *N. schoberi* характерна дизъюнктивность ареала, которая обусловлена приуроченностью к засоленным почвам (эвгалофит) с относительно высоким уровнем грунтовых вод. Такие условия произрастания приводят к формированию у растений адаптаций на клеточном и тканевом уровнях, в том числе к накоплению в тканях солей в виде кристаллов, удерживающих воду и повышающих осмотический потенциал клеток (Косулина и др., 1993).

В настоящем разделе представлены итоги проведенной нами работы по изучению анатомического строения стебля, корня и листа с учетом адаптивных особенностей тканей этих органов и биоморфологических особенностей селитрянки Шобера в зависимости от возраста кустов. Образцы листьев, стеблей и корней для изучения анатомического строения собраны с растений, произрастающих в сулакской популяции. Для этой территории, как и для всей Прикаспийской низменности характерны засоленные почвы, сильные ветра весной и осенью и высокая температура воздуха в летний период, что способствует развитию у растений не только галофитных, но и ксерофитных признаков.

Анатомическое строение листа

Лист *N. schoberi* покрыт ровным слоем относительно тонкой бородавчатой кутикулы толщиной 2,6 мкм на верхней и 2,9 мкм – на нижней эпидерме. Клетки верхней эпидермы крупнее клеток нижней эпидермы и имеют многоугольную форму. Их стенки слабоизвилистые или прямые, равномерно утолщенные. Среднее количество клеток эпидермы на 1 мм² колеблется от 863 на верхней эпидерме до 966 шт. на нижней (таблица 45) (Асадулаев, Рамазанова, Гаджиатаев и др., 2018).

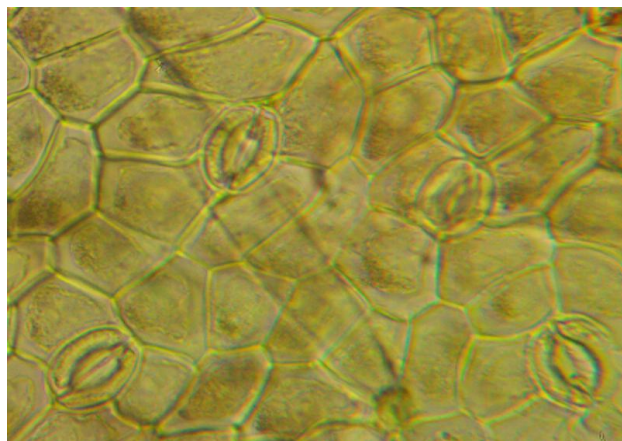
Таблица 45 – Параметры некоторых элементов эпидермы листа *N. schoberi*

Структурные элементы	Клетки			Устьица			Побочные клетки	Трихомы	
	ч., шт.	д., мкм	ш., мкм	ч., шт.	д., мкм	ш., мкм	ч., шт	ч., шт.	д., мкм
Верхняя эпидерма	863,3±22,46	54,0±3,19	29,7±1,00	47,3±2,90	42,1±0,80	31,4±0,66	33,7±0,97	13,6±1,57	205,9±10,05
	14,0	31,8	18,0	33,0	10,2	11,4	15,5	62,3	26,3
Нижняя эпидерма	966,3±50,70	49,9±2,16	32,7±1,37	72,8±2,48	41,2±0,76	30,2±0,66	30,0±0,94	13,2±1,74	270,1±12,76
	28,3	23,3	22,7	18,4	10,0	11,7	16,9	71,1	25,4

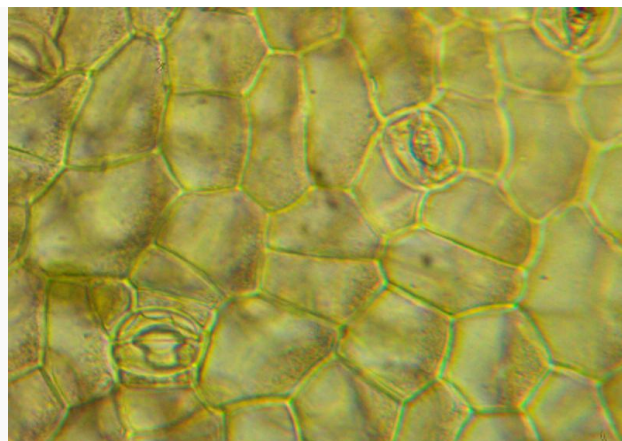
Примечание: верхняя строка: $\bar{x}$ – среднее значение (верхняя строка), CV, % – коэффициент вариации (нижняя строка); ч. – число клеток на 1 мм²; д. – длина; ш. – ширина.

Листья амфистоматические (рисунок 18 А, Б). Устьичный аппарат аномоцитный. Устьица слегка погруженные или на одном уровне с эпидермальными клетками, форма устьиц овальная. Тип устьичных клеток зубчатовидный или ладьевидный. Число побочных клеток на нижней и верхней эпидерме от 30 до 33,7 шт. на 1 мм². Вдоль жилок листа просматриваются клетки с кристаллами солей.

А



Б

Рисунок 18 – Эпидерма листовой пластинки *N. schoberi*: А – верхняя, Б – нижняя.

Устьица крупные – от 30,2 до 42,1 мкм, их плотность низкая – от 47 до 72 шт. на 1 мм². На эпидерме листовой пластинки с обеих сторон имеются простые одноклеточные конусовидные трихомы (рисунок 19Б), плотность их на 1 мм² низкая (примерно 13 шт. на 1 мм²). По размерам трихомы на нижней эпидерме крупнее (более 250 мкм), чем на верхней.

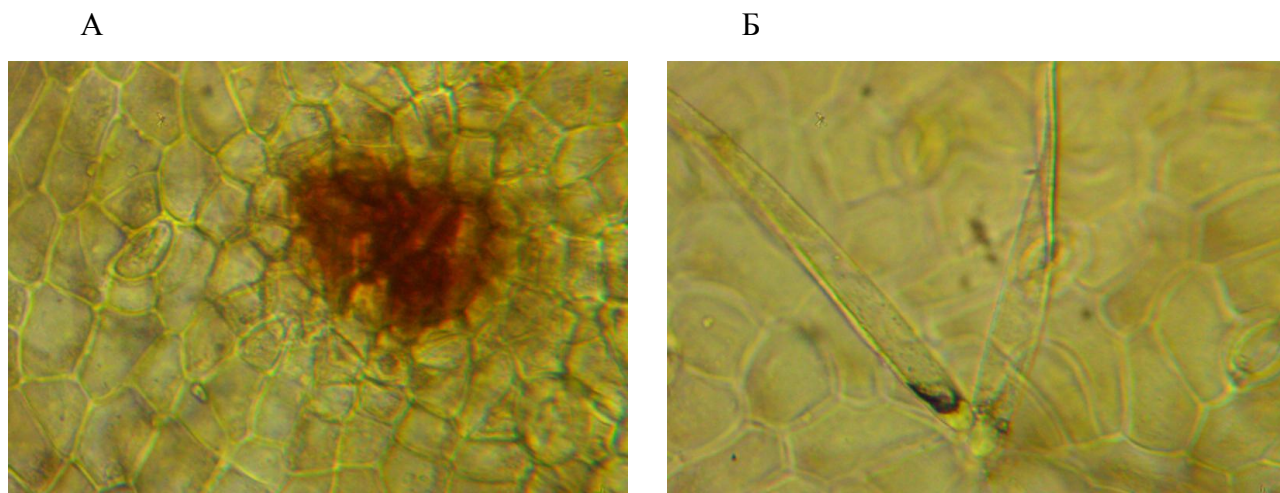


Рисунок 19 – Эпидерма листовой пластинки *N. schoberi*: А – вместилище, Б – простые одноклеточные остроконусовидные трихомы

Мезофилл листа изолатерально-палисадный. Листовая пластинка толстая (более 900 мкм), на поперечном срезе (рисунок 20А) клетки адаксиальной эпидермы крупнее клеток абаксиальной эпидермы (таблица 46). В клетках мезофилла листа просматриваются темно окрашенные вместилища, где возможно, накапливаются соли (рисунок 19А), так как *N. schoberi* считается соленакапливающим эвгалофитом (Неверова, Быков, 2015). Остальные ткани листа светлоокрашенные.

Таблица 46 – Параметры тканей и клеток листовой пластинки *N. schoberi* (поперечный срез)

Размеры клеток, мкм											
верхняя					фл.	кс.	нижняя				
кут.	эпид.	пал.	губ.	склр.			кут.	эпид.	пал.	губ.	склр.
2,6±0,19	27,2±1,08	219,7±9,17	53,5±4,22	40,9±2,91	31,5±2,20	88,8±2,78	2,9±0,23	25,7±0,78	123,1±7,57	125,4±16,56	37,3±3,33
38,6	21,4	22,5	42,6	38,5	37,7	16,9	41,4	16,4	33,1	71,1	48,0
Размеры тканей, мкм											
верхняя						нижняя					
губ.		пал.		склр.		губ.		пал.		склр.	
д	ш	д	ш	д	ш	д	ш	д	ш	д	ш
76,6±3,65	54,7±3,56	94,7±4,05	36,9±2,48	14,4±0,86	10,5±0,60	92,1±8,29	59,1±5,66	91,4±5,63	35,3±2,15	17,6±1,02	13,5±0,99
25,6	35,0	23,0	36,3	32,0	30,7	48,5	51,6	33,2	32,9	31,2	39,3

Примечание: $\bar{x}$, мкм – среднее значение (верхняя строка), CV, % – коэффициент вариации (нижняя строка); кут. – кутикула; эпид. – эпидерма; пал. – палисадная; губ. – губчатая; склр. – склеренхима; фл. – флоэма; кс. – ксилема; д – длина; ш – ширина.

Столбчатая паренхима с нижней стороны листовой пластинки однорядная, с верхней двурядная, клетки относительно крупные (от 35,3 до 94,7 мкм). Губчатая паренхима с верхней стороны листовой пластинки однорядная с более крупными клетками (до 92 мкм), с нижней стороны 4–5-рядная, клетки мельче (до 76 мкм).

Центральный проводящий пучок (закрытый, коллатеральный) ограничен от клеток мезофилла плотно сомкнутыми обкладочными клетками (рисунок 20Б). Арматурные функции выполняют склеренхимные волокна, расположенные сверху (40,9 мкм) и снизу (37,3 мкм) проводящих тканей.

Толщина флоэмы 31,5 мкм, ксилемы – 88,8 мкм. Ксилема состоит из сплошных рядов (по 3–6) сосудов, которые разделены однорядными сердцевинными лучами (7–11 шт.).

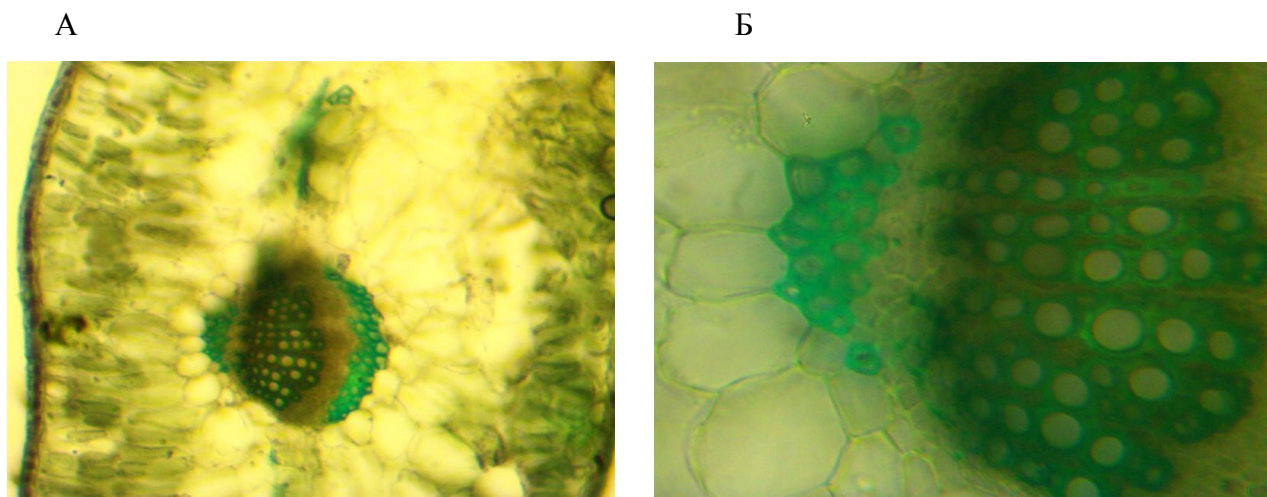


Рисунок 20 – Участок листовой пластинки *N. schoberi* (поперечный срез), А – общий вид, Б – центральная жилка

Анатомическое строение стебля

Однолетний побег

На поперечном срезе однолетний стебель *N. schoberi* имеет цилиндрическую форму. Кутикула тонкая, клетки эпидермы прямоугольной формы, трихомы на эпидерме простые, конусовидные, длиной до 29 мкм (рисунок 21А).

Под эпидермой в несколько рядов (1–4) расположены толстостенные клетки колленхимы (31,7 мкм), сплюснутые в радиальном направлении. Первичная кора (толщина 280,3 мкм), состоит из тонкостенных округлых или вытянутых в тангентальном направлении крупных паренхимных клеток (длина – 94,3 мкм, ширина – 59,4 мкм), расположенных в 2–5 слоев (рисунок 21Б), наружные клетки имеют более толстые стенки.

Центральный цилиндр от коровой паренхимы отделен однослойной эндодермой (23,2 мкм). Очаги первичной ксилемы размещены симметрично между очагами периваскулярной склеренхимы, что придает сердцевине звездчатую форму и формирует вокруг проводящего пучка в зоне эндодермы волнообразный контур.

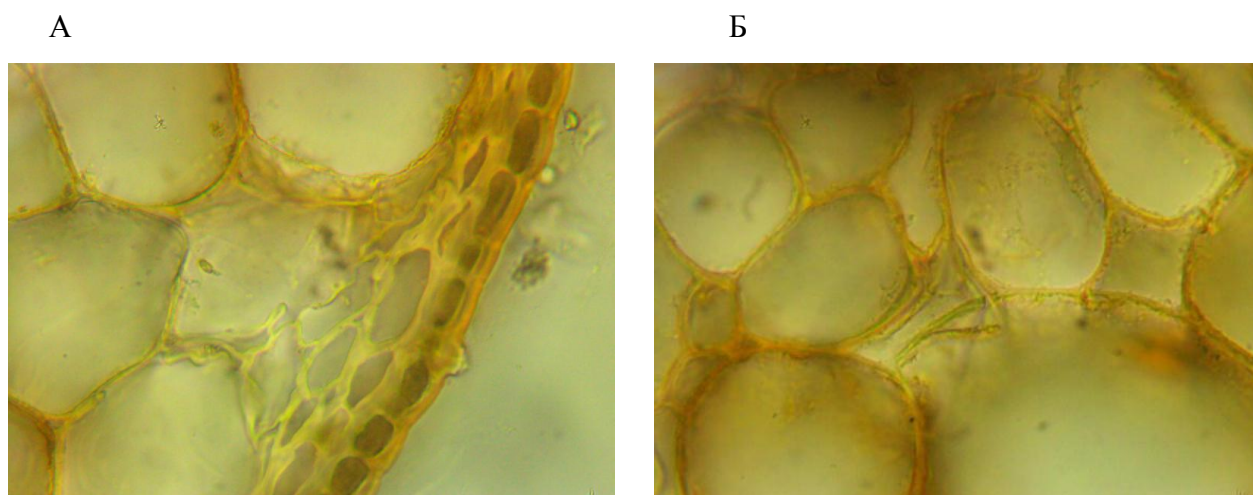


Рисунок 21 – Фрагмент анатомического строения однолетнего побега: А – эпидерма, колленхима, Б – клетки коровой паренхимы

Пучки лубяных волокон (56,9 мкм) расположены в одном кольце и отделены друг от друга 2–3 рядами клеток коровой паренхимы (рисунок 22А). Волокна толстостенные, встречаются как широкие (30–25 мкм), так и узкие (17–7 мкм).

Толщина вторичной флоэмы в 2,4 раза больше первичной (склерефицированной). Клетки вторичной флоэмы мелкие (15,3–10,6 мкм), в ней встречаются одиночные или небольшими группами (по 2–3) вместилища. Размеры вместилищ варьируют в значительных пределах: от 7,5 до 102,5 мкм.

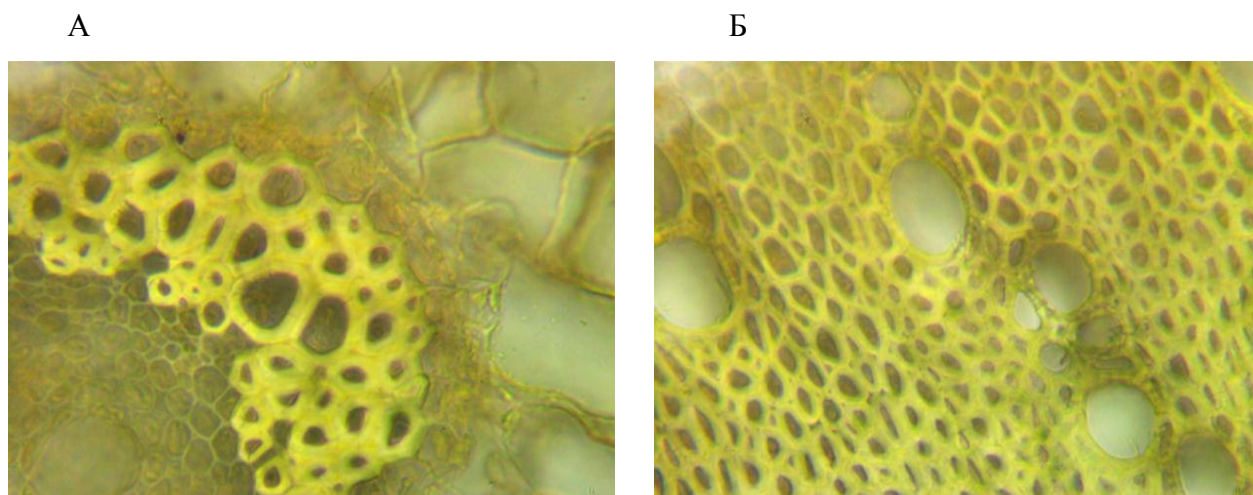


Рисунок 22 – Фрагмент анатомического строения однолетнего побега: А – склеренхима во флоэме с вместилищами, Б – ксилема

Ксилема (456,8 мкм) представлена либриформом, (длина – 17,7 мкм, ширина–10,2 мкм) и сосудами, расположенными в радиальных цепочках по 2–3 или 7–10 (рисунок 22Б). Размеры

сосудов от 10 до 68 мкм. Между ксилемными рядами проходят одно-, двурядные сердцевинные лучи.

Клетки сердцевины стебля мельче (52,2–65,1 мкм), чем коровой паренхимы (59,4–94,3 мкм). На границе с ксилемой выделяется перимедуллярная зона (46,4 мкм), образованная мелкими тонкостенными паренхимными клетками (9,8–14,7 мкм).

Четырехлетний побег

К четырем годам у надземного стебля имеется хорошо развитая перидерма, за которой еще видны сильно сдавленные клетки коровой паренхимы. В отличие от годичного стебля количество пучков лубяных волокон увеличивается, их кольца смыкаются. Клетки вторичной флоэмы плохо различимы.

Ксилема (2005 мкм) представлена либриформом, толстостенные клетки которого (15,3–10,1 мкм) плотно окружают сосуды и клетки осевой паренхимы (рисунок 23А). Тип древесины кольцепоровый. При этом имеются как изолированные, так и сближенные сосуды. Количество и группирование сосудов в зависимости от возраста годичных колец различно. В приросте первого года сосуды (от 4 до 12) выстроены в радиальные цепочки, в последующем группирование их усиливается, образуя гроздевидные скопления, содержащие от 6 до 32 клеток. Их расположение меняется с радиального в тангентальное. При этом короткие радиальные цепочки из 2–5 сосудов сохраняются, связывая предыдущие слои с последующими.

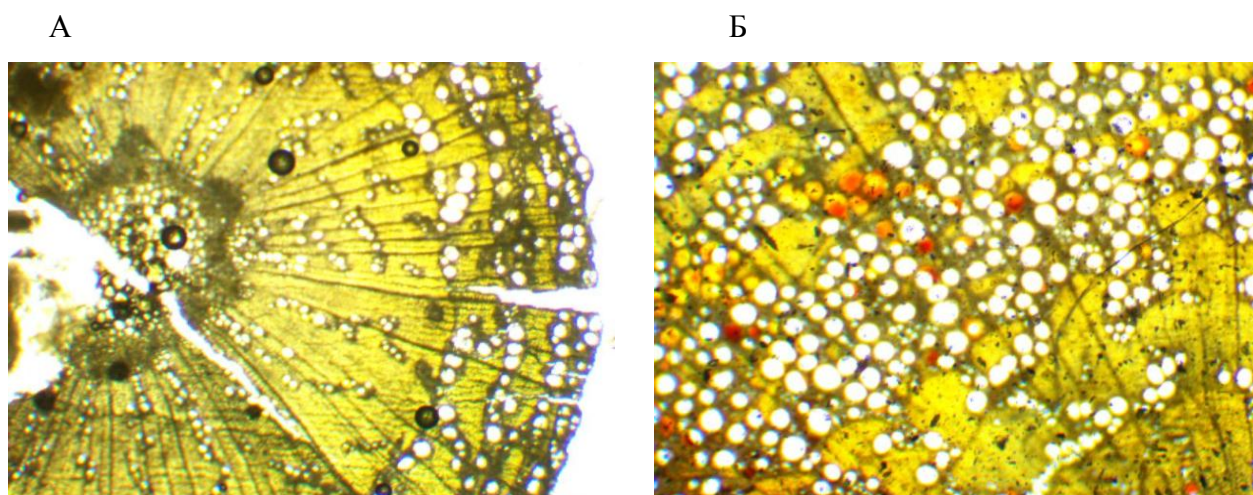


Рисунок 23 – Анатомическое строение стебля многолетнего побега: А – наземный, Б – подземный

Размеры клеток сосудов от годичного кольца первого года (42,9–30,4 мкм) к последующим (45,4–33,2 мкм) относительно стабильны (таблица 47). Выраженность

перимедуллярной зоны сохраняется. В проводящей части стебля в большом количестве видны пигментированные клетки с красно-коричневым содержимым.

Таблица 47 – Возрастные характеристики некоторых элементов ксилемы многолетних ветвей *N. schoberi*

Возраст ксилемы, годы	Элемент ксилемы	Наземная ветвь		Подземная ветвь	
		$\bar{x}$	CV	$\bar{x}$	CV
1	л	18,6±1,82	29,4	15,0±0,59	11,8
	с	42,9±4,85	42,2	46,4±5,31	49,8
2	л	15,3±1,06	20,8	18,9±0,94	15,0
	с	45,4±3,86	37,0	45,3±4,67	44,9
3	л	15,6±1,23	23,8	17,5±1,44	24,7
	с	32,9±3,37	44,6	29,7±5,65	82,7
4	л	12,2±0,97	23,9	17,5±0,83	14,3
	с	30,0±2,69	39,1	58,1±5,79	42,3
5	л	-	-	15,0±1,10	22,0
	с	-	-	45,3±5,81	56,0
6	л	-	-	17,8±1,53	25,8
	с	-	-	46,9±8,60	77,7
7	л	-	-	15,8±0,72	13,7
	с	-	-	26,2±7,27	121,3

Примечание: л – либриформ; с – сосуды; $\bar{x}$ – среднее значение, мкм; CV – коэффициент вариации, %.

Подземный семилетний стебель также имеет хорошо развитую перидерму. В поперечном срезе стебля по цвету различаются более темноокрашенные слои прошлых годов и светлоокрашенный слой текущего года. Коровая паренхима сильно сдавленная, в которой по кольцу островками расположены пучки лубяных волокон.

У подземного стебля (рисунок 23Б) в отличие от наземного (рисунок 23А) либриформ и трахеиды менее развиты. Плохо различимы и годовичные слои ксилемы. Древесина кольцесосудистая, хотя имеются указания, что в экстремальных условиях она может и изменяться (Умаров, 1998).

В ксилеме первого года наземного и подземного стебля распределение сосудов имеет одинаковую рассеяннорядную картину и основная масса клеток представлена волокнами либриформа. В приростах ксилемы подземного стебля в последующие годы образуются сплошные скопления сосудов, которые прерываются небольшими группами клеток либриформа (рисунок 23Б). Доля сосудов (особенно крупных и сгруппированных) становится больше, увеличиваются и их размеры (от 30 до 61 мкм). Одиночные сосуды встречаются реже. Сердцевинные лучи (одно-, или двурядные) во многих участках вовсе не просматриваются.

В ксилеме как наземного, так и подземного побегов изменчивость диаметра сосудов высокая и составляет 37,0–44,6 % и 42,3–121,3 % соответственно (таблица 47). Диаметр клеток либриформа относительно стабильный и варьирует в пределах 20,8–29,4 % и 11,8–24,7 %. При этом однозначный тренд изменения показателей CV с возрастом побега не выявлен.

Стабильность показателей CV клеток либриформа ветвей объясняется его арматурными функциями и, видимо, менее зависима от конкретных условий произрастания (надземные и подземные). На формирование диаметра сосудов оказывают влияние различные внешние факторы, в том числе условия питания и водоснабжения (Эзау, 1980), с чем мы и связываем высокую вариабельность показателей данного признака по годам.

Анатомическое строение корня

Паренхима коры однолетнего первичного корня рыхлая с воздухоносными полостями (31–40 мкм), которые с возрастом увеличиваются (63,6–116,4 мкм). Размеры клеток – 12,8–30,6 мкм. Склеренхима периваскулярная, представлена островками. Флоэмная часть узкая – 31,1 мкм, в ней просматриваются небольшие вместилища размерами 8,7–27,5 мкм (таблица 48).

Таблица 48 – Анатомические характеристики клеток корня *N. schoberi* в зависимости от возраста

Клеи тканей		Возраст корней, годы					
		1		2		3	
		$\bar{x}$	CV	$\bar{x}$	CV	$\bar{x}$	CV
Перидермы	д.	-	-	41,7±5,27	37,9	52,5±5,17	29,5
	ш.	-	-	19,2±2,20	34,5	37,3±5,23	46,1
Склеренхимы	д.	20,6±1,08	15,8	20,0±1,25	18,8	24,4±1,66	20,3
	ш.	12,8±0,97	22,8	15,0±0,93	18,6	18,1±0,81	13,5
Паренхимы	д.	30,6±3,30	32,4	56,9±3,19	16,8	56,7±6,57	34,8
	ш.	12,8±1,41	33,1	33,1±2,82	25,6	28,3±3,80	40,2
Вместилищ	д.	27,5	-	116,4±13,30	34,3	114,2±12,71	33,4
	ш.	8,7	-	63,6±7,85	37,0	79,7±12,74	48,0
Флоэмы	д.	17,8±1,53	24,2	40,8±4,12	18,1	18,6±1,32	21,4
	ш.	8,1±1,13	39,4	28,3±2,28	24,2	13,9±1,45	31,3
Камбия	д.	-	-	16,4±1,82	33,3	15,8±0,59	11,2
	ш.	-	-	10,8±0,93	25,8	6,9±0,37	15,9
Либриформа	д.	12,8±0,50	11,8	18,6±0,84	13,6	19,2±1,32	20,6
Сосудов	ш.	22,5±1,25	16,7	64,4±6,69	31,1	69,7±5,09	21,9

Примечание: д. – длина, мкм; ш. – ширина, мкм; $\bar{x}$ – среднее значение; CV – коэффициент вариации, %.

На поперечных срезах 3-х летнего корня видны остатки разорванной первичной коры, которая замещается многорядной пробкой. Феллоген закладывается в первый же год, размеры клеток феллодермы колеблются от 28,3 до 56,7 мкм. Феллема выделяется четко, через год толщина ее возрастает более чем в пять раз (с 87,8 мкм у 2-х летнего до 477,8 мкм у 3-х летнего корня) (таблица 49). Склеренхимные клетки расположены в виде прерывистых 2–3-х слойных колец. Во флоэме также хорошо различаются вместилища (79,7–114,2 мкм).

Таблица 49 – Возрастные анатомические характеристики тканей корня *N. schoberi*

Ткани	Возраст корней, годы					
	1		2		3	
	$\bar{x}$	CV	$\bar{x}$	CV	$\bar{x}$	CV
Перидерма			87,8±7,60	26,0	477,8±33,66	21,1
Склеренхима	96,8±21,02	57,5	566,7±67,2	35,6	253,3±25,82	30,6
Дилатированные лучи			341,1±34,50	30,3	770,0±46,46	18,1
Флоэма	31,1±3,07	29,6	393,3±30,05	22,9	200,0±28,19	42,3
Ксилема	105,0±5,64	16,1	588,9±27,81	14,2	1194,4±49,25	12,4

Примечание: $\bar{x}$ – среднее значение, мкм; CV – коэффициент вариации, %.

Древесина корня имеет более широкие сосуды (69,7 мкм), чем древесина стебля. Распределение сосудов рассеянное. Границы годовичных приростов четко не выделяются, что связывают с почвенными условиями и функциями корней. Диархность или триархность первичной ксилемы корня подтверждает возможность варьирования этого признака у корней одного и того же растения (Эзау, 1980).

В ксилеме корня показатели CV сосудов независимо от возраста вариабельней показателей клеток либриформа (таблица 48), хотя общий размах показателей у корней намного ниже – 16,7–31,1 %. Показатели тканей корней с возрастом стабилизируются (CV), кроме показателя толщины флоэмы.

Известно, что анатомическое строение органов растений видоспецифично. Это определяет ценность полученного впервые материала с точки зрения идентификации вида и дополнения первичной информации о биологии *N. schoberi*. Кроме того, растения одного и того же вида, обитающие в различных условиях среды, вырабатывают специфические адаптивные изменения в строении тканей и органов, которые помогают им развиваться в этих условиях. Такие изменения позволяют выявлять пределы нормы реакции с точки зрения дальнейшего распространения вида, перспективы существования популяции, интродукционного потенциала, других теоретических и прикладных аспектов. К особенностям анатомического строения органов, способствующих выживанию растений в засушливых, к тому же с засоленными почвами условиях относят, например, мелкие толстые изопалисадные листья, хорошо развитую корневую систему и механическую ткань (Василевская, 1954).

Кроме того, многие ксерофиты имеют толстую кутикулу и толстые внешние периклинальные стенки эпидермальных клеток (Эзау, 1980; Fahn, Cutler, 1992). Это связывают с лучшей адаптацией к неблагоприятным условиям. Полагают также, что растения с развитой кутикулой в листьях и стеблях способны свести к минимуму стресс от потери воды при солености почвы. Однако в наших условиях кутикула селитрянки относительно тонкая (2,6–2,9 мкм) и, видимо, не является определяющим структурным элементом листа в обеспечении водного баланса. В данном случае растение, произрастающее на засоленных почвах (будучи

галофитом), одновременно является и фреатофитом. Такие растения не испытывают недостатка воды в почве, основной сложностью здесь является поглощение и ускоренная передача воды в листья для обеспечения фотосинтеза и терморегуляции. В данном случае структурные особенности тканей и клеток (небольшое число крупных устьиц (47,3–72,8 шт.), толстые листья (906,6 мкм), крупные размеры просветов сосудов и увеличение их числа на единицу площади с возрастом ветви) селитрянки больше связаны с нормализацией температуры листа в условиях интенсивной солнечной инсоляции, характерной для Прикаспийской низменности Дагестана.

У листьев селитрянки не наблюдается высокая плотность трихом (13,2–13,6 шт.), нет и погруженных устьиц. Эти показатели не согласуются с общепринятым мнением, что у пустынных кустарниковых растений листья имеют большую опушенность, сильную кутинизацию и погруженные устьица для уменьшения потери воды (Wang et al., 1991; Yan et al., 2002). Мы полагаем, что анатомия листьев селитрянки как фреатофита направлена на минимизацию перегрева в жарких условиях, прежде всего, за счет интенсивной транспирации. На терморегулирующую адаптацию анатомических структур указывает и амфистоматность листьев, обеспечивающая интенсивность транспирации и газообмена при доступности воды, высокой инсоляции и температуре воздуха. Кроме того, возникновение изопалисадности и изолатеральности позволяет компенсировать сокращение ассимиляционной поверхности, вследствие уменьшения размеров листа (Паутов, 2009).

Некоторая «сочность» листьев, подтвержденная и в наших исследованиях, видимо, нужна для разбавления солей, накопленных в растениях и снижения их токсичности для клеток, позволяя, таким образом, растению справиться с более высоким содержанием соли, на что указывал и Y. Waisel (1972).

Что касается сосудистой системы селитрянки, то с возрастом ее плотность увеличивается. Это определяется незначительной толщиной годичного прироста, увеличением листового аппарата и необходимостью непрерывного и полноценного обеспечения водой листьев при высокой транспирации.

Обращает на себя внимание и состояние механической ткани (либриформа) в ксилеме стебля (рисунок 23Б). При изучении строения ксилемы стебля неоднократно обращалось внимание на то, что плотное окружение клеток сосудов клетками либриформа помогает защите сосудов и трахеид от закупорки. Кроме того, такая конструкция проводящей системы обеспечивает поддержание высокого осмотического давления, которое галофиты создают для поступления воды из ризосферы. Развитие механических тканей, как в ксилеме, так и в коровой части, может быть важным звеном и для ветроустойчивости органов растений, произрастающих в условиях с сильными ветрами (Abd Elhalim et al., 2016).

У *N. schoberi* склеренхимные группы в области вторичной флоэмы с увеличением возраста стебля становятся многослойными, возрастает их сомкнутость. Такие изменения мы не связываем с необходимостью усиления жесткости стебля. Мы считаем, что они являются адаптацией к сильным ветрам, требующей определенной гибкости тканей. Увеличение доли склеренхимы в коре с возрастом компенсирует уменьшение доли либриформа в ксилеме по отношению к сосудам и обеспечивает общую устойчивость структуры побега. О значении склеренхимы, располагающейся вокруг сосудистого цилиндра для защиты флоэмы от повреждения высокой температурой, интенсивной радиацией и засухой указано в работе Z. Y. Huang et al. (1997).

В листьях, стеблях и корнях селитрянки нами выделены темные клетки и вместилища, которые могут содержать дубильные вещества и слизь. Показано (Metcalfе, Chalk, 1950), что эти вещества служат увеличению осмотического давления, способности поглощать и удерживать воду, обеспечивая относительно влажную среду для окружающих фотосинтетических клеток (Jiang, 2004; Su et al, 2005).

Таким образом, полученные данные об анатомии вегетативных органов *N. schoberi* позволяют оценить адаптивность ее тканей и органов к условиям произрастания. Эти данные можно использовать при сравнительной оценке видов рода *Nitraria*.

N. schoberi имеет характерные для суккулентов толстые листовые пластинки (906,6 мкм), что позволяет за счет большого объема и малой площади поверхности листа оптимизировать интенсивность транспирации. Наличие тонкой кутикулы, плотного мезофилла, водозапасающей ткани, крупных устьиц, депонирование избытка солей во вместилищах для поддержания высокого осмотического давления протоплазмы обеспечивают возможность существования вида не только на засоленных почвах, но и при высокой температуре воздуха.

В ксилеме однолетнего побега *N. schoberi* просветы сосудов относительно крупные, расположены они чаще радиально (в цепочках по 10–15), окружены толстостенными клетками либриформа. В последующие годы доля тангентально растянутых цепочек сосудов увеличивается и к 5–7 годам сосуды образуют мощный сплошной слой (с большим количеством закупоренных сосудов). Доля либриформа снижается, что является доказательством высокой водопроводимости ксилемы в связи с фреатофитностью и термофильностью вида. Стабильность показателей CV у клеток либриформа объясняется его арматурными функциями и меньшей зависимостью от конкретных условий произрастания (надземные и подземные). На диаметр сосудов оказывают влияние различные внешние факторы, в том числе условия питания и водоснабжения, с чем, по нашему мнению, связана высокая вариабельность показателей данного признака по годам» (Асадулаев, Рамазанова, М. Г. Гаджиатаев и др., 2018).

4.2 Размножение в природе и при интродукции

В природе селитрянкa размножается преимущественно семенами, распространяемыми разными животными. Семена *N. schoberi* могут оставаться жизнеспособными даже при долгом нахождении в сухих песчаных почвах, и прорасти при наступлении благоприятных условий для этого (Li and Tu, 1991) (рисунок 24).



Рисунок 24 – Семена *N. schoberi*

Для прорастания семян селитрянки требуется ряд условий: неподвижность субстрата, достаточная увлажненность песков, защита семян от вредителей и т. п. В природе семена селитрянок обычно прорастают весной в период максимального и более или менее постоянного увлажнения почвы (Петров, 1964).

Изучение процесса прорастания семян *N. schoberi* важно не только при решении прикладных задач фитомелиорации, но и для понимания стратегии выживания в жестких аридных условиях (Zeng et al., 2010). При культивировании многих древесных растений, семенам которых присущи различные типы покоя, появляется необходимость разработки методов преодоления покоя. Данную задачу решают использованием физиологических физических и химических методов. Такие способы предпосевной обработки семян дают увеличение процента всхожести и вызывают ускорение темпов роста и развития сеянцев.

Для изучения всхожести нами произведен посев семян, собранных в ботлихской популяции *N. schoberi*, в условиях Внутреннегорного Дагестана (Цудахарская экспериментальная база (ЦЭБ) Горного ботанического сада). Осенью 2013 года посеяны свежесобранные семена. Эти семена не дали всходов. Весной 2014 года посеяны стратифицированные семена (по 30 семян в трех повторностях). Одновременно проведено

изучение лабораторной всхожести семян, собранных в сулакской и ботлихской популяциях. Всхожесть в лабораторных условиях составила 80% и 75% соответственно.

Для выявления экологических предпочтений и адаптивного потенциала ювенильных растений в условиях интродукции велись наблюдения за сеянцами в условиях ЦЭБ. Фенологические наблюдения, измерение биометрических показателей сеянцев проводилось ежемесячно в течение вегетационного периода по общепринятой методике (Программа..., 1999). У однолетних растений изучены признаки: высота сеянца, количество скелетных ветвей, количество побегов второго порядка (таблица 50).

Таблица 50 – Биометрические показатели сеянцев *N. schoberi* в условиях ЦЭБ (данные за 2014 год)

Признаки	Месяцы									
	июнь		июль		август		сентябрь		октябрь	
	стр.	нестр.	стр.	нестр.	стр.	нестр.	стр.	нестр.	стр.	нестр.
Высота сеянца	3,2±0,13	2,1±0,11	5,9±0,35	3,8±0,34	14,0±0,67	7,1±0,69	15,6±0,92	7,2±0,73	15,6±0,92	7,2±0,73
	43,6	56,3	59,9	80,6	49,2	85,9	59,2	88,2	59,2	88,2
Число скелетных ветвей	-	-	-	-	2,5±0,10	1,2±0,14	1,5±0,08	1,1±0,04	1,5±0,08	1,1±0,04
	-	-	-	-	19,7	45,4	54,1	31,2	54,1	31,2
Число побегов 2-го порядка	-	-	-	-	4,8±0,64	3,6±1,28	6,6±0,86	2,3±0,88	6,6±0,86	2,3±0,88
	-	-	-	-	74,1	80,0	76,7	65,4	76,7	65,4

Примечание: $\bar{x}$ – среднее значение (верхняя строка), CV, % – коэффициент вариации (нижняя строка); стр. – стратифицированные семена; нестр. – нестратифицированные семена.

Всходы *N. schoberi* появились в середине мая. Всхожесть семян при этом была низкая и в зависимости от предпосевной обработки, составила у стратифицированных семян – 20,6 %, у нестратифицированных – 15,2 %. В июне у сеянцев появились первые боковые разветвления, в октябре рост побегов завершился, после чего сеянцы переходят к зимнему покою.

По показателям роста побегов сеянцы имеют существенные различия – от 43,6 до 88,2 %. У сеянцев, полученных от стратифицированных семян, разброс ниже и CV составил максимум 59,9 %. В течение вегетации различия усиливаются, например, у сеянцев от нестратифицированных семян от 56,3 до 88,2 %. Увеличение разброса показателей у сеянцев в течение вегетации мы объясняем обострением конкурентных отношений за пространство и ресурсы и проявлением генетических особенностей.

На рисунке 25 представлена динамика роста сеянцев *N. schoberi* в течение вегетационного периода. В обоих вариантах наибольший рост наблюдался в июле и августе, с преобладанием абсолютных показателей у растений, полученных из стратифицированных

семян. У сеянцев, выросших из нестратифицированных семян, рост побегов завершается раньше, чем у сеянцев из стратифицированных семян.

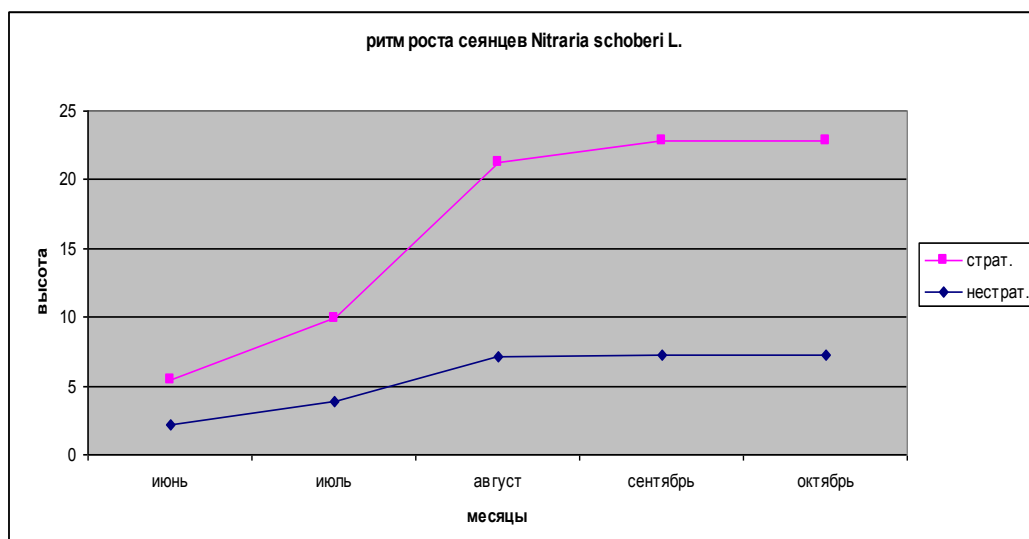


Рисунок 25 – Динамика роста однолетних сеянцев *N. schoberi* на ЦЭБ (2014 год).

Стратификация семян перед посевом оказала достоверное влияние на высоту сеянцев – 37,4 %, число скелетных ветвей – 19,9 % и число побегов второго порядка – 11,3 % (таблица 51).

Таблица 51 – Результаты двухфакторного дисперсионного и регрессионного анализа по признакам однолетних сеянцев *N. schoberi*

Признаки	Фактор	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	h ² , %
Высота сеянца	1	1	2840,10	173	52,13	54,5	37,4***
	2	4	119,51	173	52,13	2,3	2,2*
Число скелетных ветвей	1	1	10,72	173	0,47	22,7	19,9***
	2	4	0,64	173	0,47	1,4	0,8
Число побегов второго порядка	1	1	136,73	173	11,21	12,2	11,3***
	2	4	16,71	173	11,21	1,5	1,2

Примечание: 1 – предпосевная обработка семян (стратификация), 2 – повторность опыта; F – критерий Фишера, h² – доля влияния фактора; * – P<0,05; ** – P<0,01; *** – P<0,001.

Различия между растениями в повторностях опыта значительно ниже (от 0,8 до 2,2 %) и несущественны, что наглядно показано на рисунке 26.

Доля влияния на признаки сеянцев в зависимости от способа предпосевной обработки семян, т.е. межгрупповые различия, определены с помощью коэффициента детерминации (R²).

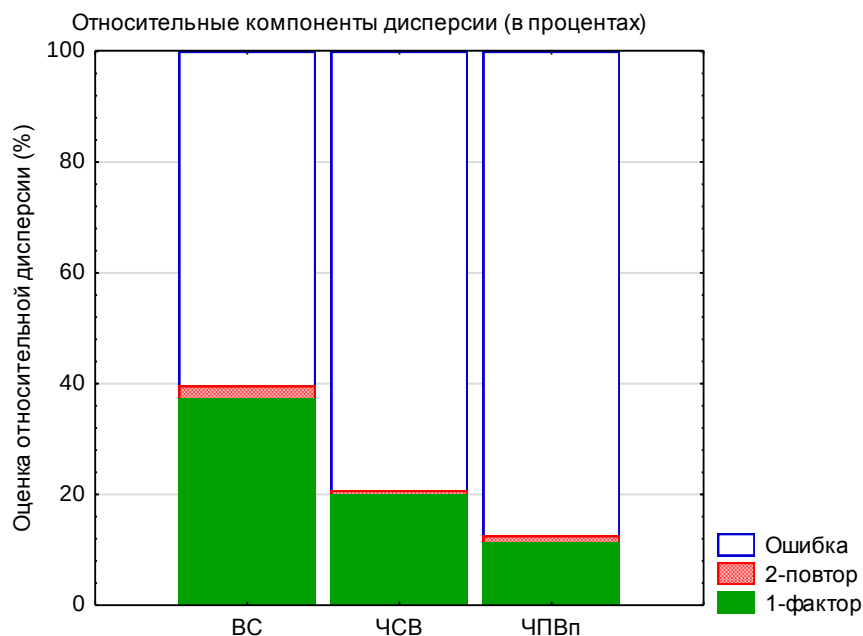


Рисунок 26 – Оценка вклада относительных компонент дисперсии в общую дисперсию (1-фактор – предпосевная обработка семян; 2-повтор – повторность посева; ВС – высота сеянца; ЧСВ – число скелетных ветвей; ЧПВп – число побегов второго порядка)

Таблица 52 – Достоверность различий сеянцев *N. schoberi* по биометрическим показателям по t-критерию

Признаки	R^2 , %	r_{xy}	t-критерий
Высота сеянца	4,6**	0,21**	7,10***
Число скелетных ветвей	1,8*	0,13*	4,58***
Число побегов второго порядка	0,3	0,05	3,54***

Примечание: R^2 – коэффициент детерминации, r_{xy} – коэффициент корреляции между фактором и изучаемым признаком: * – $P < 0,05$; ** – $P < 0,01$; *** – $P < 0,001$.

Таким образом, полученные данные показывают зависимость высоты сеянцев от предпосевной обработки семян (4,6 %), что подтверждено результатами сравнительного анализа с использованием t-критерия Стьюдента (таблица 52). При этом установлено, что сеянцы, выросшие из стратифицированных семян, имеют более активный рост и лучше развиты по всем изученным признакам. По мере роста сеянцев число скелетных ветвей увеличивается, что в свою очередь усиливает образование побегов второго порядка.

Кроме того, полученные из семян на ЦЭБ двухлетние саженцы *N. schoberi* (по 10 шт.) осенью 2015 года и весной 2016 года были пересажены на территорию, занимаемую сулакской популяцией для изучения вопросов реинтродукции. В июне 2016 г. все пересаженные саженцы находились в удовлетворительном состоянии. В мае 2017 г. у всех пересаженных саженцев начинался процесс вегетации, однако, осенью 2018 г. (по неизвестным нам причинам) большая часть из них выпала.

Посев семян в емкости с измененным составом почвы

Для сравнения всхожести семян и дальнейшего развития сеянцев *N. schoberi* в зависимости от характеристик грунта при интродукции (на территории ЦЭБ) были произведены посевы в контейнеры по 50 шт. в 4 вариантах: контроль (универсальный грунт «Фаско»), грунт с 4% раствором NaCl, грунт с минеральным удобрением (4% раствор нитроаммофоски) и с перегноем (30 %).

Материалом для эксперимента послужили семена после стратификации, собранные в сулакской популяции.

У однолетних растений изучены признаки: «высота сеянца», «число листьев». Фенологические наблюдения и измерение биометрических показателей сеянцев проводили ежемесячно в течение вегетационного периода по общепринятой методике (Программа..., 1999).

Наибольшее число семян взошло в контрольном варианте (универсальный грунт) – 78 %, в варианте с NaCl – 72 %, с минеральными удобрениями – 54 %, с органическим удобрением – 16 %. В последнем варианте через месяц (в июле) сеянцы полностью погибли. Наибольший прирост у сеянцев в трех вариантах (кроме варианта с перегноем) наблюдался в период с июня по июль – от 1,5 до 3,3 см (таблица 53).

Таблица 53 – Биометрические показатели сеянцев *N. schoberi* в зависимости от состава грунта в контейнерах (ЦЭБ)

Признаки сеянцев	Месяцы																	
	июнь				июль				август			сентябрь			октябрь			
	К	С	М	О	К	С	М	О	К	С	М	К	С	М	К	С	М	
Высота	2,0 ±0,08	2,2 ±0,08	2,2 ±0,10	1,7 ±0,16	3,5 ±0,26	5,5± 0,66	4,6 ±0,88	-	3,9 ±0,30	6,3± 0,74	6,2± 1,04	5,2± 0,51	8,0± 0,73	7,1± 1,64	5,2± 0,51	8,1± 0,75	7,2± 1,60	
	24,3	24,0	23,8	24,5	32,8	37,8	54,1	-	33,3	30,9	44,3	34,4	15,8	51,8	34,4	16,2	49,8	
Число листьев	7,2 ±0,32	7,4 ±0,36	8,4 ±0,47	5,4 ±0,48	8,9 ±0,50	11,8 ±0,89	11± 1,00	-	9,9 ±0,57	12,6 ±1,11	12,1 ±0,99	10,5 ±0,76	14,3 ±1,20	11,8 ±1,36	10,5 ±0,76	14,3 ±1,20	11,8 ±1,36	
	26,0	28,7	28,5	23,4	24,6	23,9	25,7	-	24,9	23,4	21,5	25,2	14,5	25,7	25,2	14,5	25,7	

Примечание: $\bar{x}$ – среднее значение (верхняя строка), CV, % – коэффициент вариации (нижняя строка); К – контроль; С – с NaCl; М – с минеральными удобрениями; О – с перегноем.

Сеянцы по признаку «высота» проявили высокую изменчивость. В варианте с минеральным удобрением показатели имели наибольший разброс, что можно связать с генетической неоднородностью семян. По числу листьев различия между сеянцами ниже во всех вариантах с коэффициентом вариации (CV) от 14,5 до 28,7 %. На рисунке 27 отражена динамика роста семян *N. schoberi* с июня по октябрь в разных вариантах опыта.

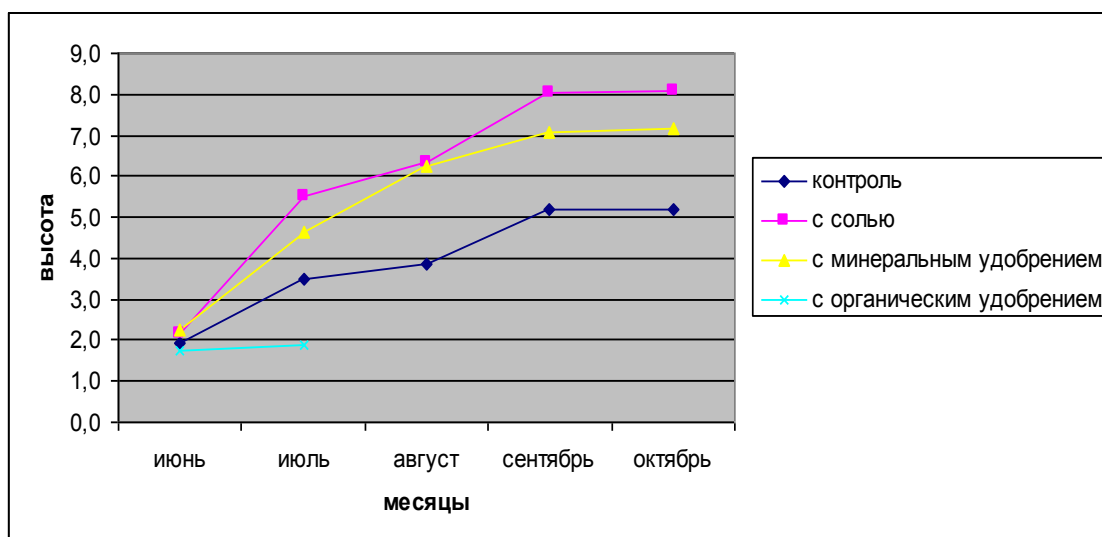


Рисунок 27 – Рост сеянцев *N. schoberi* в зависимости от состава грунта на Цудахарской ЭБ

В двух вариантах (контроль и вариант с NaCl) наибольший прирост сеянцев наблюдается в июле и в сентябре. При этом растения в варианте с солью (NaCl) наиболее развитые. В варианте с минеральным удобрением в течение вегетационного периода рост сеянцев более равномерный. Достоверность различий между сеянцами в зависимости от состава субстрата по F-критерию установлена только по высоте сеянцев, по числу листьев – не установлена (таблица 54). По t-критерию различия доказаны между растениями в вариантах «контроль» – «соль», как по высоте сеянцев, так и по числу листьев. Различия достоверны также по высоте сеянцев и между вариантами «контроль» – «минеральное удобрение». Между вариантами «соль» и «минеральное удобрение» различия не выявлены.

Таблица 54 – Достоверность различий некоторых признаков сеянцев *N. schoberi* в зависимости от состава грунта

Признаки	Различия по F	Различия между вариантами по t-критерию		
		контроль – соль	контроль – мин.удобрение	соль – мин. удобрение
Высота сеянца	3,27*	2,6*	2,3*	-0,2
Число листьев	2,62	2,3*	1,6	0,5

Примечание: F – критерий Фишера; * – $P < 0,05$.

Таким образом, всхожесть семян в контроле (универсальный грунт «Фаско») и в почве с добавлением соли близки по значениям, хотя дальнейшее развитие сеянцев, в условиях с 4% концентрацией соли и без соли существенно различаются. Сеянцы в варианте с солью имели при осеннем учете наибольший прирост (8,1 см), с коэффициентом вариации (CV) 16,2 %. У сеянцев в варианте с минеральным удобрением рост в течение вегетации относительно равномерный. В варианте с органическим удобрением сеянцы через месяц после появления всходов погибли.

Черенкование

Согласно литературным данным селитрянкa Шобера в природе размножается и вегетативно, так как скелетные ветви при полегании укореняются.

Укорененные ветви впоследствии могут быть изолированы от материнского растения и использованы для пересадки и создания искусственных массивов (Румянцев, 1959). При таком вегетативном размножении пересаженные молодые растения селитрянки на новом месте начинают цвести, и плодоносить на второй год (Трифанова, 1981).

По данным М.П. Петрова (1950) и И.А. Григорьева (1952) *N. schoberi* в культуре успешно размножается также черенкованием, в связи, с чем нами такая попытка и была предпринята.

Черенкование нами было проведено осенью и весной в открытом грунте на территории ЦЭБ в двух вариантах: с обработкой стимулятором корнеобразования («Корневин») и без обработки. Черенки заготовлены в сулакской популяции. Осенью всего было высажено 320 черенков. Черенки были разделены в зависимости от возраста ветви на три группы: одно, двух-пятiletние, и черенки старше пяти лет.

Весной побеги появились только на 20 % черенков третьей группы (черенки более пяти лет), независимо от обработки стимулятором. К середине июля все черенки погибли. Пробуждение почек на более взрослых черенках, видимо, было связано с большим запасом энергопластических веществ, которые и дали первичный рост. Ни на одном черенке не образовался каллус.

Весенняя посадка черенков дала несколько иные результаты, однако влияние обработки стимулятором также обнаружено не было. Доля однолетних черенков с пробудившимися почками составила всего 5%, все они выпали в середине июля. Доля двухлетних черенков с пробудившимися почками составила 30%. Черенки этой группы выпали в конце июля. Черенки от ветвей возрастом более пяти лет оставались живыми до конца вегетации, а осенью выпали.

Таким образом, выяснено, что известными классическими методами размножить селитрянку в условиях открытого грунта, без тумана не удалось. Для укоренения черенков селитрянки, видимо, необходимо разработать более совершенные методы.

4.3 Конструкция кустов *N. schoberi* как важнейший элемент адаптации к условиям среды

N. schoberi – уникальный вид, который хорошо переносит как солнечное освещение, так и большие перепады температур. Данная пластичность вида связана с глубоким залеганием

корневой системы, мясистыми листьями, и биоморфологическими особенностями конструкции кроны.

Конструкция кроны у селитрянки имеет достаточно широкую изменчивость в зависимости от условий экотопа. На засушливых склонах Внутреннегорного Дагестана (ботлихская популяция) встречаются кусты, в основном, конической, штамбовой и яйцевидной форм. В Низменном Дагестане в местах с высоким залеганием грунтовых вод и оптимальными условиями – значительно больше кустов с полушаровидными и раскидистыми кронами.

У кустов селитрянки Шобера наблюдается определенная закономерность в координации элементов конструкции кроны, четко проявляющаяся в формировании парциальных образований. Прежде всего, адаптация к жестким условиям песчаных барханов достигается благодаря рассредоточению корневой системы на разных уровнях почвы с разными условиями. Более глубокие корни доходят до грунтовых вод (более 3 м), и обеспечивают растение водой независимо от колебания содержания влаги в верхних слоях почвы. Поверхностная, вторичная корневая система, сформированная на ксилоподиях (подземных частях скелетных ветвей) при засыпании песком и укоренении боковых скелетных ветвей, видимо, обеспечивает растения влагой в периоды выпадения атмосферных осадков и элементами минерального питания.

Укоренение скелетных ветвей при полегании в условиях подвижного грунта имеет большое адаптивное значение. В скелетной ветви засыпанной субстратом начинается процесс формирования клонов в виде парциального куста. Густота кроны препятствует проникновению солнечного света на поверхность под кустом, что способствует сохранению влаги и более интенсивному процессу накопления минералов из остатков растительности. На соприкасающихся с почвой части скелетного побега образуется вторичная корневая система.

Следует отметить, что литературные данные по изучению особенностей онтоморфогенеза селитрянки в природе практически отсутствуют, что делает такое описание весьма актуальным.

На основании проведенных нами наблюдений в условиях с подвижным грунтом Низменного Дагестана, была выделена следующая последовательность изменения конструкции кустов селитрянки, типов форм их крон в течение онтогенеза.

Латентный период – от посева до появления всходов у семян, длится от 15 до 20 дней.

Прегенеративный период

Проростки (р) *N. schoberi* имеют две мясистые, прямые ланцетные, сидячие семядоли. Гипокотиль от 0,5 до 2 см, толстый, мясистый и изогнутый. Корешки тонкие, нитевидные. До появления первых настоящих листьев семядольные листья достигают максимального размера: длина – 1,2–2,0 см, ширина – 0,3–0,4 см. Состояние проростка продолжается около 12 дней.

Ювенильное онтогенетическое состояние (j) отмечается от момента появления первых настоящих листьев до начала ветвления. Рост семядолей прекращается при появлении второй и

последующих пар листьев (Васильева и др., 2017). Первые настоящие листья узкие, ланцетные, к основанию суженные, темно-зеленого, зеленого цвета. Высота растений, обычно, около 6–9 см, Ювенильное состояние длится 1–1,5 месяца.

Имматурное онтогенетическое состояние (im). Имматурное состояние фиксируется, когда на побеге сформировано более 10 метамеров. Растения при этом характеризуются частичным одревеснением нижней части первичного побега на высоту от 5 до 8 см. В средней части побега наблюдается расположение листьев в пучках, на первичном побеге образуются побеги второго порядка (рисунок 28).

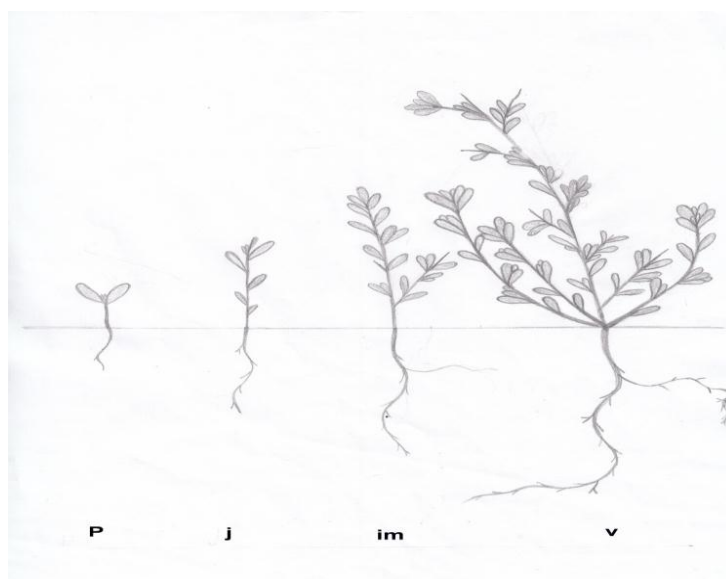


Рисунок 28 – Особенности морфологии растения *N. schoberi* прегенеративного периода.

Виргинильное онтогенетическое состояние (v). В это состояние растения вступают на втором году жизни, и продолжается оно до пяти-шести летнего возраста. При этом для *N. schoberi* характерно образование побегов формирования, преимущественно с анизотропным характером роста, т.е. побегов с изменяющимся направлением роста. На скелетных ветвях второго-третьего года жизни образуются разные типы побегов: вегетативные с колючкой наверху, вегетативные с апикальной почкой, побеги с одиночными очередными листьями и побеги с листьями, собранными в узлах в пучки (рисунок 29).

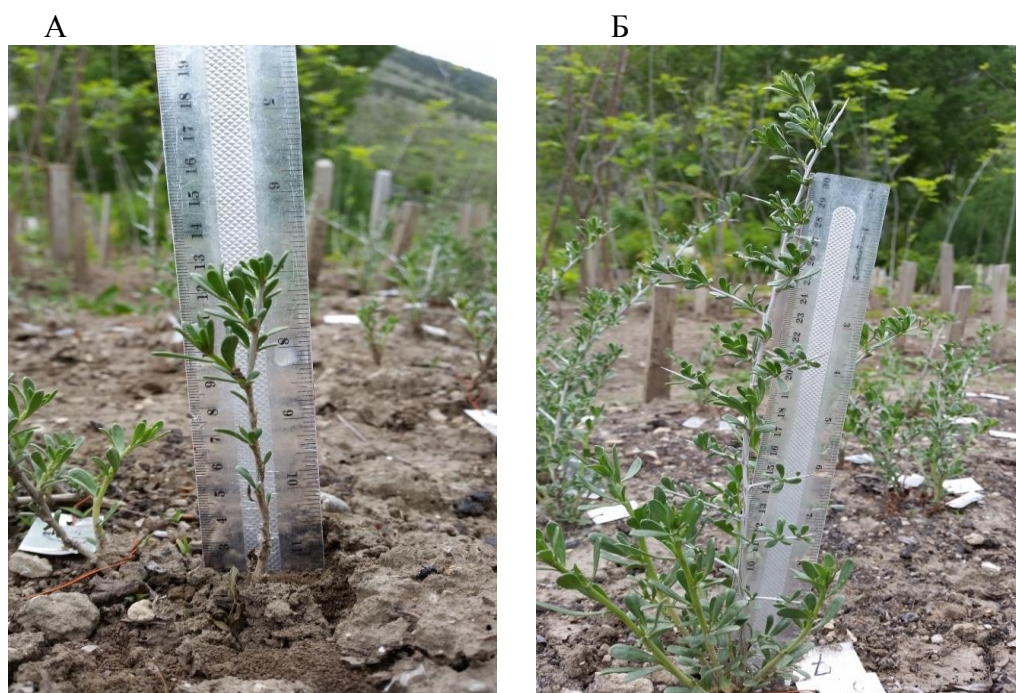


Рисунок 29 – Растения *N. schoberi* в имматурном (А) и виргинильном (Б) онтогенетическом состоянии

Генеративный период

Молодое генеративное онтогенетическое состояние (g1). Это состояние отмечается у растений на 6–10 год жизни. Для *N. schoberi* характерно образование основных скелетных ветвей первого порядка, на которых закладываются все виды однолетних побегов, как и в виргинильном состоянии, и добавляются генеративные побеги с соцветием наверху. Цветки собраны в соцветия (завитки) (5–15 цветков). Корневая система уже глубокая и проникает на глубину до 1,5 м (рисунок 30).

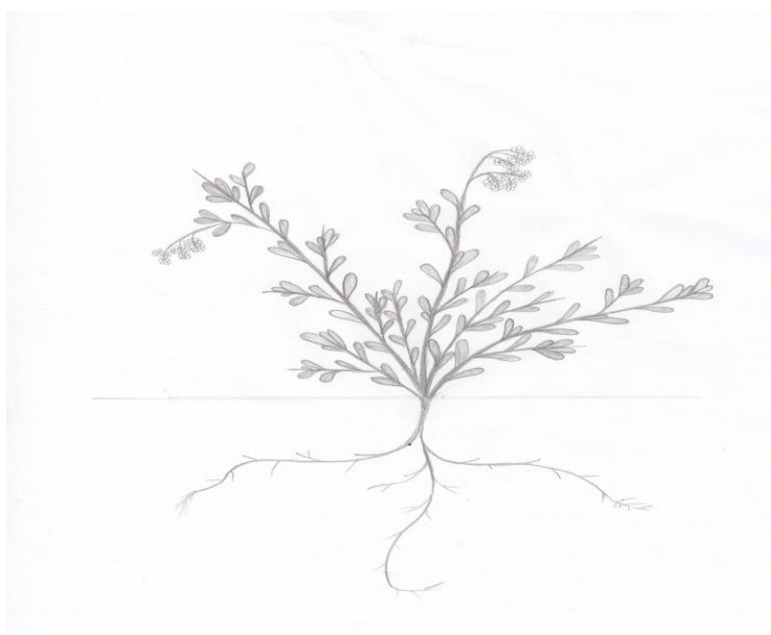


Рисунок 30 – Молодой генеративный (g1) куст *N. schoberi*

Среднее генеративное онтогенетическое состояние (g2). Это состояние отмечается у растений *N. schoberi* на 12–20 год жизни. Куст имеет полушаровидную форму. У основания скелетных ветвей образуются побеги замещения, загущающие крону. Идет активный процесс побегообразования, с максимальными приростами вегетативной части. Цветение обильное, плодоношение и семенная продуктивность высокая. Корневая система проникает на глубину 2–3 м, до уровня залегания грунтовых вод (рисунок 31).

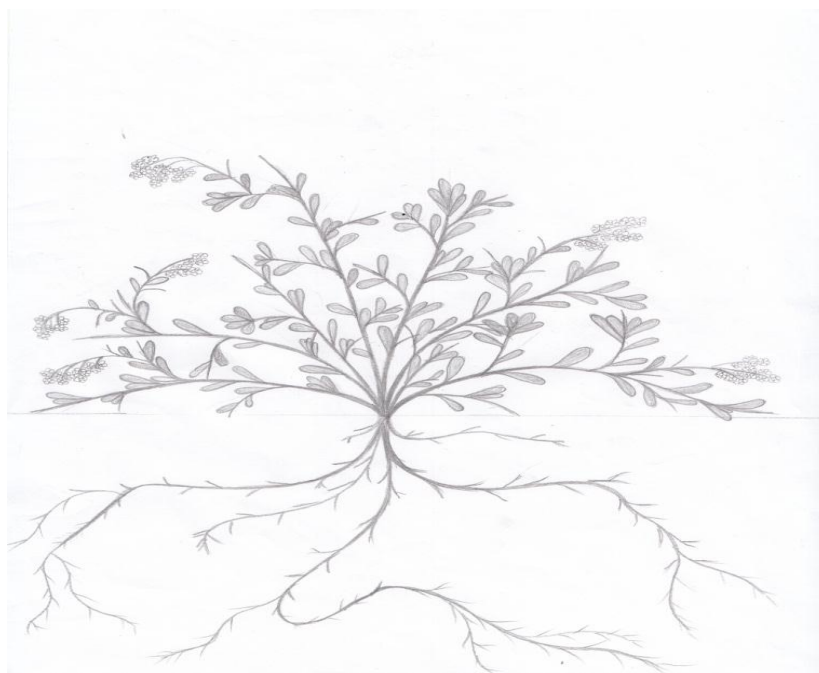


Рисунок 31 – Куст *N. schoberi* среднего генеративного (g2) состояния

Взрослое генеративное онтогенетическое состояние (g3) фиксируется, когда у растений ослабевают процессы побегообразования и снижается семенная продуктивность. Форма куста *N. schoberi* полушаровидно-раскидистая. Это состояние отмечается у растений на 25–30 год жизни. Процессы новообразования побегов ослабевают. Скелетные ветви под тяжестью веток второго порядка и произрастающих на них 1-, 2- и 3-х летних побегов полегают к поверхности земли (рисунок 32).

Постгенеративный период

Сенильное онтогенетическое состояние (S). Это состояние отмечается у растений на 35–45 год жизни и характеризуется преобладанием процессов отмирания побегов, уменьшением размеров куста. Первые проявления признаков субсенильного состояния у кустов *N. schoberi* связаны с началом отмирания побега второго порядка, т.е. отмиранием центральной части куста и увеличением вегетативных приростов на периферии. У полегших скелетных ветвей в зоне соприкосновения с землей появляются адвентивные корни, которые распределяются в верхнем слое почвы (до 60 см) и участвуют во всасывании атмосферных осадков.

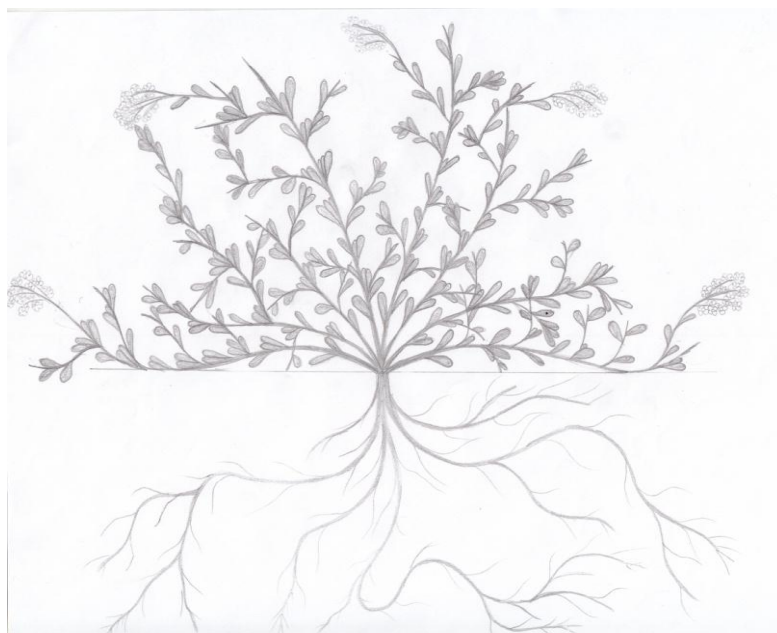


Рисунок 32 – Куст *N. schoberi* взрослого генеративного (g3) состояния

Для ветвей с дополнительной придаточной корневой системой отрицательное действие сенильного возрастного фактора проявляется в меньшей степени или не проявляется вовсе. Ветки, имеющие адвентивные корни, сохраняют относительно высокую побегообразовательную функцию. Благодаря укоренению скелетных ветвей, куст приобретает более приземистую, раскидистую форму. Такой тип жизненной формы, являющийся функциональным типом, назван нами парциальным, и характерен для селитрянки в полупустынных условиях Низменного Дагестана. Такая морфологическая структура определяет стратегию освоения пространства и корректировку этой стратегии во времени, что отражает особенности приспособления особей в конкретных условиях в зависимости от возрастного потенциала (рисунок 33).



Рисунок 33 – Сенильный (S) куст *N. schoberi*

Отмирающее онтогенетическое состояние (Sc). Это крайняя степень выражения сенильного состояния (на 50–65 год жизни), когда у растения остаются живыми лишь некоторые ткани и в отдельных случаях – покоящиеся почки, которые не могут развить надземные побеги или же высыхает полностью. При переходе в это онтогенетическое состояние центральный куст *N. schoberi* практически высыхает. Разрывается связь центрального куста с парциальными кустами, т.е. высыхают скелетные ветви от центра до той части, в которой парциальный куст начал обеспечиваться адвентивной корневой системой. И адвентивная корневая система становится основным источником обеспечения нового растения после партикуляции материнского куста (рисунок 34).

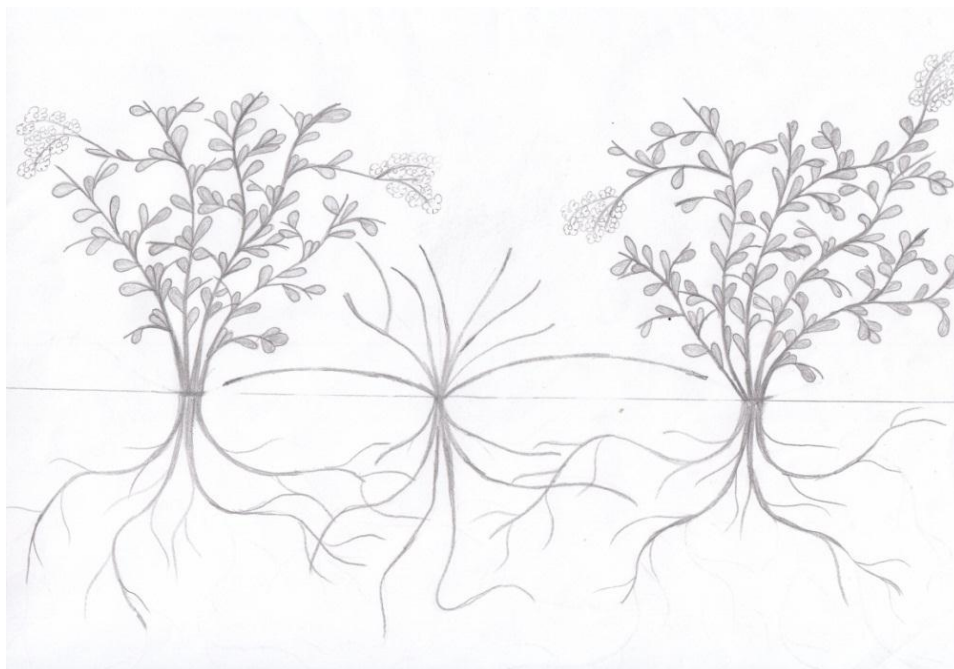


Рисунок 34 – Отмирающий (Sc) куст *N. schoberi*

Кусты селитрянки Шобера при переходе в отмирающее онтогенетическое состояние, дальнейшие процессы протекают разными путями, в зависимости от степени автономности укоренившихся скелетных ветвей:

- при высокой автономности укорененных горизонтальных скелетных ветвей, после разрушения центрального проводника и первичной корневой системы, происходит партикуляция куста с формированием клонального потомства. Однако возникшие клоны значительно слабее и менее долговечны, чем материнский куст, прошедший полный онтогенез;
- при относительно слабой укорененности, отмирание центрального проводника приводит к постепенному угасанию всех элементов единой конструкции материнского куста.

Таким образом, нами показано, что с возрастом у кустов *N. schoberi* меняется соотношение высоты и диаметра кроны, что связано с изменением ростовой активности побегов формирования, замещения и обрастания. В целом, увеличение размеров куста в высоту

в онтогенезе происходит более активно на ранних стадиях онтогенеза и завершается раньше, чем разрастание куста в ширину, что и определяет прижатую полушаровидную форму кроны, характерную для взрослых особей в данных условиях. На основе анализа конструкции кроны кустов селитрянки в условиях Низменного Дагестана сделан вывод о том, что конструкция кроны в процессе онтогенеза претерпевает изменения связанные со стратегией освоения видом пространства. В результате реализации адаптационных механизмов в условиях с подвижным песчаным грунтом крона кустов *N. schoberi* приобретает парциальную структуру с системой многолетних укорененных ветвей. В дальнейшем, при старении кустов, парциальная система распадается на множество клонов-партикул, обеспечивая вегетативное размножение и сохранение кустов *N. schoberi* в пространстве и времени.

ГЛАВА 5 ЭКОЛОГО-ФИТОЦЕНОТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И ПРИРОДООХРАННАЯ ЗНАЧИМОСТЬ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ С УЧАСТИЕМ *N. SCHOVERI* В ДАГЕСТАНЕ

5.1 Эколого-фитоценотическая характеристика сообществ

В последние десятилетия бессистемное использование природных ресурсов, загрязнение воды и воздуха, нарушение состояния пастбищ и другие отрицательные факторы способствуют возникновению множества экологических проблем. Сегодня одной из глобальных, экологических, социальных и экономических проблем человечества является процесс опустынивания. В связи с этим является актуальным изучение видов растений, которые в результате своей жизнедеятельности создают условия для восстановления нарушенных аридных территорий.

Настоящая глава посвящена результатам изучения растительных сообществ с участием *N. schoberi* и их природоохранной значимости в Дагестане. Исследования сообществ с участием *N. schoberi* приведены в работах Mavrodiev et al. (2012), И. А. Рухленко (2008), В. Г. Шатко (2014), Л. П. Миронова и В. Г. Шатко (2013), С. А. Лебедева (2016), И. А. Горяев (2017), Т. М. Лысенко (2011; 2014а, б; 2015; 2016), Т. М. Лысенко и А. Е. Митрошенкова (2011), О. Н. Давиденко и др. (2015), Н. Ю. Степанова и др. (2012).

На территории Дагестана сообщества с участием *N. schoberi* ранее не исследовались. Сходная растительность изучена на территории Калмыкии с использованием эколого-фитоценотического метода классификации (Горяев, 2017; Сафронова и Юрковская, 2015). Некоторые сообщества степной растительности с участием селитрянки изучены и с позиции эколого-флористического подхода (Braun-Blanquet, 1964; Лысенко, 2012).

Нами изучение сообществ с участием *N. schoberi* на территории Дагестана проведены в 2015–2019 гг. Были заложены пробные площади размером 20×20 м, которые привязывали к географической координатной сетке с помощью персонального GPS навигатора.

Таксономическая принадлежность и номенклатура видов приведены по Конспекту флоры Кавказа (2003, 2006, 2008, 2012) и Конспекту флоры Дагестана (Муртазалиев, 2009). Для выявления редких и охраняемых видов использованы Красная книга республики Дагестан (2020) и Красная книга РФ (2008).

Материалы геоботанических исследований обработаны с использованием эколого-фитоценотического подхода. Полученная информация позволила отнести сообщества с

участием *N. schoberi* в Дагестане к 4 классам фаций, 5 группам фаций, 7 формациям, 12 группам ассоциаций и 25 ассоциациям (Gadzhataev, Abdurakhmanova, 2021).

Продромус растительных сообществ с участием *N. schoberi* в Республике Дагестан

Класс фаций Сообщества галоксерофитных кустарников – *Haloxerophila fruticulosa*

Группа фаций Селитрянники – *Nitrarietosum*

Формация Селитрянки Шобера – *Nitrarieta schoberi*

Группа ассоциаций Разнотравно-селитрянковая – *Nitrarieta multiterbosa*

Асс. Черняевопынно-тамариково-селитрянковая – *Nitrarietum tamaricoso-artemisiosum tschernieviae*

Асс. Лохово-селитрянковое – *Nitrarietum elaeagnosum*

Асс. Разнотравно-селитрянковая – *Nitrarietum multiterbosum*

Асс. Свинойно-селитрянковая – *Nitrarietum dactylosum*

Асс. Свинойно-жостеро-селитрянковое – *Nitrarietum rhamnoso-dactylosum*

Асс. Лерхопынно-жостеро-селитрянковая – *Nitrarietum rhamnoso-artemisiosum larcheanae*.

Группа ассоциаций Лерхопынно-селитрянковая – *Nitrarieta-Artemisieta larchiana*

Асс. Лерхопынно-селитрянковая – *Nitrarietum artemisiosum larcheanae*.

Группа ассоциаций Кострово-селитрянковая – *Nitrarieta anisantha*

Асс. Кострово-селитрянковое – *Nitrarietum anisanthosum rubensae*

Группа фаций Гребенщиковники – *Tamaricetosum*

Формация Гребенщикова – *Tamariceta laxa-ramosissima*

Группа ассоциаций Селитрянково-тамариковая – *Tamariceta-nitrarieta*

Асс. Селитрянково-тамариково-костровое – *Tamaricetum nitrarioso-anisanthosum*

Асс. Селитрянково-люцерново-злаково-тамариковое – *Tamariceta-nitrarietum graminoso-medicago*

Асс. Селитрянково-люцерново-тамариковое – *Tamaricetum nitrarioso-medicago*

Группа ассоциаций Таврическопынно-тамариковая – *Tamariceta-Artemisieta taurica*

Асс. Таврическопынно-тамариковая – *Tamaricetum artemisiosum taurica*

Класс фаций Сообщества ксерофитных полукустарничков – *Eusuffruticulosa*

Группа фаций Ксерофитные пыльники – *Artemisietosum taurica*

Формация Пыльни Маршалла – *Artemisieta marshalliana*

Группа ассоциаций Разнотравно-маршаллопынная – *Artemisieta marshalliana multiterbosa*

Асс. Разнотравно-маршалловопопынная – Artemisietum marshalliana multiherbosum

Асс. Разнотравно-селитрянково-маршалловопопынная – Artemisietum marshalliana nitrarioso-multiherbosum

Формация Полыни таврической – Artemisieta tauricae

Группа ассоциаций Таврическопопынная – Artemisieta tauricae

Асс. Селитрянково-каперсово-таврическопопынная – Artemisietum taurica nitrarioso-sapparicosum

Асс. Вейниково-нозоево-таврическопопынное с тамариксом – Artemisietum taurica noeoso-calamagrostidosum

Группа ассоциаций Тамариксово-таврическопопынная – Artemisieta tauricae-tamariceta

Асс. Нозово-таврическопопынное с тамариксом – Artemisietum taurica noeosum

Асс. Тамариксово-таврическопопынное – Artemisietum tauricae tamaricosum

Асс. Таврическопопынно-осоково-тамариковое – Artemisietum tamaricoso-caricosum

Группа ассоциаций Кустарниково-таврическопопынная – Artemisieta tauricae-fruticeta

Асс. Кустарниково-таврическопопынное – Artemisietum taurica fruticosum

Асс. Кустарниково-вейниково-таврическопопынная – Artemisietum taurica calamagrostidoso-fruticosum

Формация Полыни австрийской – Artemisieta austriacae

Группа ассоциаций Кустарниково-австрийскопопынная – Artemisieta austriacae-fruticeta

Асс. Кустарниково-австрийскопопынное – Artemisietum austriaca fruticosum

Класс формаций Мезоксерофитные плотнодерновинные степи – Steppa caespitosoherbosa

Группа формаций Плотнодерновинные злаковые степи – Botriochloetum

Формация Бородачёвая – Botriochloeta ischaemi

Группа ассоциаций Разнотравно-бородачевая – Botriochloeta multiherbosae

Асс. Селитрянково-свинойно-бородачевое – Botriochloetum nitrarioso-dactylosum

Асс. Селитрянково-разнотравно-бородачевое – Botriochloetum nitrarioso-multiherbosum

Класс формаций Сообщества галоксерофитных однолетников – Haloxerophila ephemerosa

Группа формаций Галоксерофитный эфемеретум – Ephemeretum

Формация Обионовая – Halimioneta verruciferae

Группа ассоциаций Обионовая – Halimioneta verruciferae

Асс. Петросимониево-обионово – Halimionetum petrosimoniosum

Ниже даны некоторые характеристики формациям и группам ассоциаций с участием *N. schoberi* в Дагестане.

Класс формаций Сообщества галохсерофитных кустарников – *Haloxerophila fruticulosa*

Группа формаций Селитрянники – *Nitrarietosum*

Формация Селитрянки Шобера – *Nitrarieta schoberi*

Nitrarieta schoberi является чрезвычайно своеобразной формацией. Кусты *Nitraria schoberi* накапливают песок и пылеватые частицы, благодаря чему создается особый ландшафт кучевых селитрянковых песков (Быков, 1965). Сообщества формации распространены в Крыму, на Кавказе, юге Западной Сибири, Средней Азии на засоленных почвах речных долин и берегов озер. Верным видом всех сообществ с участием *Nitraria schoberi* считается паразитирующий *Cinomorium songaricum*. В условиях Дагестана данный вид нами не отмечен.

Сообщества формации *Nitrarieta schoberi* включают 81 вид высших сосудистых растений. В сообществах содоминируют *Rhamnus pallasii* и *Elaeagnus angustifolia*. Доминантами травянистого яруса являются виды рода *Artemisia* (*A. santonica*, *A. lercheana*, *A. tschernieviana*), *Anizantha rubens*, *Teucrium polium* и *Cynodon dactylon*.

На основании собственных описаний нами проведена эколого-фитоценотическая классификация сообществ формации *Nitrarieta schoberi*, распространенных в республике Дагестан. Она включает 3 группы ассоциаций и 8 ассоциаций.

Группа ассоциаций Разнотравно-селитрянковая – *Nitrarieta multiherbosae*

Сообщества группы ассоциаций *Nitrarieta multiherbosae* встречаются на песчаных грядах приморской низменности и на солончаках по берегам засоленных водоемов. Проективное покрытие кустарникового яруса варьирует от 25 до 50 %, а травяного – 20–40 %.

В группе ассоциаций фоновым видом кустарникового яруса является *Nitraria schoberi*, в редких случаях содоминантом может быть *Rhamnus pallasii* и *Elaeagnus angustifolia*. В травяном ярусе роль доминантов в сообществах, расположенных вблизи соленых озер, играют *Artemisia lercheana*, *A. santonica*, *Teucrium polium*, *Cynodon dactylon*, а в сообществах, расположенных на прибрежной части приморской равнины – *Artemisia tschernieviana*.

Группа ассоциаций Лерхополынно-селитрянковая – *Nitrarieta-artemisieta lerchianae*

Группа ассоциаций *Nitrarieta-artemisieta lerchianae* чаще встречается на Прикаспийской низменности, в местах с высоким залеганием грунтовых вод, на песках. Проективное покрытие кустарникового яруса составляет от 10 до 40 %, а травяного – 15–40 %.

В данной группе ассоциаций доминантам в кустарниковом ярусе является *Nitraria schoberi*. В травяном ярусе основную роль играют *Artemisia lерcheana*, *Anisantha rubens*, *Medicago caerulea*, *Agropyron pectinatum* и *Poa bulbosa*.

Группа ассоциаций Кострово-селитрянковая – *Nitrarieta anisantheta*

Ассоциации данной группы встречаются редко, в северной части Прикаспийской низменности. Проективное покрытие кустарникового яруса около 20 %, травянистого яруса – до 45 %.

В группе ассоциаций *Nitrarieta anisantheta* фоновым видом кустарникового яруса является *Nitraria schoberi*. В травяном ярусе роль доминантов выполняют *Anisantha rubens*, *Artemisia lерcheana*, *Agropyron pectinatum*, *Poa bulbosa*.

Группа формаций Гребенщиковники – *Tamaricetosum*

Формация Гребенщикова – *Tamariceta laxae-ramosissimae*

Tamarix laxa Willd. – крупный, сильноветвистый кустарник или небольшое деревце до 5 м высотой, в Дагестане встречается на Терско-Сулакской низменности и до нижнего горного пояса. Очень неприхотлив к почвенным условиям, хорошо переносит засоление.

Формация *Tamariceta laxae* тяготеет к речным долинам и песчаным местообитаниям. В сообществах часто присутствуют другие виды рода *Tamarix*. В условиях Низменного Дагестана таким видом является *Tamarix meyeri* Boiss. – кустарник высотой от 3 до 4 м.

Видовой состав сообществ данной формации включает 61 вид высших сосудистых растений. В сообществах часто доминируют кустарники *Nitraria schoberi* и *Tamarix laxa*, *Tamarix meyeri*. В травяном ярусе роль доминантов играют *Artemisia taurica*, *Medicago caerulea*, *M. minima*, *Poa bulbosa*, *Leymus racemosus*, *Anisantha rubens*, *Hordeum leporinum*, *Silene conica*, *Aira elegans*, *Carduus cineris*.

Формация *Tamariceta laxae-meyeri*, описанная нами в республике Дагестан, включает 2 группы ассоциаций и 4 ассоциации, выделенные впервые.

Группа ассоциаций Селитрянково-тамариксовая – *Tamariceta-nitrarieta*

Сообщества группы ассоциаций *Tamariceta-nitrarieta* встречаются на Терско-Кумской и Терско-Сулакской низменности до нижнего горного пояса, на песках и солончаках. Проективное покрытие кустарникового яруса 10–20 %, травянистого яруса – 50–60 %.

В группе ассоциаций Селитрянково-тамариксовая доминантом в кустарниковом ярусе является *Nitraria schoberi* и *Tamarix laxa*, реже *Tamarix meyeri*. В травяном ярусе основную роль

играют *Medicago caerulea*, *M. minima*, *Artemisia lerceana*, *Poa bulbosa*, *Anizantha rubens*, *Agropyron pectinatum*.

Группа ассоциаций Таврическополынно-тамариковая – *Tamariceta-artemisieta tauricae*

Сообщества группы ассоциаций *Tamariceta-artemisieta tauricae* встречаются на Терско-Сулакской низменности. Проективное покрытие кустарникового яруса до 35 %, а травянистого яруса до 25 %.

Наряду с *Nitraria schoberi* в сообществах данной группы ассоциаций фоновыми видами кустарникового яруса являются *Tamarix laxa*, *Salsola glauca*. В травяном ярусе доминируют *Artemisia taurica*, *Medicago caerulea*, *Phleum phleoides*, *Leymus racemosus*, *Frankenia hirsuta*,

Класс формаций Сообщества ксерофитных полукустарничков – *Eusuffruticulosa*

Группа формаций Ксерофитные полынные – *Artemisietosum tauricae*

Формация Полыни Маршалла – *Artemisieta marshalliana*

Artemisia marshalliana – многолетнее растение, произрастающее на сухих склонах, до среднего горного пояса, в Дагестане произрастает в горной части Дагестана.

Сообщества данной формации включает 40 видов высших сосудистых растений. В сообществах часто доминируют кустарники *Nitraria schoberi* реже *Clematis orientalis*.

В травяном ярусе главную роль играют *Botriochloa ischaetum*, *Artemisia marshalliana*, *Cynanchum acutum*, *Capparis herbacea*, *Gypsophila capitata*.

Формация *Artemisieta marshalliana*, описанная нами в республике Дагестан, включает 1 группу ассоциаций и 2 ассоциации.

Группа ассоциаций Разнотравно-маршалловопопынная – *Artemisieta marshalliana multiterbosae*

Сообщества группы ассоциаций Разнотравно-маршалловопопынная чаще встречаются на сухих склонах с выходом солей, в оврагах с временным водотоком. Проективное покрытие кустарникового яруса составляет от 5 до 12 %, а травяного – 20–25 %.

В кустарниковом ярусе данной группы ассоциаций главным доминантом является *Nitraria schoberi*, в редких случаях – *Clematis orientalis*. Основной особенностью травяного яруса является обилие стержнекорневых многолетних растений: *Cynanchum acutum*, *Artemisia marshalliana*, *Capparis herbacea*, *Gypsophila capitata*, *Euphorbia virgata*. Из злаков содоминантом является *Botriochloa ischaetum*.

Формация Полыни таврической – *Artemisieta tauricae*

Artemisia taurica Willd. – многолетнее растение со стержневой толстой, вертикальной, деревянистой корневой системой. Встречается от Крыма на западе до Богдинско-Баскунчакского заповедника в Астраханской области на востоке. На территории ареала полынь таврическая распространена прерывисто. Однако, в настоящее время эта полынь расширяет ареал, активно распространяясь по залежам на юге степной зоны и в пустынной зоне (Сафронова, 2002). Формация *Artemisieta tauricae* пустынно-степного характера, небольшая, в значительной степени нарушенная выпасами на светлокаштановых, солонцеватых почвах.

Сообщества полыни таврической включают 63 вида высших сосудистых растений. Фоновыми видами в сообществах данной формации являются *Nitraria schoberi*, *Spiraea hypericifolia*, *Colutea orientalis*, *Salsola ericoides*, *S. daghestanica*, *Tamarix ramosissima*. А главными доминантами травяного яруса являются *Artemisia taurica*, *Iris timofejewii*, *Noaea mucronata*, *Halimione verrucifera*, *Carex distans*, *Calamagrostis caucasica*, *Phleum phleoides*, *Capparis herbacea*.

Сообщества формации *Artemisieta tauricae*, распространенные в республике Дагестан, включает 3 группы ассоциаций и 6 ассоциаций.

Группа ассоциаций Таврическопопынная – *Artemisieta tauricae*

Группа ассоциаций *Artemisieta tauricae* встречается на сильно эродированных сланцевых склонах в оврагах временного водотока, а также на солончаках с солевой коркой, на берегу соленых озер. Проективное покрытие кустарникового яруса варьирует от 8 до 20 %, травяного – от 20 до 50 %.

В группе ассоциаций *Artemisieta tauricae* фоновым видом кустарникового яруса является *Nitraria schoberi* и *Tamarix ramosissima*. Редко встречается *Atraphaxis daghestanica*.

В травяном ярусе роль доминантов в сообществах данной группы ассоциаций, встречающихся на сланцевых склонах в оврагах временного водотока, играют виды: *Medicago caerulea*, *Convolvulus arvensis*, *Capparis herbacea*, *Artemisia marshalliana*. В сообществах группы ассоциаций *Artemisieta tauricae*, расположенных по берегам соленых озер, доминирует не только *Artemisia taurica*, но и *Noaea mucronata*, *Halimione verrucifera*, *Calamagrostis caucasica*.

Группа ассоциаций Тамариксово-таврическопопынная – *Artemisieta tauricae-tamaceta*

Группа ассоциаций *Artemisieta tauricae-tamaceta* встречается по берегам соленых озер, на солончаках по днищам высохших озер.

Проективное покрытие кустарникового яруса составляет 8–15%, а травяной ярус – 25–40 %.

В группе ассоциаций *Artemisieta tauricae* – *tamaceta* доминантами кустарникового яруса являются *Nitraria schoberi* и *Tamarix ramosissima*. А травяного яруса *Artemisia taurica*, но и *Noaea mucronata*, *Halimione verrucifera*, *Carex distans* и *Glycyrrhiza glabra*.

Группа ассоциаций Кустарниково-таврическопопынная – *Artemisieta tauricae-fruticeta*

Сообщества группы ассоциаций *Artemisieta tauricae-fruticeta* встречаются на сухих склонах с сыпучим сланцем, подвергающихся постоянной водной и ветровой эрозии в оврагах временного водотока, а также по берегам соленых озер.

Проективное покрытие кустарникового яруса составляет 20–40%, а травяной ярус относительно стабилен – 40 %.

В группе ассоциаций *Artemisieta tauricae-fruticeta* фоновыми видами кустарникового яруса являются *Nitraria schoberi*, *Spiraea hypericifolia*, *Colutea orientalis*, *Salsola ericoides*, *S. daghestanica*. Также встречаются *Rhamnus pallasii*, *Tamarix laxa* и *Cerasus incana*. В травяном ярусе основным доминантом является *Artemisia taurica*, *Calamagrostis caucasica*. В таких сообществах часто встречаются *Medicago caerulea*, *Phleum phleoides*, *Halimione verrucifera*, *Iris timofejewii*, *Artemisia salsoloides*.

Формация Полыни австрийской – *Artemisieta austriacae*

Artemisia austriaca Jacq. – галофит, ареал вида которого протянулся от территории Кавказа, Средней Азии, Ирана, Украины, Молдовы, Крыма, Беларуси до Северо-Западного Китая. Полынь австрийская растет на старых залежах в лесостепной и степной зонах, солонцеватых лугах, пастбищах, степных и остепнённых склонах. Сообщества формации являются лугово-степной интеграцией и вероятно образовались вследствие усиленного раннее выпаса на данном участке (Понятовская, 1951).

Видовой состав сообществ с участием полыни австрийской очень бедный, включает до 10 видов высших сосудистых растений. Это обусловлено тем, что однолетние растения не приживаются в таких сообществах, т.к. почва здесь постоянно подвергается водной и ветровой эрозии.

В этих сообществах основное место занимают виды *Artemisia austriaca* и *Carex humilis*, а из кустарников – *Nitraria schoberi*, *Colutea orientalis* и *Salsola daghestanica*.

Сообщества формации *Artemisieta austriacae* в республике Дагестан включает 1 группу ассоциаций и 1 ассоциацию.

Группа ассоциаций Кустарниково-австрийскопопынная – *Artemisieta austriacae-fruticeta*

Сообщества группы ассоциаций *Artemisieta austriacae-fruticeta* встречаются на сухих склонах с сыпучим сланцем, подвергающихся постоянной водной и ветровой эрозии. Проективное покрытие, как в кустарниковом, так и в травяном ярусах достигает 40 %. Фонowymi видами кустарникового яруса вместе с *Nitraria schoberi* являются *Colutea orientalis* и *Salsola daghestanica*, в травяном вместе с *Artemisia austriaca* содоминирует *Carex humilis*.

Класс формаций Мезоксерофитные плотнoderновинные степи – *Steppa caespitosoherbosa*

Группа формаций Плотнoderновинные злаковые степи – *Botriochloetum*

Формация Бородачѐвая – *Botriochloeta ischaemi*

Эдификаторами класса формаций являются мезоксерофитные рыхло- или чаще плотнoderновинные злаки. Сообщества часто содержат мезоксерофитные кустарники и кустарнички, и виды рода *Artemisia*.

Botriochloa ischaetum – рыхло или плотно дерновинный многолетний злак. Засухоустойчив, неприхотлив к почвам, размножается вегетативно, быстро захватывает территории. Благодаря сильному развитию поверхностной корневой системы и коротких корневищ подавляет поселение новых растений. Ареал вида занимает юг Европейской части. Кавказ, Закавказье, Среднюю Азию, Тянь-Шань, Тарбагатай, Южный Алтай. Обитает на сухих карбонатных светло-каштановых, иногда щебнистых почвах. В Дагестане встречается на сухих склонах, от равнинного до среднего горного пояса.

Формация *Botriochloeta ischaemii* – широко распространена по всему ареалу вида. Сообщества с участием бородача кровоостанавливающего в Закавказье описаны ранее А.А. Гроссгеймом (1928), сравнение сообществ в Средней Азии и Закавказье приведены Н.И. Рубцовым (1948), значительную роль в изучение бородачѐвых фитоценозов внесли работы М.Е. Сохадзе (1950) и Е.В. Сохадзе и М.Е. Сохадзе (1952).

Видовой состав сообществ *Botriochloeta ischaemi* в Дагестане составляет – 37 высших сосудистых растений. Фонowymi видами в сообществах данной формации являются мезоксерофитные кустарники и полукустарники *Nitraria schoberi*, *Tamarix smyrnensis*, *T. ramosissima*, *Clematis orientalis*, *Spiraea hypericifolia*, *Colutea orientalis*, *Salsola ericoides*, *S. daghestanica*. Доминантами в травяном ярусе являются *Botriochloa ischaetum*, *Artemisia incana*, *A. marshalliana*, *Cynanchum acutum*, *Parietaria judaica*, *Cynodon dactylon*, *Gypsophila cephalotes*.

Сообщества формации *Botriochloeta ischaemii*, распространенные в республике Дагестан, включает 1 группу ассоциаций и 2 ассоциации.

Группа ассоциаций Разнотравно-бородачевая – *Botriochloeta multiherbosae*

Ассоциации группы *Botriochloeta multiherbosae* встречается на скальных осыпях Внутреннегорного Дагестана. Проективное покрытие кустарникового яруса – 10 %, травяного – около 30 %.

Наряду с *Nitraria schoberi* в сообществах данной группы ассоциаций фоновыми видами кустарникового яруса являются *Clematis orientalis*, *Tamarix smyrnensis*, *Paliurus spina-christi*, *Rosa pimpinellifolia*. В травяном ярусе доминируют *Botriochloa ischaemum*, *Artemisia incana*, *A. marshalliana*, *Cynanchum acutum*, *Parietaria judaica*, *Cynodon dactylon*, *Gypsophila cephalotes*.

Класс формаций Сообщества галоксерофитных однолетников – *Haloxerophila ephemerosa*

Группа формаций Галоксерофитный эфемеретум – *Ephemeretum*

Формация Обионовая – *Halimioneta verruciferae*

Halimione verrucifera (Bieb.) Aell. – гипергалофитный вид пустынно-степной зоны. Высота его составляет 15–50 см. В ареал данного вида входят территории: побережье Черного моря и ирано-туранская область на западе до Джунгарии на востоке. В Дагестане сообщества с *Halimione verrucifera* распространены в основном на низменной (Приморская, Терско-Кумская, Терско-Сулакская низменности) и предгорной частях (Муртазалиев, 2009).

Сообщества данной формации приурочены к солончакам вблизи засоленных водоемов и на днищах высохших озер (Юрицына, 2014; Сафронова, 2018).

Видовой состав сообществ с участием *Halimione verrucifera* скудный (19 видов высших сосудистых растений). В сообществах часто принимают участие кустарники *Nitraria schoberi* и *Tamarix ramosissima*. Обионники преимущественно монодоминантные, образуют куртины по краю солончаков. В травяном ярусе основную роль играют *Halimione verrucifera*, *Petrosimonia brachiata*.

Формация *Halimioneta verruciferae*, описанная нами в республике Дагестан, включает 1 группу ассоциаций и 1 ассоциацию.

Группа ассоциаций Обионовая – *Halimioneta verruciferae*

Группа ассоциаций *Halimioneta verruciferae* встречается на солончаках по берегам засоленных водоемов и на днищах высохших озер приморской равнины.

Проективное покрытие кустарникового яруса составляет до 10 %, а травяного – до 70 %.

В сообществах данной группы ассоциаций фоновыми видами кустарникового яруса являются *Nitraria schoberi* и *Tamarix ramosissima*. В травяном ярусе основную роль играют гипергалофиты *Halimione verrucifera* и *Petrosimonia brachiata*. Кроме них встречаются *Artemisia taurica*, *Alhagi pseudalhagi*, *Frankenia hirsuta*. Злаки в этих сообществах встречаются редко,

единично и представлены видами *Bromus mollis*, *Poa bulbosa*, *Trisetaria loeflingiana*, *Elytrigia repens*.

Одно описание, редкотравное и редкокустарниковое относящееся к сообществам галоксерофитных однолетников мы не стали приводить. В описании нет выраженной структуры и вероятно это стадия сукцессии, и сообщество еще не сформировалось.

Таким образом, впервые разработана эколого-фитоценотическая классификация сообществ с участием *N. schoberi*, распространенных в Дагестане. Согласно проведенным геоботаническим исследованиям, наибольшим флористическим разнообразием характеризуется формация селитрянки Шобера (81 вид). Разнообразны таврическополынные (63 вида), гребенщиковые (61 видов), маршалловополынные (40 видов) и бородачевые (37 видов) формации. Уступают по видовому разнообразию обионовые (19) и австрийскополынные (8) формации (Приложение Б, таблица Б1). Все выделенные нами ассоциации новые и ранее никем не приводились.

Современное состояние сообществ с участием редкого и охраняемого вида *N. schoberi* в Дагестане остается неудовлетворительным. На основе классификации выделены наиболее ценные и редкие сообщества, изучение и мониторинг которых позволит сохранить и прогнозировать дальнейшее развитие популяций селитрянки, подвергающихся постоянному антропогенному прессингу и, в силу этого, находящихся на грани исчезновения.

5.2 Природоохранная значимость растительных сообществ и ресурсный потенциал

Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды сосудистых растений – одна из самых хрупких и очень важных частей биоразнообразия, которое составляют основу целостности экосистем и биосферы в целом. Одной из главных составляющих комплекса мероприятий охраны редких и исчезающих видов растений является мониторинг состояния популяций и сообществ с их участием. Актуальными на сегодняшний день остаются вопросы о численности редких видов растений и об их демографии, как о наиболее чувствительных к неблагоприятным антропогенным воздействиям сторонах популяционной жизни.

Данные эколого- фитоценотической классификации сообществ является достаточной основой для организации охраны, в частности сообществ с участием редких, эндемичных и реликтовых видов (Соломещ и др., 1998; Миркин и др., 2000).

Основой сохранения флористического разнообразия является не только сохранение отдельных видов, но и целых растительных сообществ. В связи с этим отмечается большой

интерес у ученых к проблеме выделения сообществ с особой природоохранной значимостью (Лавренко, 1971; Булохов, Соломеш, 2003; Зеленая книга Сибири, 1996).

Для оценки природоохранной значимости растительных сообществ с участием селитрянки Шобера мы использовали шкалу, разработанную в институте биологии УНЦ РАН под руководством А. И. Соломеша (2000) и доработанную В. Б. Мартыненко и др. (2015). Предложено восемь критериев оценки: флористическая значимость, фитосоциологическая ценность, распространение, естественность, сокращение площади, восстанавливаемость, категория охраны и обеспеченность охраной. Все оценки критериев корректируются поправочными весовыми коэффициентами, значения которых отражают важность данной оценки для определения природоохранной значимости сообщества.

Флористическая значимость (F). Показатель отражает наличие редких видов в растительном сообществе (виды Красных книг, эндемики, реликты, виды на границе ареала).

Самые высокие показатели флористической значимости (F) имеют те сообщества, в которых больше редких видов (таблица 55). Наиболее значимым с точки зрения отмеченного критерия, как носитель редких видов, оказалось ботлихское сообщество (F9), в котором 7 видов, с разными статусами охраны, занесены в Красную книгу Дагестана, 5 из них включены и в Красную книгу Российской Федерации.

Таблица 55 – Редкие виды в растительных сообществах с участием *N. schoberi*, занесенные в Красные книги Дагестана и России

Вид	Популяции					
	Ботлихская	Папасская	Кванхидатлинская	Алтауская	Сулакская	Кумская
<i>Nitraria schoberi</i>	РД (3)	РД (3)	РД (3)	РД (3)	РД (3)	РД (3)
<i>Atraphaxis daghestanica</i>	РД (3), РФ					
<i>Salsola daghestanica</i>	РД (3), РФ					
<i>Artemisia salsoloides</i>	РД (3), РФ					
<i>Astragalus daghestanicus</i>	РД (1)					
<i>Iris timofejewii</i>	РД (2), РФ					
<i>Psathyrostachys daghestanica</i>	РД (3), РФ					
<i>Thesium maritimum</i>		РД (3)				
<i>Limoniopsis owerinii</i>			РД (3), РФ			
<i>Stipa pennata</i>						РД(3), РФ

Примечание: 1, 2, 3 – категория редкости.

Из 183 видов сосудистых растений, встречающихся в сообществах с участием *N. schoberi* в Дагестане, 12 видов являются эндемиками Дагестана и Кавказа, 7 видов являются реликтами различных периодов. Только в Красную книгу Республики Дагестан внесены 3 вида (*Nitraria schoberi*, *Astragalus daghestanicus*, *Thesium maritimum*), а в Красные книги РФ и РД – 7 видов (*Atraphaxis daghestanica*, *Salsola daghestanica*, *Artemisia salsoloides*, *Iris timofejewii*, *Psathyrostachys daghestanica*, *Limoniopsis owerinii*, *Stipa pennata*).

Фитосоциологическая ценность (В) отражает уникальность флористического состава синтаксона. Сообщество с участием *N. schoberi* ботлихского участка, которое находится во внутренигорной, аридной части Дагестана, имеет среднюю фитосоциологическую ценность – В6. Уникальность флористического состава определили 10 эндемиков и 7 видов, внесенных в Красные книги РФ и РД (таблица 56).

Таблица 56 – Оценка природоохранной значимости сообществ с участием *N. schoberi* в Дагестане

Популяция	Критерий											
	F	B	S	N	D	V	C	P	n	r	э	кр.кн.
Ботлихская	9	6	6	2	2	3	3	4	39	3	10	7
Папаская	3	3	6	3	0	2	1	4	34	1	1	2
Кванхидатлинская	6	3	6	2	0	3	2	4	55	5	7	2
Алтауская	3	3	6	3	2	2	2	4	49	1	1	1
Сулакская	3	3	6	3	0	1	1	4	47	1	1	1
Кумская	6	3	6	3	0	2	2	4	44	1	0	2

Примечание: F – флористическая значимость; B – фитосоциологическая ценность; S – распространение; N – естественность; D – сокращение площади; V – восстанавливаемость; C – категория охраны; P – обеспеченность охраной; n – кол-во видов в сообществе; r – реликты; э – эндемики; кр. кн. – виды, внесенные в Красные книги Дагестана и Российской Федерации.

Распространение (S). Показатель отражает площадь сообществ и характер их распределения в пространстве. Все выделенные сообщества имеют небольшой ареал и высокое постоянство (S6).

Естественность (N). Показатель характеризует степень нарушенности сообществ. Изученные сообщества отнесены к естественным, с незначительной степенью нарушенности (N3). Эти сообщества распространены на склонах вблизи дорог, в которых большое участие принимают растения ксерофиты и мезоксерофиты. Сообщества с участием селитрянки во Внутреннегорном Дагестане имеют более высокую степень нарушенности местообитания (N2), обусловленное чрезмерным выпасом скота.

Сокращение площади (D). Показатель отражает современное состояние растительных сообществ и тенденции дальнейшего уменьшения занимаемой ими площади в результате антропогенной деятельности и климатических изменений. Для ботлихской и алтауской популяций отмечено сокращение площади (D2) до 30 %, а площади, занимаемые остальными сообществами, в настоящее время остаются стабильными (D0) не сокращаются и не увеличиваются.

Восстанавливаемость (V). Показатель восстановительного потенциала растительных сообществ, который измеряется продолжительностью периода, необходимого для

восстановления. Большинство исследованных сообществ восстанавливаются в течение длительного периода – более 100 лет (V2). Сообщества на низменности восстанавливаются лучше, например, сулакская популяция способна восстановиться за период от 50 до 100 лет (V1). Сообщества с участием *N. schoberi* во Внутреннегорном Дагестане отнесены к категории невосстанавливаемых (V3).

Категория охраны (С) отражает общую ценность сообщества как объекта охраны. Определяется по сумме баллов всех показателей (с учетом весовых коэффициентов). Наибольшую ценность представляет ботлихская популяция (С3) по общему количеству баллов в сумме по всем критериям, что связано с высокими баллами по флоре и фитосоциологической значимости. Среднюю ценность, как объект охраны, имеют кванхидатлинская, алтауская и кумская популяции (С2).

Обеспеченность охраной (Р). Показатель, который отражает долю растительных сообществ, охваченных охраной, то есть показывает, что уже сделано для сохранения данного растительного сообщества. В настоящее время ни одна популяция *N. schoberi* не охраняется (Р4). Все эти сообщества являются уязвимыми.

Таким образом, современное состояние растительных сообществ с участием *N. schoberi* – вида, занесенного в Красную книгу Дагестана, остается неудовлетворительным. В местах произрастания сообществ необходимо создание ООПТ, в частности, на ботлихском и кванхидатлинском участке. В состав этих сообществ входит много нуждающихся в охране редких и эндемичных видов, что и обуславливает их высокую фитосоциологическую ценность.

Некоторые подходы к сохранению популяций *N. schoberi*

При планировании мероприятий по сохранению биологического разнообразия большое внимание в настоящее время уделяется сохранению экосистем и естественных мест обитания, а также поддержанию и восстановлению жизнеспособных популяций видов в их естественной среде *in situ*.

При выборе первичного материала для интродукционного изучения *ex situ* важно учитывать генетические и экологические особенности вида. Наличие полиморфизма в интродукционных популяциях позволяет делать наиболее разносторонние отборы, и обеспечить устойчивость искусственных популяций во времени (Демидов, 2008; Пересторонина, Савиных, 2008; Ишмуратова, Ткаченко, 2009).

Основной базой при сохранении биологического разнообразия флоры как конкретных территорий так и в целом богатства страны играют ботанические сады (Сикура и др., 1995; Смирнов, Поздова, 1999; Горбунов, 2008).

Программы охраны биоразнообразия *in situ*, несомненно, предпочтительны по сравнению с другими, однако, далеко не во всех случаях они достаточны для реального сохранения отдельных видов. Поэтому стратегии сохранения генофонда живых организмов *ex situ* становятся все более популярными и распространенными.

Для сохранения на территории Дагестана редкого вида *N. schoberi ex situ* сделано следующее:

1. Во всех местах произрастания *N. schoberi* собраны семена и создан банк семян.
2. На Цудахарской экспериментальной базе Горного ботанического сада произведен посев семян, собранных из разных мест произрастания, получены живые растения для сохранения их генофонда и изучения адаптивных особенностей.

При оценке состояний природных популяций выявлено, что кумская, сулакская, папасская популяции *N. schoberi in situ* находятся в хорошем состоянии и в восстановительных мероприятиях не нуждаются. Состояние ботлихской, кванхидатлинской и алтауской популяций можно признать очень сложным.

В Ботлихе место произрастания селитрянки находится в состоянии деградации из-за высокого антропогенного влияния (перевыпас скота, скотопрогонные тропы) и усиления поверхностного смыва почвы. Часть кванхидатлинской популяции может исчезнуть из-за расширения дороги Муни-Нижнее Инхело-Агвали.

Из всех популяций *N. schoberi* в Дагестане, в самом плачевном состоянии находится алтауская. Негативно влияют на стабильность этой популяции, расположенные рядом фермы с мелким и крупным рогатым скотом. Овцы и козы особенно сильно влияют на состояние кустов, так как весной ими поедаются однолетние побеги, а в конце лета и сочные плоды.

Устойчивый рост и развитие кустов селитрянки напрямую связаны с водно-солевым режимом Алтауского озера. В последние годы Минприроды РД решило использовать это озеро для разведения рыбы в целях спортивно-любительского и промышленного рыболовства, изменив гидрохимический состав воды, т.е. опреснив ее. Известно, что для нормального развития растений селитрянки в зоне всасывания корней необходимо иметь определенную концентрацию солей. В связи с этим нами неоднократно отправлялись в Минприроды Республики Дагестан письма о том, что «проведение, каких либо восстановительных работ вокруг Алтауского озера, изменит окружающий ландшафт прибрежной полосы, и повлечет за собой уничтожение очень чувствительных к окружающим условиям среды редких растений».

В настоящее время Алтауское озеро начало высыхать, так как был закрыт единственный источник подпитки грунтовых вод, связанный с озером – канал имени «Октябрьской революции». Причиной закрытия канала послужило его «неудовлетворительное состояние». Кроме того, из Алтауского озера произведен сброс воды по каналу в озеро Алмалинское и

Осадчего. Мы продолжаем вести наблюдения за состоянием алтауской популяции, так как все изменения, происходящие с озером, могут привести к негативным последствиям для данной популяции. Кроме того, ведется активная работа по созданию Алтауского заказника, куда будут включены три озера Алтауское, Алмалинское и Осадчего и прилегающие к ним территории.

Ресурсная оценка популяций

N. schoberi являются ценными пищевым, лекарственным и декоративным растением, изучение ресурсного потенциала которого в Дагестане ранее не проводилось.

Селитрянкa Шобера – единственный кустарник со съедобными плодами, способный расти на засоленных почвах, выдерживать критические для других растений значения температуры и влажности.

Нами был проведен учет сырой и сухой массы плодов *N. schoberi* в популяциях Дагестана (таблица 57).

Таблица 57 – Продуктивность кустов *N. schoberi* в разных популяциях Дагестана

Популяции	Площадь, га	Число кустов на 400 м ²	Число скелет. ветвей	Число модульных ветвей	Число плодов с модуля	Масса свежих плодов, г	Масса сухих плодов, г
Папаская	70	19	12	13	12	0,24	0,11
Кванхидатлинская	8	16	8	10	14	0,26	0,14
Ботлихская	2	17	7	8	14	0,25	0,13
Алтауская	40	10	10	10	13	0,22	0,11
Сулакская	80	18	8	13	15	0,16	0,09
Общее	200	16	9	11	13	0,23	0,11

Примечание: не учтена продуктивность кумской популяции, т.к. в ней не было обнаружено плодов.

Наиболее развитые кусты по числу скелетных ветвей, с точки зрения ресурсной ценности, отмечены в папаской (12) популяции, а по числу модульных веток на скелетной ветви – папаская (13) и сулакская (13).

Урожайность кустов *N. schoberi* в изученных популяциях (число скелетных ветвей × число модульных ветвей скелетного побега × число плодов с модульной ветви) составляет: 1) папаская: свежих плодов – 14,9 т, сухих плодов – 6,8 т; 2) кванхидатлинская: свежих плодов – 0,9 т, сухих плодов – 0,5 т; 3) ботлихская: свежих плодов – 0,2 т, сухих плодов – 0,1 т; 4) алтауская: свежих плодов – 2,9 т, сухих плодов – 1,4 т; 5) сулакская: свежих плодов – 9 т, сухих плодов – 5 т. Суммарный эксплуатационный запас плодов *N. schoberi* всех популяций Дагестана составил: свежих плодов – около 28 т и сухих плодов – 14 т.

По нашим подсчетам общая площадь, занимаемая кустами *N. schoberi* в Дагестане составляет около 200 га. Как показано выше, средняя для всех популяций продуктивность куста

составляет около 300 г свежих плодов и сухих – 140 г. С одного гектара в среднем можно получить – 120 кг свежих плодов и 57 кг сухого сырья. Соответственно общий ресурсный потенциал плодов *N. schoberi* в Дагестане составляет 24 тонны свежего и 11,4 тонны сухого сырья.

Таким образом, сумма данных, вычисленных по средним показателям каждой популяции, несколько расходится с усредненными данными по всем популяциям Дагестана. Небольшая разница полученных данных позволяет нам сделать заключение о том, что усредненные данные по всем популяциям можно экстраполировать на любую популяцию в Дагестане, зная ее площадь.

Особую ресурсную ценность представляют растения селитрянки с точки зрения содержания биологически активных веществ. Многочисленные исследования показывают, что лекарственные препараты из селитрянки на основе содержащихся в ней биологически активных веществ имеют широкий спектр действия и представляют большую ценность в терапии многих заболеваний (Bohm et. al., 1998; Middleton et. al., 2000).

Нами проведен анализ содержания антоцианов и флаваноидов, а также оценена антиоксидантная активность плодов (без разделения на мякоть и семена) и отдельно мякоти и семян *N. schoberi* собранных в сулакской популяции Дагестана (таблица 58).

Таблица 58 – Сравнительная характеристика содержания биологически активных веществ в плодах *N. schoberi*

№	Популяции	Наименование	Количественное содержание		
			Флавоноиды, %	Антоцианы, %	ССА
1	<i>N. schoberi</i> (Сулакская, Дагестан)	Плоды	0,11	0,48	
2		Мякоть	0,13	0,70	8,7
3		Семена	0,01	0,36	
4*	<i>N. schoberi</i> (Малиновое оз., Алтайский край)	Мякоть	0	0,80	–
5*	<i>N. sibirica</i> (оз. Чаган, Новосибирская обл.)	Мякоть	0	0,60	1,15

Примечание: * – по данным Г.И. Высочиной (Высочина и др., 2011).

Содержание всех БАВ в семенах и плодах ниже, чем отдельно в мякоти. Это говорит о том, что низкое содержание БАВ в семенах разбавляет общую концентрацию веществ в мякоти плода. Суммарное содержание флавоноидов (0,11 %) и антоцианов (0,48 %) в плодах ниже, чем в мякоти (0,13 % и 0,70 % соответственно).

По утверждению многих специалистов плоды *N. sibirica* превосходят *N. schoberi* по всем биохимическим показателям, однако при сравнении полученных нами данных с данными Высочиной (2011) видно, что это утверждение спорное. Так, в мякоти плодов *N. schoberi* из Алтайского края отсутствуют флавоноиды как и у *N. sibirica*, тогда как в Дагестане

содержание флавоноидов составило 0,13 %. Содержание антоцианов у *N. schoberi* из Алтайского края наоборот больше (0,80 %), чем у образцов из сулакской популяции (0,70 %), но незначительно, а в плодах *N. sibirica* – 0,60 %. Антиоксидантная активность мякоти плодов *N. schoberi* – 8,7 мг/г, а у *N. sibirica* – до 1,15 мг/л.

Таким образом, растения *N. schoberi* обладают высокой питательной ценностью и представляют определенный интерес для медицины, так как содержат богатый комплекс биологически активных веществ. Условия произрастания, а также видовая особенность влияют на содержание БАВ в плодах селитрянки. Полученные данные являются рекогносцировочными, для которых необходимо провести более углубленное изучение.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По результатам многолетних исследований (2014-2020 гг.) дана оценка современного состояния популяций и сообществ *Nitraria schoberi*, выявлены особенности роста и развития вегетативных и генеративных органов, определены особенности биоморфологии кустов в зависимости от условий произрастания. В связи с большой антропогенной нагрузкой (выпас) и нарушением типичных мест обитания (выветривание и вымывание) разработаны предложения о придании некоторым местообитаниям селитрянки в Республике Дагестан статуса особо охраняемых природных территорий.

1. Основные места произрастания *N. schoberi* в Дагестане сосредоточены в низменной части, где вид встречается изолированно в условиях полупустыни с близким залеганием грунтовых вод недалеко от берегов Каспийского моря и некоторых соленых озер. Из восьми известных мест произрастания в Низменном Дагестане подтверждены шесть, занимающих общую площадь около 250 га, с численностью более 1700 взрослых растений. Во внутренигорной части Дагестана на эродированных склонах отрогов Андийского хребта встречаются еще две изолированные популяции с численностью около 400 взрослых особей на площади 10 га.

2. В результате изучения изменчивости признаков вегетативных и генеративных органов в шести популяциях выявлена более высокая изменчивость признаков вегетативных органов *N. schoberi*. Признаки плодов и семян при относительной стабильности показателей более достоверно определяют межпопуляционные различия. Дискриминантный анализ популяций по признакам вегетативных органов показал высокий уровень их самоидентичности. Исключением является алтауская популяция, которая имеет промежуточные показатели, что может быть обусловлено большей удаленностью места произрастания от морского побережья. Дискриминантный анализ по признакам генеративных органов выявил наибольшую самоидентичность кванхидатлинской (96,7 %) и папаской (93,3 %) популяций.

3. С возрастом у кустов *N. schoberi* значительно меняется соотношение высоты и диаметра кроны, что связано с изменением ростовой активности побегов формирования, замещения и обрастания. В целом увеличение размеров куста в высоту в онтогенезе происходит более активно на первых стадиях онтогенеза и завершается раньше, чем разрастание куста в ширину, что и определяет прижатую полушаровидную форму кроны, характерную взрослым особям в условиях Низменного Дагестана. Определены возрастные биоморфологические особенности кроны кустов в условиях песчано-илистого грунта Прикаспийской низменности соответствующие определенным функциональным состояниям особей в связи со спецификой

освоения видом пространства и формированием парциальной структуры с системой многолетних укорененных ветвей.

4. Полученные данные по анатомии вегетативных органов растения *N. schoberi* (толстые листовые пластинки, тонкая кутикула, плотный мезофилл, крупные устьица и др.), позволяют оценить адаптивность тканей ее органов к полупустынным условиям произрастания и могут быть использованы при идентификации вида.

5. В условиях интродукции (Цудахарская ЭБ ГорБС) при весеннем посеве стратифицированных семян, собранных в ботлихской популяции, всхожесть составила 20 %, а нестратифицированных – 15 %. Изменение химического состава почвы повлияло, как на всхожесть семян (контрольный вариант – универсальный грунт «Фаско») – 78 %, с NaCl – 72 %, с минеральными удобрениями – 54 %, с органическим удобрением – 16 %, так и на развитие проростков. Сеянцы в варианте с солью имели при осеннем учете наибольший прирост (8,1 см). При вегетативном размножении укоренить черенки *N. schoberi* не удалось.

6. Для сообществ с участием *N. schoberi* в Дагестане разработана эколого-фитоценотическая классификация. Выделено 4 класса фаций, 5 групп фаций, 7 фаций, 12 групп ассоциаций и 25 ассоциаций, отличающиеся по видовому разнообразию. Современное состояние изученных популяций *N. schoberi* остается неудовлетворительным. В особой охране нуждается алтауская популяция, испытывающая сильную антропогенную нагрузку (выпас скота, осушение озера), что может привести к полному ее исчезновению. Необходимо создание ООПТ для сохранения ботлихской и кванхидатлинской популяций, отличающихся значительным участием в сообществах других нуждающихся в охране редких и эндемичных видов, что определяет их высокую фитосозологическую ценность.

7. Плоды растений *N. schoberi* обладают высокой питательной ценностью и представляют большой интерес для медицины, так как содержат богатый комплекс биологически активных веществ (БАВ): флавоноиды – 0,13 %, антоцианы – 0,70 %. Антиоксидантная активность составляет 8,7 мг/г. Установлено, что условия произрастания влияют на содержание БАВ. Общий ресурсный потенциал *N. schoberi* в популяциях Дагестана в год составляет более 28 тонн свежих и более 14 тонн сушеных плодов.

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ

N. – *Nitraria*

ЦЭБ – Цудахарская экспериментальная база

ГЭБ – Гунибская экспериментальная база

над ур. м. – над уровнем моря

га – гектар

м – метр

м. – масса

с. – село

г. – год

г – грамм

кг – килограмм

т – тонна

см – сантиметр

мм – миллиметр

км – километр

% – проценты

°С – градус Цельсия

ПП – пробные площади

нм – нанометр

CV – коэффициент вариации

$\bar{x}$ – среднее значение показателей

ген. – генеративные

вег. – вегетативные

д. – длина

ш. – ширина

i – индекс формы

F – критерий Фишера

h^2 – доля влияния фактора

шт. – штук

мг – миллиграмм

л – литр

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абдурахманов, Г. М. Сравнительный анализ состава наземной фауны и флоры Тетийской пустынно-степной области Палеарктики и биогеографические границы Кавказа. Сообщение 1. Наземная фауна / Г. М. Абдурахманов, М. В. Набоженко, А. Г. Абдурахманов, А. А. Теймуров, М. Г. Даудова, М. З. Магомедова, А. Г. Гасангаджиева, А. А. Гаджиев, Ю. Ю. Иванушенко, С. М. Клычева // Юг России: экология, развитие. – 2017. – Т. 12, № 2. – С. 9–45. DOI: 10.18470/1992-1098-2017-2-9-45 (А)
2. Абдурахманов, Г. М. Сравнительный анализ состава наземной фауны и флоры Тетийской пустынно-степной области Палеарктики и биогеографические границы Кавказа. Сообщение 2. Флора / Г. М. Абдурахманов, А. А. Теймуров, А. Г. Абдурахманов, М. В. Набоженко, А. Г. Гасангаджиева, А. А. Гаджиев, М. Г. Даудова, М. З. Магомедова, Ю. Ю. Иванушенко, С. М. Клычева // Юг России: экология, развитие. – 2017. – Т. 12, № 2. – С. 46–72. DOI:10.18470/1992-1098-2017-2-46-72 (Б)
3. Абдурахманов, Г. М. Сравнительный анализ состава наземной фауны и флоры тетийской пустынно-степной области палеарктики и биогеографические границы Кавказа. Сообщение 3. Основные моменты образования биоты Кавказа / Г. М. Абдурахманов, М. В. Набоженко, А. А. Теймуров, А. Г. Абдурахманов, А. Г. Гасангаджиева, М. З. Магомедова, А. А. Гаджиев, М. Г. Даудова, Ю. Ю. Иванушенко, С. М. Клычева // Юг России: экология, развитие. – 2017. – Т. 12, № 2. – С. 73–111. (В)
4. Агабян, В. Ш. Строение пыльцы и систематика семейства парнолистниковых / В. Ш. Агабян // Тр. Бот. инст. АН АрмССР. – 1965. – Т. 15. – С. 66–90.
5. Агабян, В. Ш. К палиноморфологии рода *Nitraria* L. / В. Ш. Агабян, К. Т. Туманян // Биол. журн. Армении. – 1972. – Т. 25, № 4. – С. 36–41.
6. Агаев, М. Г. Криптическая структура фитопопуляций / М. Г. Агаев // Сб. науч. трудов по прикл. ботанике, генетике и селекции. – Л., 1987. – Т. 112. – С. 6–19.
7. Аипеисова, С. А. К истории формирования флоры Актюбинского флористического округа и обзор реликтов / С. А. Аипеисова // Известия национальной академии наук республики Казахстан. Серия биологическая и медицинская. – Алматы, 2013. – № 1. – С. 21–29.
8. Акаев, Б. А. Физическая география Дагестана / Б. А. Акаев, З. В. Атаев, Б. С. Гаджиев, З. Х. Гаджиева, М. И. Ганиев, М. Г. Гасангусейнов, З. М. Залибеков, Ш. И. Исмаилов, С. А. Каспаров, А. А. Лепехина, В. О. Мусаев, Р. М. Рабаданов, Д. В. Соловьев, В. И. Сурмачевский, Б. Д. Тагиров, Э. М. Эльдаров // Учебное пособие. – М.: Школа, 1996. – 384 с.
9. Акжигитова, Н. И. Галофитная растительность Средней Азии и её индикационные свойства / Н. И. Акжигитова. – Ташкент, 1982. – 190 с.

10. Акиянова, Ф. Ж. Геоморфология / Ф. Ж. Акиянова, А. Р. Медеу, Э. И. Нурмамбетов, Г. М. Потапова, А. С. Сарсенова // Республика Казахстан. – Алматы: Print-S, 2006. – Т. 1. – С. 171–214.
11. Ак-Лама, Т. А. Хромосомные числа некоторых видов рода *Nitraria* L. из Средней Азии / Т. А. Ак-Лама // Материалы IV (XII) Международной ботанической конференции молодых ученых в Санкт-Петербурге (22-28 апреля 2018г.). – СПб, 2018. – 282 с.
12. Алексеев, Б. Д. Особенности растительного покрова Дагестана / Б. Д. Алексеев, Махачкала, 1983. – 84 с.
13. Анели, Н. А. Атлас эпидермы листа / Н. А. Анели. – Тбилиси: Мецниереба, 1975. – 109 с.
14. Асадулаев, З. М. Структурная и ресурсная оценка природных популяций можжевельника продолговатого в Дагестане / З. М. Асадулаев, Г. А. Садыкова. – Махачкала, 2011. – С. 85–92.
15. Асадулаев, З. М. Изменчивость признаков вегетативных и генеративных органов *Nitraria schoberi* L. в сулакской популяции Дагестана / З. М. Асадулаев, М. Г. Гаджиатаев, З. Р. Рамазанова // Юг России: экология, развитие. – 2018. – Т. 13, № 2. – С. 73–84. DOI: 10.18470/1992-1098-2018-2-73-84
16. Асадулаев, З. М. Анатомическое строение вегетативных органов *Nitraria schoberi* L. (сулакская популяция, Дагестан) / З. М. Асадулаев, З. Р. Рамазанова, М. Г. Гаджиатаев, Г. Н. Гасанов, А. А. Айтемиров // Юг России: экология, развитие. – 2018. – Т. 13, № 3. – С. 42–54. DOI: 10.18470/1992-1098-2018-3-42-54
17. Бабаев, А. Г. Кучевые пески на древнедельтовой равнине Аму-Дарьи / А. Г. Бабаев // Известия АН Туркменской ССР. – 1953. – № 4. – С. 28–36.
18. Бадгаа, Д. Исследование культурных и дикорастущих плодов и ягод Могольской народной республики с целью их рационального использования: автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук / Д. Бадгаа. – М., 1978. – 36 с.
19. Базарон, Э. Г. «Вайдурья-онбо» – трактат индо-тибетской медицины / Э. Г. Базарон, Т. А. Асеева. – Новосибирск, 1984. – 118 с.
20. Баламирзоева, М. А. Почвы Дагестана / М. А. Баламирзоева, Э. М.-Р. Мирзоев, А. М. Аджиев, К. Г. Муфараджев // Экологические аспекты их рационального использования. – Махачкала: ГУ «Дагестанское книжное издательство», 2008. – 336 с.
21. Балнокин, Ю. В. Роль Na^+ и K^+ в поддержании оводненности тканей органов у галофитов сем. *Chenopodiaceae* различных экологических групп / Ю. В. Балнокин, Н. А. Мясоедов, З. Ш. Шамсутдинов, Н. З. Шамсутдинов // Физиология растений. – 2005. – № 6. – С. 882–890.

22. Банаев, Е. В. Особенности прорастания семян некоторых видов рода *Nitraria* L. / Е. В. Банаев, М. А. Томошевич // Материалы IV Междунар. науч. конф. «Сохранение и реконструкция ботанических садов и дендропарков в условиях устойчивого развития». – Украина. Белая Церковь, 2013. – С. 72–73.
23. Банаев, Е. В. Изменчивость содержания биологически активных веществ в листьях селитрянки Шобера (*Nitraria schoberi*) / Е. В. Банаев, М. Б. Ямтыров // Вопр. биол. мед. и фармацевт. химии. – 2014. – № 4. – С. 40.
24. Банаев, Е. В. Популяционная структура и дифференциация сибирских представителей рода *Nitraria* L. (Nitrariaceae) по составу и содержанию фенольных соединений в листьях / Е. В. Банаев, М. С. Воронкова, Г. И. Высочина, М. А. Томошевич // Сибирский экологический журнал. – 2015. – № 6. – С. 890–898.
25. Барыкина, Р. П. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы / Р. П. Барыкина, Т. Д. Веселова, А. Г. Девятков, Х. Х. Джалилова, Г. М. Ильина, Н. В. Чубатова. – М.: Изд-во МГУ, 2004. – 312 с.
26. Белюченко, И. С. Эволюционно-экологические основы практической интродукции растений / И. С. Белюченко // Биолог. вестник. – Харьков, 2004. – № 8. – С. 79–83.
27. Белюченко, И. С. Экологические аспекты интродукции растений на современном этапе / И. С. Белюченко // Экол. Вестник Сев. Кавказа. – 2007. – Т. 3, № 2. – С. 5–15.
28. Белюченко, И. С. Интродукция растений как метод расширения видового состава культурных фитоценозов в южных районах СНГ / И. С. Белюченко, Б. А. Мустафаев // Экологический вестник Северного Кавказа. – Краснодар, 2013. – Т. 9, № 4. – С. 73–89.
29. Берг, Л. С. Номогенез, или эволюция на основе закономерностей / Л. С. Берг // Труды Географического института. – Петербург: Государственное издательство, 1922. – 321 с.
30. Березовиков, Н. Н. О питании розового скворца *Pastor roseus* ягодами селитрянки Шобера *Nitraria schoberi* / Н. Н. Березовиков // Русский орнитологический журнал. – 2008. – Т. 17, экспресс-выпуск 428. – С. 1053–1054.
31. Бобров, Е. Г. Об азиатских видах рода *Nitraria* L. / Е. Г. Бобров // Советская ботаника. – 1946. – Т. 14, № 1. – С. 19–30.
32. Бобров, Е. Г. О происхождении флоры пустынь старого света в связи с обзором рода *Nitraria* L. / Е. Г. Бобров // Ботанический журнал. – 1965. – Т. 50, № 8. – С. 1053–1067.
33. Бородина, Н. А. Семенное размножение интродуцированных древесных растений / Н. А. Бородина // под ред. П.И. Лапина. – М., 1970. – 319 с.
34. Будагов, Б. А. О характере новейших тектонических движений в районе Шахдагского массива (юго-восточный Кавказ) в связи с находкой верхне сарматской фауны / Б. А. Будагов // ДАН Азерб. ССР. – 1964. – Т. 155(2).

35. Будыко, М. И. Глобальное потепление и его последствия / М. И. Будыко, Ю. А. Израэль, А. Л. Яншин // Метеорология и гидрология. – 1991. – № 2. – С. 5–10.
36. Булохов, А. Д. Эколого-флористическая классификация лесов Южного Нечерноземья России / А. Д. Булохов, А. И. Соломещ. – Брянск, 2003. – 359 с.
37. Быков, Б. А. Доминанты растительного покрова Советского Союза / Б. А. Быков. – Алма-Ата: из-во Наука, 1965. – Т. 3. – 461 с.
38. Быков, Б. А. Геоботаника / Б. А. Быков. – Алма-Ата, 1978. – 287 с.
39. Быков, Б. А. Очерки истории растительности мира Казахстана и Средней Азии / Б. А. Быков. – Алма-Ата: Наука, 1979. – 106 с.
40. Вавилов, Н. И. Ботанико-географические основы селекции / Н. И. Вавилов. – М.-Л.: Сельхоз издат, 1935. – 340 с.
41. Василевская, В. К. Формирование листа засухоустойчивых растений / В. К. Василевская. – Ашхабад: Изд-во АН ТССР, 1954. – 183 с.
42. Васильева, Л. И. Новый вид рода *Nitraria* L. с Памира / Л. И. Васильева // Новости систематики высших растений. – 1974. – Т. 11. – С. 341–344.
43. Видякин, А. И. Изменчивость форм шишек в популяциях сосны обыкновенной на востоке европейской части СССР / А. И. Видякин // Лесоведение. – 1991. – № 3. – С. 45–52.
44. Виляева, Н. А. Редкие растения национального парка «Смоленское Поозерье»: биология, экология, вопросы охраны / Н. А. Виляева // Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук. – М., 2016. – 169 с.
45. Волкова, Е. А. Изучение растительного покрова Центральной Азии российскими учёными / Е. А. Волкова // Историко-биологические исследования. – СПб., 2014. – Т. 6, № 4. – С. 12–27.
46. Воронкова, М. С. Сравнительное изучение состава и содержания фенольных соединений листьев растений рода *Nitraria* (*Nitrariaceae*) / М. С. Воронкова, Е. В. Банаев, М. А. Томошевич // Химия растительного сырья. – 2017. – № 4. – С. 107–116.
47. Гаджиатаев, М. Г. Морфометрические показатели годичного побега редкого исчезающего вида *Nitraria schoberi* L. во Внутреннегорном Дагестане / М. Г. Гаджиатаев, А. Р. Габибова, З. М. Асадулаев // Современные проблемы науки и образования. – М., 2015 <http://www.science-education.ru/123-19711>.
48. Гаджиатаев, М. Г. *Nitraria schoberi* L. (*Nitrariaceae*) во Внутреннегорном Дагестане / М. Г. Гаджиатаев, Ф. Х. Шаманова // Юг России: экология, развитие. – 2016. – Т. 11, № 4. – С. 112–120. DOI: 10.18470/1992-1098-2016-4-112-120.

49. **Гаджиатаев, М. Г.** Изменчивость признаков листьев и плодов *Nitrariaschoberi* L. в ботлихской популяции (Дагестан) / **М. Г. Гаджиатаев**, З. М. Асадулаев // Ботанический вестник Северного Кавказа. – Махачкала, 2017. – № 3. – С. 20–30. (А)
50. **Гаджиатаев, М. Г.** Изменчивость признаков вегетативных органов *Nitraria schoberi* L. в популяциях Дагестана / М. Г. Гаджиатаев, З. М. Асадулаев // Ботанический вестник Северного Кавказа. – Махачкала, 2017. – № 4. – С. 9–16. (Б)
51. **Гаджиатаев, М. Г.** Морфометрические показатели вегетативных и генеративных органов *Nitraria schoberi* L. в алтауской популяции / М. Г. Гаджиатаев, З. М. Асадулаев // Известия Горского государственного аграрного университета. – Владикавказ, 2018. – № 1. – С. 124–133. (А)
52. **Гаджиатаев, М. Г.** Изменчивость признаков вегетативных органов селитрянки Шобера (*Nitraria schoberi* L.) в сулакской популяции (Дагестан) / **М. Г. Гаджиатаев**, З. М. Асадулаев // Труды XIV Съезда Русского ботанического общества и конференции «Ботаника в современном мире» (г. Махачкала, 18–23 июня 2018 г.). – Махачкала: АЛЕФ, 2018. – Т. 1. – С. 239–241. (Б)
53. **Гаджиатаев, М. Г.** Алтауская популяция *Nitraria schoberi* L. в Дагестане / М. Г. Гаджиатаев // Материалы VI Всероссийской научно-практической конференции с международным участием «Биоразнообразие и рациональное использование природных ресурсов», Махачкала, 29-30 марта. – Махачкала, 2018. – С. 11–13. (А)
54. **Гаджиатаев, М. Г.** *Nitraria schoberi* L. – редкий вид Дагестана / М. Г. Гаджиатаев // Материалы IV(XII) международной ботанической конференции молодых ученых в Санкт-Петербурге, Санкт-Петербург, 22–28 апреля. – СПб., 2018. – С. 126–127. (Б)
55. **Гаджиатаев, М. Г.** Структура популяции редкого вида *Nitraria schoberi* L. произрастающей в окрестности озера Папас в Дагестане / М. Г. Гаджиатаев // Материалы международной конференция «Флора и заповедное дело на Кавказе: история и современное состояние изученности» (г. Пятигорск, 22–25 мая 2019 г.). – Пятигорск, 2019. – С. 34–36.
56. Гвоздецкий, Н. А. Физическая география Кавказа / Н. А. Гвоздецкий – М.: Изд. МГУ, 1954. – 208 с.
57. Высочина, Г. И. Фитохимическая характеристика сибирских видов рода *Nitraria* (Nitrariaceae) / Г. И. Высочина, Е. В. Банаев, Т. А. Кукушкина, Т. М. Шалдаева, М. Б. Ямтыров // Растительный мир Азиатской России. – 2011. – № 2(8). – С. 108–113.
58. Гасанов, Ш. Ш. Структурная экология. Методология и методы / Ш. Ш. Гасанов. – Махачкала: Наука плюс, 2006. – 200 с.
59. Глобально значимые водно-болотные угодья Казахстана. – Астана: Типография Комплекс. – 2007. – Т. 1. – 264 с.

60. Глотов, И. В. Естественнo-историческая дифференциация территорий и популяционная изменчивость растений / И. В. Глотов, М. М. Магомедмирзаев // Тр. XIV. Междунар. Конгресса «Вопросы общей генетики». – М. 1981. – 8 с.
61. Глотов, Н. В. Оценка генетической гетерогенности природных популяций: количественные признаки / Н. В. Глотов // Экология. – 1983. – № 1. – С. 3–9.
62. Головатый, В. Г. Влияние минерального питания, водного режима и засоления на продуктивность галофитов / В. Г. Головатый, Н. З. Шамсутдинов, Х. К. Худякова, Ю. В. Балнокин, Н. Ю. Горячева // Агрохимия. – 2005. – № 6. – С. 59–65.
63. Головатый, В. Г. Влияние доз азота, фосфора, калия и засоления на продуктивность галофитов / В. Г. Головатый, Н. З. Шамсутдинов, Х. К. Худякова, Ю. В. Балнокин, Н. Ю. Горячева // Агрохимия. – 2007. – № 6. – С. 50–56.
64. Горбунов, Ю. Н. Ботанические сады России и реинтродукция редких растений / Ю. Н. Горбунов // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века. Материалы всесоюзн. конф. – Петрозаводск, 2008. – С. 338–341.
65. Горчаковский, П. Л. Редкие и исчезающие растения Урала и Приуралья / П. Л. Горчаковский, Е. А. Шурова. – М., 1982. – 208 с.
66. Горяев, И. А. О гипергалофитных сообществах пустынной зоны Калмыкии / И. А. Горяев // В сборнике: Охрана природы и региональное развитие: гармония и конфликты (к Году экологии в России). Материалы международной научно-практической конференции и школы-семинара молодых ученых-степеведов "Геоэкологические проблемы степных регионов", проведенных в рамках XXI сессии Объединенного научного совета по фундаментальным географическим проблемам при Международной ассоциации академий наук (МАН) и Научного совета РАН по фундаментальным географическим проблемам. Институт степи Уральского отделения Российской академии наук. – 2017. – С. 204–205.
67. Государственная Фармакопея СССР: Вып.2. Общие методы анализа. Лекарственное растительное сырье. / МЗ СССР. – 11-е изд. доп. – М.: Медицина, 1989. – 400 с.
68. Григорьев, Г. В. Селитрянка – кустарник для защитного лесоразведения в полупустыне / Г. В. Григорьев // Лесн. хоз-во. – 1952. – № 4. – С. 32.
69. Гриценко, В. В. Эколого-генетическая организация изменчивости популяций некоторых видов растений и насекомых: Автореферат дис. ... канд. биол. наук / В. В. Гриценко. – Л., 1989. – 21 с.
70. Гриценко, Л. А. Изменчивость количественных признаков в природных популяциях алычи (*Prunus divaricata* Led.) в Дагестане: автореф. дис. ... докт. биол. наук / Л. А. Гриценко. – Казань, 2008. – 45 с.

71. Гроссгейм, А. А. Типы растительности северной части нагорного Дагестана / А. А. Гроссгейм // Известия Дагестанского научно-исследовательского института. – Тифлис, 1925. – Вып. 4. – 68 с.
72. Гроссгейм, А. А. Некоторые данные маршрутных исследований бородачевой и ковыльной степи в Центральном Закавказье / А. А. Гроссгейм // Журнал русского ботанического общества. – 1928. – № 3–4. – С. 271–310.
73. Грубов, В. И. Ботанико-географическое районирование Центральной Азии / В. И. Грубов // Растения Центральной Азии. – Л.: Изд-во АН СССР, 1963. – Т. 1. – С. 10–69.
74. Гюль, К. К. Физическая география Дагестанской АССР / К. К. Гюль, С. В. Власова, И. М. Кисин, А. А. Тертеров. – Махачкала: Дагестанское книжное издательство, 1959. – 252 с.
75. Давиденко, О. Н. Редкие галофитные сообщества Саратовской области. Сообщение 1. Растительность солоноватых водоемов и солончаков гидроморфных / О. Н. Давиденко, С. А. Невский, Т. М. Лысенко, С. И. Гребенюк // Известия Саратов. ун-та. Серия Химия. Биология. Экология. – 2015. – Т. 15, № 4. – С. 99–106.
76. Дажо, Р. Основы экологии / Р. Дажо. – М.: Прогресс, 1975. – 415 с.
77. Демидов, А. С. Вопросы теории и методы интродукции растений, разработанные в Главном Ботаническом саду им. Н. В. Цицина РАН / А. С. Демидов, С. А. Потапова // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века. Материалы всесоюзн. конф. – Петрозаводск, 2008. – С. 222–224.
78. Джалалова, М. И. Формирование прибрежного растительного экотона в условиях нестабильного уровня Каспийского моря / М. И. Джалалова // Аридные экосистемы. – 2009. – Т. 17, № 4. – С. 70–75.
79. Дзыбов, Д. С. Управление интродукцией ксерофильных растительных сообществ в условиях усиления аридизации климата / Д. С. Дзыбов // Экологический вестник Северного Кавказа. – Краснодар, 2007. – Т. 3, № 3. – С. 14–18.
80. Дидух, Я. П. Экотопы массива Кызылташ (юго-восточная часть Горного Крыма) / Я. П. Дидух, О. Л. Кузьманенко // Заповедники Крыма – 2007: материалы IV международной научно-практической конференции (Симферополь, 2 ноября 2007г.). Ботаника. Общие вопросы охраны природы. – Симферополь, 2007. – Ч. 1. – С. 50–57.
81. Димеева, Л. А. Закономерности первичных сукцессий каспийского побережья / Л. А. Димеева // Аридные экосистемы. – 2011. – Т. 17, № 3(48). – С. 49–63.
82. Дмитриев, П. П. О связи некоторых кустарников степей Монголии с поселениями млекопитающих / П. П. Дмитриев // Журн. общ. биол. – 1985. – Т. 46, вып. 5. – С. 661–669.
83. Доскач, А. Г. О генезисе рельефа Волго-Уральского междуречья / А. Г. Доскач // Труды Института географии. – М.: Изд-во АН СССР, 1956. – Т. 96, вып. 16. – С. 16–123.

84. Доспехов, Б. А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований) / Б. А. Доспехов // 4-е изд., перераб. и доп. – М.: Колос, 1979. – 416 с.
85. Драгавцев, В. А. О «пропастях» между генетикой и селекцией растений и путях их преодоления / В. А. Драгавцев // Идентифицированный генофонд растений и селекция. – СПб., 2005. – С. 13–19.
86. Ефимов, В. М. Многомерный анализ биологических данных / Ефимов В. М., Ковалева В. Ю. // Учебное пособие. 2-е изд. – СПб.: ВИЗР, RIZO-печать, 2008. – 102 с.
87. Ефремов, И. А. Палеонтологические исследования в Монгольской Народной Республике (предварительные результаты экспедиций. 1946, 1948, 1949 гг.) / И. А. Ефремов // Тр. Монгольск. комисс. АН СССР. – 1954. – Вып. 59. – С. 3–32.
88. Железниченко, Т. В. Эффективность использования метода эмбриокультуры для преодоления покоя семян *Nitraria sibirica* (Nitrariaceae) / Т. В. Железниченко, Т. И. Новикова, Е. В. Банаев. // Растительный мир Азиатской России. – Новосибирск, 2016. – № 4(24). – С. 56–62.
89. Жемчужников, Е. А. Солеустойчивые древесные и кустарниковые породы для защитного лесоразведения / Е. А. Жемчужников // Лес и степь. – 1951. – № 1. – С. 42–47.
90. Животовский, Л. А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений / Л. А. Животовский // Экология. – 2001. – № 1. – С. 3–7.
91. Жукова, Л. А. Программа и методические подходы к популяционному мониторингу растений / Л. А. Жукова, Л. Б. Заугольнова, В. Г. Мичурин, В. Г. Онопченко, Н. А. Торопова, А. А. Чистякова // Биол. науки. – 1989. – № 12. – С. 65–75.
92. Завадский, К. М. Вид и видообразование / К. М. Завадский. – Л.: Наука, 1968. – 396 с.
93. Закс, Л. Статистическое оценивание / Л. Закс // Пер. с нем. В.Н. Варыгина. – М.: Статистика, 1976. – 598 с.
94. Зактрегер, И. Я. Летучие пески и глины степей и полупустынь Закавказья / И. Я. Зактрегер // Сб. Борьба с песчаными заносами на железных дорогах. – М., 1929. – С. 70–131.
95. Залетаев, В. С. Жизнь в пустыне / В. С. Залетаев – М.: Мысль, 1976. – 269 с.
96. Залибеков, З. Г. Почвы Дагестана / З. Г. Залибеков. – М., 2010. – 243 с.
97. Захаров, Л. З. Кучевые пески на солончаках Дагестана / Л. З. Захаров // Природа. – 1948. – № 9. – С. 55–56.
98. Захарьева, О. И. Хромосомные числа некоторых дикорастущих видов цветковых растений Средней Азии / О. И. Захарьева, С. Б. Астанова // Доклады Академии наук Таджикской ССР. – 1968. – Т. 11, № 11. – С. 72–75.

99. Зеленая Книга Сибири: редкие и нуждающиеся в охране растительные сообщества. – Новосибирск, 1996. – 396 с.
100. Зеленцов, С. В. К вопросу изменения климата Западного Предкавказья / С. В. Зеленцов, А. С. Бушнев // Научно-техн. бюлл. Всероссийск. НИИ масличных культур. – 2006. – Вып. 2(135). – С. 79–92.
101. Зироян, А. Н. О семенах пустынных и полупустынных фитоценозов Армении / А. Н. Зироян // Актуальные проблемы гуманитарных и естественных наук. – М., 2017. – № 4(1). – С. 49–53.
102. Злобин, Ю. А. Виталитетная структура – важный тип дифференциации популяций растений / Ю. А. Злобин // Экология популяций. – М., 1988. – Ч. 1. – С. 28–30.
103. Злобин, Ю. А. Популяции редких видов растений. Теоретические основы и методика изучения / Ю. А. Злобин, В. Г. Скляр, А. А. Клименко // Биологические дисциплины. Ботаника. – Сумы: Университетская книга, 2013. – 431 с.
104. Зонн, С. В. Почвы Дагестана / С. В. Зонн // В кн.: Сельское хоз-во Горного Дагестана. – М.-Л.: АН СССР, 1940. – С. 97–156.
105. Ибрагимов, А. А. Алкалоиды *Nitraria sibirica* / А. А. Ибрагимов, З. Османов, М. Р. Ягудаев., С. Ю. Юнусов // Химия природных соединений. – 1983. – № 2. – С. 213–216.
106. Иванов, А. Л. Структура и принципы построения Красной книги федерального уровня / А. Л. Иванов // Биологическое разнообразие Кавказа: матер. VI Международной конференции. – Нальчик, 2004. – С. 130–132.
107. Ильин, М. М. Нитрария и происхождение флоры пустынь / М. М. Ильин // Природа, раздел Ботаника. – 1944. – С. 116–118.
108. Ильин, М. М. Флора пустынь Центральной Азии / М. М. Ильин // Материалы по истории флоры и растительности. – 1958. – Т. 3. – 192 с.
109. Ильина, В. Н. Исследования ценотических популяций растений (Фитоценопопуляций) в Самарской области / В. Н. Ильина // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. – 2010. – Т. 19, № 3. – С. 99–121.
110. Ишмуратова, М. М. Семена травянистых растений: особенности латентного периода, использование в интродукции и размножении in vitro / М. М. Ишмуратова, К. Г. Ткаченко. – Уфа: Изд-во Гилем, 2009. – 116 с.
111. Каверин, В. С. Перспективные улучшения экологической обстановки на осушившемся дне Аральского моря методами лесомелиорации / В. С. Каверин, А. Б. А. Салимов // Новости науки Казахстана. – Алматы, 2000. – № 1. – С. 13–21.
112. Камелин, Р. В. Флора Сырдарьинского Каратау / Р. В. Камелин. – Л.: Наука, 1990. – 154 с.

113. Канищев, С. Н. Пространственные закономерности размещения галофитных ассоциаций приозерной террасы Эльтонской котловины / С. Н. Канищев // Вестник Волгоградского государственного университета. Серия 11: Естественные науки. – Волгоград, 2014. – Т. 7, № 1. – С. 35–40.
114. Катышевцева, В. Г. Смена растительного покрова на северном побережье Каспийского моря / В. Г. Катышевцева // Труды Института ботаники АН КазССР. – Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1960. – Вып. 8. – С. 43–85.
115. Келлер, Б. А. Явления крайней солеустойчивости у высших растений в дикой природе и проблема приспособления / Б. А. Келлер // Сборн. «Растение и среда», АН СССР, – М.-Л., 1940. – Т. 1. – С. 193–215.
116. Киреевский, И. Флора наших среднеазиатских владений, по алфавитному порядку туземных названий растений / И. Киреевский. – СПб., 1874. – 198 с.
117. Кириченко, Н. Г. Растительность и кормовые ресурсы Волжско-Уральских песков Северного Прикаспия / Н. Г. Кириченко // Труды Института ботаники АН КазССР. – Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1959. – Т. 6. – С. 3–73.
118. Кияк, В. Г. Особенности возрастной структуры ценопопуляций и онтогенеза горных растений Карпат / В. Г. Кияк, Ю. И. Кобив, Н. И. Сварник // Тезисы докладов Всесоюзного совещания. – М., 1988. – С. 227–229.
119. Клинкова, Г. Ю. Мониторинг и оценка состояния ценных ботанических объектов / Г. Ю. Клинкова, Н. А. Супрун, А. В. Луконина // Популяции редких видов растений: учеб.-методич. пособие. – Волгоград, 2010. – Ч. I. – 62 с.
120. Комаров, В. Л. Введение к флорам Китая и Монголии. О видах и распространении рода *Nitraria* (Schober) L. (De *Nitraria* Genere) / В. Л. Комаров // Труды Главного ботанического сада. – М.-Л., 1908. – Т. 29, № 1. – С. 137–158.
121. Кондратьев, К. Я. Глобальный климат / К. Я. Кондратьев. – СПб: Наука, 1992. – 358 с.
122. Конспект флоры Кавказа в 3 томах. / Отв. ред. акад. А. Л. Тахтаджян – М.-СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2003. – Т. 1. – 204 с.; 2006. – Т. 2. – 467 с.; 2008. – Т. 3(1). – 469 с.; 2012. – Т. 3(2). – 624 с.
123. Концепция перехода Российской Федерации к устойчивому развитию // Указ Президента Российской Федерации от 1 апреля 1996 года, № 440.
124. Корженевский, В. В. Растительность бедлендов Крыма / В. В. Корженевский, А. А. Клюкин // Экология. – 1989. – № 6. – С. 26–33.
125. Корженевский, В. В. Синтаксономическая схема и типология местообитаний Азовского и Черноморского побережий Крыма / В. В. Корженевский // Труды Никит. ботан. сада. – 2001. – Т. 120. – С. 107–124.

126. Коровин, Е. П. Очерки по истории развития растительности Средней Азии. Пустыня Бедпак-Дала (Центральный Казахстан) / Е. П. Коровин // Бюлл. САГУ. – 1935. – Вып. 20, № 4. – 36 с.
127. Коропачинский, И. Ю. Арборифлора Сибири / И. Ю. Коропачинский. – Новосибирск: Академическое изд-во "Гео", 2016. – 578 с.
128. Корчагин, А. А. Внутривидовой (популяционный) состав растительных сообществ и методы его изучения / А. А. Корчагин // Полевая геоботаника. – М.-Л.: Наука, 1964. – Т. 3. – С. 63–131.
129. Корчиков, Е. С. Предложения к Красной книге Самарской области / Е. С. Корчиков, Ю. В. Макарова, Н. В. Прохорова, Н. М. Матвеев, Т. И. Плаксина // Раритеты флоры Волжского бассейна. – Тольятти: Кассандра, 2009. – С. 90–96.
130. Косулина, Л. Г. Физиология устойчивости растений к неблагоприятным факторам среды / Л. Г. Косулина, Э. К. Луценко, В. А. Аксенова. – Ростов-на-Дону: изд-во Ростовского университета, 1993. – 240 с.
131. Котов, М. И. Генезис солонцово-солончакового комплекса в Закавказье / М. И. Котов // Советская ботаника. – 1938. – № 3. – С. 80–84
132. Красная Книга Армении (Растения) / Под ред. К. Г. Таманян, Г. М. Файвуш, Ж. А. Варданян, Т. С. Даниелян. – Ереван, 2010. – 598 с.
133. Красная книга Волгоградской области: Растения и другие организмы / Под ред. О. Г. Барановой, В. А. Сагалаева. – Волгоград: Издат-Принт, 2017. – Т. 2. – 268 с.
134. Красная книга Грузинской ССР Ред. и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений / Под ред. А. А. Качарава. – 1982. – 255 с.
135. Красная книга Омской области / Отв. ред. Г. Н. Сидоров, Н. В. Пликина. 2-е изд., перераб. и доп. – Омск: Изд-во ОмГПУ, 2015. – 636 с.
136. Красная книга Республики Дагестан. – Махачкала: Типография А4, ИП Джамалудинов, 2020. – 700 с.
137. Красная книга Республики Калмыкия. В 2-х томах. Том 2 / Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения растения и грибы. – Элиста: ЗАОр «НПП «Джангар», 2014. – 199 с.
138. Красная книга Республики Крым: Растения, водоросли и грибы / Отв. ред. А. В. Ена, А. В. Фатерыга. – Симферополь: Ариал, 2015. – 480 с.
139. 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. Ломоносова; Гл. ред колл.: Ю. П. Трутнев и др.; Сост. Р. В. Камелин и др. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. – 855 с.

140. Красная книга Ростовской области. Растения и грибы. – Ростов-на-Дону, 2014. – Т. 2. – 344 с.
141. Красная книга Самарской области. Редкие виды растений, лишайников и грибов. – Тольятти, 2007. – Т. 1. – 372 с.
142. Крашенинников, И. М. Основные пути развития растительности Южного Урала в связи с палеогеографией Северной Евразии в плейстоцене и голоцене / И. М. Крашенинников // Советская ботаника. – 1939. – Вып. 6–7. – С. 67–99.
143. Кременской, А. А. Материалы к биологии селитрянки / А. А. Кременской // Изв. АН Туркмен. ССР. – 1953. – № 5. – С. 86.
144. Кренке, Н. П. Теория циклического старения и омоложения растений в онтогенезе / Н. П. Кренке. – М., 1960. – 136 с.
145. Креславский, А. Г. Экологическая структура популяций и организация изменчивости / А. Г. Креславский // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1984. – Т. 89, вып. 5. – С. 50–63.
146. Криштофович, А. Н. Происхождение ксерофитных растительных формаций в свете палеоботаники / А. Н. Криштофович // Пустыни СССР и их освоение. – М.: Изд-во АН СССР, 1954. – Т. 11. – С. 583–596.
147. Крупенников, И. А. Солеустойчивость селитрянки (*N. schoberi* L.) в природных условиях / И. А. Крупенников // Ботанический журнал. – 1944. – № 2–3. – С. 62–71.
148. Кузнецов, Н. И. Нагорный Дагестан и значение его в истории развития флоры Кавказа / Н. И. Кузнецов // Известия русского географического общества. – 1910. – Т. 46. – С. 6–7.
149. Кузьмина, Ж. В. Влияние быстроменяющегося климата Приаралья на фитомелиорацию солончаков / Ж. В. Кузьмина, С. Е. Трешкин // Аридные экосистемы. – 2009. – Т. 15, № 3(39). – С. 46–58.
150. Кузьмина, Ж. В. Результаты многолетнего мониторинга развития голофитных растений на солончаках приаралья / Ж. В. Кузьмина, С. Е. Трешкин // Аридные экосистемы. – 2011. – Т. 17, № 3(48). – С. 23–37.
151. Культиасов, М. В. Экологические основы интродукции растений природной флоры / М. В. Культиасов // Тр. ГБС. – 1963. – Вып. 9. – С. 54–65.
152. Купчак, Т. В. Количественное определение антоцианов в надземной части гибридной формы *Zeamaus* L. / Т. В. Купчак, Л. А. Николаева, Л. Л. Шимолина // Растительные ресурсы. – 1995. – Вып. 3. – С. 105–111.
153. Лавренко, Е. М. О некоторых основных задачах изучения географии и истории растительного покрова субаридных и аридных районов СССР и сопредельных стран / Е. М. Лавренко // Ботанический журнал. – 1965. – № 9. – С. 1260–1267.

154. Лавренко, Е. М. Об охране ботанических объектов в СССР / Е. М. Лавренко // Вопросы охраны ботанических объектов. – Л.: Наука, 1971. – С. 6–13.
155. Лазарева, В. Г. Сохранение природного разнообразия республики Калмыкия / В. Г. Лазарева, П. Д. Очирова, В. В. Сератирова, Д. А. Болдырева // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – Самара, 2012. – Т. 14, № 1(4). – С. 1039–1042.
156. Ламакин, Н. В. Геоморфология Юго-Западных Кизыл-Кумов / Н. В. Ламакин // Сб. Кара-Калпакия. – 1936. – Т. 1. – 193 с.
157. Лебедев, Ю. П. Шорово-бугристые солончаковые комплексы, их генезис и эволюция / Ю. П. Лебедев // Почвоведение. – 1949. – №4. – С. 228–240.
158. Лебедева, С. А. Состояние популяции *Nitraria sibirica* Pallas (семейство Nitrariaceae) на территории заказника «Трехозерки» в 2015г. / С. А. Лебедева // Сборник материалов «Научные исследования в заповедниках и национальных парках Южной Сибири». – Новосибирск, 2016. – Вып. 6. – С. 33–35.
159. Левина, Р. Е. Репродуктивная биология семенных растений (Обзор проблемы) / Р. Е. Левина. – М.: Наука, 1981. – 95 с.
160. Луканенкова, В. К. Юго-восточный Памир как ботанический рефугиум / В. К. Луканенкова // Ботанический журнал. – 1964. – Т. 49, № 1. – С. 21–30.
161. Лукьянович, Ф. К. Жуки рода *Rhaebus* и их связь с *Nitraria* / Ф. К. Лукьянович // В сб.: Президенту Акад. Наук В. Л. Комарову. – 1939. – С. 546–566.
162. Лысенко, Т. М., Митрошенкова А. Е. Растительность засоленных гидроморфных экотопов озер Эльтон и Баскунчак (Волгоградская и Астраханская области) / Т. М. Лысенко, А. Е. Митрошенкова // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – Самара, 2011. – Т. 13, № 1–4. – С. 863–870.
163. Львов, П. Л. Леса Дагестана (низовые и предгорные) / П. Л. Львов. – Махачкала: Дагестанское книжное изд-во, 1964. – 203 с.
164. Любарский, Е. Л. Механизмы воздействия экологических факторов популяции растений / Е. Л. Любарский // Популяции растений: принципы организации и проблемы охраны природы: Мат. Всесоюз. конф. – Йошкар-Ола, 1991. – С. 10–11.
165. Лява, Я. И. Род *Nitraria* L. в Туркменистане / Я. И. Лява // Изв. Туркменского филиала АН СССР. – 1948. – № 1. – С. 54–57.
166. Магомедмирзаев, М. М. Количественная оценка факторов изменчивости размерных признаков в популяциях растений (на примере алычи) / М. М. Магомедмирзаев, Н. Г. Гасанова // Генетика и эволюция природных популяций растений. – Махачкала, 1975. – С. 26–36.

167. Магомедмирзаев, М. М. Вместо предисловия: пути формирования популяционной биологии / М. М. Магомедмирзаев // Проблемы эволюционной и популяционной генетики. – Махачкала: ДагФАН СССР, 1978. – С. 3–5.
168. Магомедмирзаев, М. М. Введение в количественную морфогенетику / М. М. Магомедмирзаев. – М.: Наука, 1990. – 230 с.
169. Магомедов, М.-Р. Д. Специфические черты организации кустарниковых сообществ и их функциональная роль в мозаичности почвенно-растительного покрова аридных территорий северо-западного Прикаспия / М.-Р. Д. Магомедов, М. М.-Р. Магомедов // Труды института Геологии Дагестанского НЦ РАН. – Махачкала, 2014. – № 63. – С. 162–168.
170. Мазная, Е. А. Структура и продуктивность надземной фитомассы ценопопуляций *Vaccinium myrtillus* L. и *V. vitis-idaea* L. в сосняках кустарничково-лишайниковых (кольский полуостров) / Е. А. Мазная // Растительные ресурсы. – 2001. – Т. 37, № 1. – С. 15–22.
171. Мазуренко, М. Т. Структура и морфогенез кустарников / М. Т. Мазуренко, А. П. Хохряков. – М.: Наука, 2010. – 158 с.
172. Максимович, К. И. Научные результаты путешествий Н. М. Пржевальского по Центральной Азии / К. И. Максимович // Отд. бот., Перечень растений Монголии и прилегающих частей Китайского Туркестана. – СПб., 1889. – Т. 2. – 14 с.
173. Малеев, В. П. Теоретические основы акклиматизации / В. П. Малеев. – Л.: Сельх. издат, 1933. – 160 с.
174. Малиновский, К. А. О границах природных популяций растений / К. А. Малиновский, И. В. Царик, Г. Г. Жилиев // Журн. общей биологии. – 1988. – Т. 49, № 1. – С. 46–57.
175. Мамаев, С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере сем. Pinaceae на Урале) / С. А. Мамаев. – М.: Наука, 1973. – 284 с.
176. Мамаев, С. А. Особенности внутривидовой изменчивости морфологических признаков у различных представителей ряда *Rubus* на Урале / С. А. Мамаев, Н. М. Чуйко // Исследование форм внутривидовой изменчивости растений. – 1981. – С. 52–59.
177. Мамедов, Э. Ю. Опыт выращивания галофитов на засоленных землях / Э. Ю. Мамедов, П. Э. Эсенов, М. Х. Дуриков, Н. Е. Зверев, С. К. Цуканов // Нац. ин-т пустынь, растительного и животного мира Министерства охраны природы Туркменистана. – Ашхабад, 2009. – 44 с.
178. Марков, М. В. Популяционная биология растений (учебно-методическое пособие) / М. В. Марков. – Казань: Изд-во КГУ, 1986. – 108 с.

179. Мартыненко, В. Б. Зеленые книги: концепции, опыт, перспективы / В. Б. Мартыненко, Б. М. Миркин, Э. З. Баишева, А. А. Мулдашев, Л. Г. Наумова, П. С. Широких, С. М. Ямалов // Успехи современной биологии. – 2015. – Т. 135, № 1. – С. 40–51.
180. Методические указания по ведению Красной книги субъекта Российской Федерации // под ред. В. Е. Присяжнюк. – М., 2004. – 46 с.
181. Методы изучения лесных сообществ. – СПб.: НИИ Химии СПбГУ, 2002. – 240 с.
182. Миркин, Б. М. Современная наука о растительности / Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова, А. И. Соломещ. – М.: Логос, 2000. – 264 с.
183. Миронова, Л. П. Полуостров Меганом в Юго-Восточном Крыму (природные условия, флора, растительность) / Л. П. Миронова, В. Г. Шатко // Геополитика и экогеодинамика регионов. – Симферополь, 2013. – Т. 9, № 2–2. – С. 26–64.
184. Моренко, М. О. Галофиты Алтайской горной системы на примере семейства маревые (*Chenopodiaceae*) / М. О. Моренко // Вестник ТГУ. – 2007. – № 298. – С. 222–223.
185. Муратова, Е. Н. Кариологическое изучение некоторых представителей *Nitraria* L. / Е. Н. Муратова, О. В. Квитко, Е. В. Бакаев, Ц. Ч. Чжан, Г. Ван // Ботанический журнал. – 2011. – Т. 96, № 1. – С. 108–115
186. Мурзаев, Э. М. Природа Синьцзяна и формирование пустынь Центральной Азии / Э. М. Мурзаев // Изд-во Наука. – 1966. – 381 с.
187. Муртазалиев, Р. А. Конспект флоры Дагестана / Р. А. Муртазалиев. – Махачкала: Изд. дом «Эпоха», 2009. – Т. 1. – 320 с.
188. Муртазалиев, Р. А. Конспект флоры Дагестана / Р. А. Муртазалиев. – Махачкала: Изд. дом «Эпоха», 2009. – Т. 2. – 248 с.
189. Муртазалиев, Р. А. Конспект флоры Дагестана / Р. А. Муртазалиев. – Махачкала: Изд. дом «Эпоха», 2009. – Т. 3. – 304 с.
190. Муртазалиев, Р. А. Конспект флоры Дагестана. Р. А. Муртазалиев. – Махачкала: Изд. дом «Эпоха», 2009. – Т. 4. – 232 с.
191. Найданов, Б. Б. Флора засоленных местообитаний Юго-Западного Забайкалья: кормовая оценка / Б. Б. Найданов // Вестник КрасГАУ. – 2009. – № 11. – С. 39–43.
192. Неверова, О. А. Оценка адаптивного потенциала *Betula pendula* Roth. в условиях преобладающего влияния выбросов промзоны г. Кемерово / О. А. Неверова, А. А. Быков // Современные проблемы науки и образования. – 2015. – № 2–1. URL: <http://www.scienceeducation.ru/ru/article/view?id=18411> (дата обращения: 13.04.2018).
193. Нечаева, Н. Т. Влияние состава жизненных форм на урожайность пустынных пастбищ / Н. Т. Нечаева // Пастбища и сенокосы СССР. – М.: Колос, 1974. – С. 111–123.

194. Никитин, С. А. Растительность восточной части Прикаспийской низменности / С. А. Никитин // Пустыни СССР и их освоение. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1954. – Т. 2. – С. 216–263.
195. Николаев, В. А. Ландшафтный феномен соляно-купольной тектоники в полупустынном Приэльтонье / В. А. Николаев, И. В. Копыл, Н. В. Пичугина // Вестник Московского университета. Серия 5, География. – 1998. – № 2. – С. 35–39.
196. Николаева, М. Г. Биология семян / М. Г. Николаева, И. В. Лязгунова, Л. М. Поздова. – СПб., 1999. – 232 с.
197. Новикова, Т. И. Сохранение редких и полезных растений в коллекции Центрального сибирского ботанического сада / Т. И. Новикова, А. Ю. Набиева, Т. В. Полубоярова // Вестн. ВОГиС. – 2008. – Т. 12, № 4. – С. 564–572.
198. Обручев, В. А. Кучевые пески как особый тип песчаных скоплений / В. А. Обручев // Сб. в честь 70-летия Д. Н. Анучкина. – М., 1913. – 30 с.
199. Овчинников, П. Н. Основные направления видообразования в связи с происхождением типов растительности Средней Азии / П. Н. Овчинников // Сборник материалов юбилейной сессии АН Тадж. ССР, посвященной 25-летию республики. – Душанбе, 1955. – С. 107–140.
200. Одум, Ю. Экология / Ю. Одум. – М.: Мир, 1986. – 328 с.
201. Оловяннаякова, И. Н. Влияние искусственного микрорельефа на изменение растительного покрова и свойств солончаковых солонцов / И. Н. Оловяннаякова, М. Л. Сиземская // Повышение продуктивности полупустынных земель Северного Прикаспия. – М.: Наука, 1989. – С. 69–92.
202. Опустынивание земель и борьба с ним // Сб. ст. Междунар. научн. конф. – Абакан, 2007. – 327 с.
203. Османов, З. Алкалоиды *Nitraria sibirica* / З. Османов, А. А. Ибрагимов, С. Ю. Юнусов // Химия природ. соедин. – 1982. – № 1. – С. 126–127.
204. Палецкий, В. А. Защита нефтяных промыслов Нефте-Дага от песчаных заносов / В. А. Палецкий // Сб. Проблемы Туркмении. – 1934. – Т. 1.
205. Панкова, Е. И. Природное и антропогенное засоление почв бассейна Аральского моря / Е. И. Панкова, И. П. Айдаров, И. А. Ямнова, А. Ф. Новикова, Н. С. Благоволин // Почвенный институт им. В. В. Докучаева. – М.: 1996. – 187с.
206. Паутов, А. А. Закономерности филломорфогенеза вегетативных органов растений / А. А. Паутов. – СПб.: изд-во СПб. ун-та, 2009. – 220 с.
207. Пересторонина, О. Н. Научные основы охраны редких и исчезающих видов флоры Кировской области / О. Н. Пересторонина, Н. П. Савиных // Фундаментальные и прикладные

проблемы ботаники в начале XXI века. Материалы всесоюзн. конф. – Петрозаводск, 2008. – С. 374–376.

208. Петров, Б. М. К систематике и географии селитрянок (*Nitraria* L.) Азии / Б. М. Петров // История флоры и растительности Азии. – Л., 1972. – С. 156–164.

209. Петров, М. П. Подвижные пески Союза ССР и борьба с ними / М. П. Петров. – М., Географгиз. – 1950. – 454 с.

210. Петров, М. П. Хозяйственное значение селитрянок / М. П. Петров // Изв. АН Туркмен. ССР. – 1964. – № 2. – С. 41–45.

211. Петрова, И. В. Изоляция и фенотипическая Дифференциация равнинных и горных популяций сосны обыкновенной в северной Евразии / И. В. Петрова, С. Н. Санников // Генетические и экологические исследования в лесных экосистемах. – Екатеринбург, 2001. – 73 с.

212. Пешкова, Г. А. Семейство Nitrariaceae – Селитрянковые / Г. А. Пешкова // Флора Сибири. – Новосибирск, 1996. – Т. 10. – С. 34–35.

213. Понятовская, В. М. К вопросу о семенном возобновлении растений в степных фитоценозах / В. М. Понятовская // Тр. Бот. ин АН СССР. Серия Геоботаника. – 1951. Вып.3. – С. 5–28.

214. Попов, М. Г. Основные черты истории развития флоры Средней Азии / М. Г. Попов // Бюлл. САГУ. – Ташкент, 1927. – № 15. – С. 239–292.

215. Попов, М. Г. Сем. Zygophyllaceae L. – Парнолистниковые / М. Г. Попов // Флора Узбекистана. – Ташкент: Изд-во АН УзССР, 1959. – Т. 4. – С. 48–62.

216. Прежевальский, Н. М. Монголия и страна тангутов / Н. М. Прежевальский. – 1875. – 297 с.

217. Программа и методика сортоизучения плодовых, ягодных и орехоплодных культур / Под общей редакцией академика РАСХН Е. Н. Седова и докт. с-х. н. Т. П. Огольцовой. – Орел: Изд-во Всероссийского научно-исследовательского института селекции плодовых культур, 1999. – 608 с.

218. Прокопьева, Л. В. Онтогенез брусники обыкновенной / Л. В. Прокопьева, Н. В. Глотов, Л. А. Жукова // Онтогенетический атлас лекарственных растений: учеб. пособие. – Йошкар-Ола: Мар. Гос. Ун-т., 2000. – С. 39–46

219. Путенихин, В. П. Изменчивость шишек и семян лиственницы Сукачева в географических культурах / В. П. Путенихин // Бюлл. Главного ботан. сада. – 1990. – Вып. 158. – С. 45–53.

220. Работнов, Т. А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии / Т. А. Работнов // Пробл. ботаники. – М.: Изд-во АН СССР, 1950. – Вып. 1. – С. 465–483.

221. Работнов, Т. А. Некоторые вопросы изучения ценотических популяций / Т. А. Работнов // Бюлл. МОИП. – 1969. – Т. 74, № 1. – С. 141–149.
222. Ростова, Н. С. Корреляционный анализ в популяционных исследованиях / Н. С. Ростова // Экология популяций: Структура и динамика. – 1991. – С. 68–86.
223. Ротшильд, Е. В. Азотолюбивая растительность пустыни и животные / Е. В. Ротшильд. – М.: МГУ, 1968. – 205 с.
224. Ру, К. М. Краткосрочное и долговременное воздействие NaCl на физиологические и биохимические характеристики листьев настоящего мангрового растения (*Kandelia candel*) / К. М. Ру, К. Сяо, П. Лин, З. М. Пей, Х. Л. Чженг // Физиология растений. – 2009. – № 3. – С. 403–409.
225. Рубцов, Н. И. К познанию бородачевых ценозов СССР / Н. И. Рубцов // Бюлл. МОИП. – М., 1948. – Т. 53, вып. 4. – С. 83–89.
226. Румянцева, А. С. Развитие корневой системы селитрянки (*Nitraria schoberi*) / А. С. Румянцева // Изв. АН Туркмен. ССР. – 1953. – № 5. – С. 87–89.
227. Румянцева, А. С. Кустарники-галофиты, их экология и возможность использования в агролесомелиорации засоленных песков / А. С. Румянцева // Тр. ин-та земледелия АН ТССР. – 1959. – Т. 2.
228. Рупрехт, Ф. И. Предварительный отчет о путешествии на Кавказе в 1860-1861 гг. / Ф. И. Рупрехт // Зап. Ак. наук. – 1862. – № 1. – С. 124–133.
229. Русанов, Ф. Н. Новые методы интродукции растений / Ф. Н. Русанов // Бюлл. ГБС. – 1950. – Вып. 7. – С. 43–72.
230. Рухленко, И. А. Сообщества нового класса Nitrarietea schoberi на территории Туркмении и Узбекистана / И. А. Рухленко // Известия Самарского научного центра РАН. – 2008. – Т. 10, № 2(25). – С. 113–118.
231. Рыфф, Л. Э. Редкие биоты эрозионно-денудационных ландшафтов Юго-восточного Крыма / Л. Э. Рыфф // Бюллетень ГНБС. – Ялта, 2017. – Вып. 124. – С. 61–71
232. Саксонов, С. В. Обзор предложений по совершенствованию списка охраняемых таксонов Самарской области. Виды, рекомендуемые для внесения в Красную книгу / С. В. Саксонов, С. А. Сенатор, Н. С. Раков, В. М. Васюков, А. В. Иванова // Известия Самарского научного центра РАН. – Самара, 2012. – Т. 14, № 1(7). – С. 1844–1849.
233. Сальников, А. Л. Динамика флоры города Астрахани и его окрестностей за последние 100 лет / А. Л. Сальников, В. Н. Пилипенко, А. М. Нигметова // Вестник Оренбургского государственного университета. – Оренбург, 2005. – № 6(44). – С. 127–131.
234. Самылина, И. А. Фармакогнозия / И. А. Самылина, О. Г. Аносова // Атлас. – М.: ГЭОТАР-Медиа, 2007. – Т. 1. – 192 с.

235. Санников, С. Н. Дифференциация популяций сосны обыкновенной / С. Н. Санников, И. В. Петрова. – Екатеринбург: УрО РАН, 2003. – 248 с.
236. Сапанов, М. К. Экология лесных насаждений в аридных регионах / М. К. Сапанов. – Тула: Гриф и К., 2003. – 248 с.
237. Сафронова, И. Н. Фитоэкологическое картографирование Северного Прикаспия / И. Н. Сафронова // Геоботаническое картографирование 2001–2002. – СПб, 2002. – С. 44–65.
238. Сафронова, И. Н. Зональные закономерности растительного покрова равнин Европейской России и их отображение на карте/ И. Н. Сафронова, Т. К. Юрковская // Ботанический журнал. – 2015. – Т. 100, № 11. – С. 1121–1141.
239. Сафронова, И. Н. О полукустарничковом подтипе степного типа растительности / И. Н. Сафронова // Труды XIV съезда Русского ботанического общества и конференции «Ботаника в современном мире». – Махачкала, 2018. – Т. 2. – С. 129–131.
240. Селянинов, Г. Т. Климатические аналоги Черноморского побережья Кавказа / Г. Т. Селянинов // Тр. прикл. бот., генет., сел. – 1928–1929. – Т. 21. – С. 57–73.
241. Серова, Л. А. Семейство парнолистниковые (Zygophyllaceae SSL.) в гербарии УНЦ «Ботанический сад» СГУ (SARBG.) / Л. А. Серова, И. В. Шилова, Н. А. Петрова // Бюллетень Ботанического сада Саратовского государственного университета. – Саратов, 2014. – № 12. – С. 31–33.
242. Сикура, И. И. Сохранение биологического разнообразия ex situ (in vivo, in vitro, банк семян) растений природных и культурных флор / И. И. Сикура, А. В. Миролюбов, П. Д. Майстров, А. И. Пожилова, В. Б. Куксова // Биологическое разнообразие. Интродукция растений. Тез. докл. научн. конф. (12–15 декабря 1995 г., Санкт–Петербург). – СПб, 1995. – С. 11–12.
243. Синецын, В. М. Палеогеография Азии / В. М. Синецын. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1962. – С. 1–166.
244. Синская, Е. Н. Учение о виде и таксонах / Е. Н. Синская. – Л.: Изд-во ВАСХНИЛ, 1961. – 46 с.
245. Смирнов, Ю. С. Интродукционный метод сохранения биоразнообразия / Ю. С. Смирнов, Л. М. Поздова // Биологическое разнообразие. Интродукция растений. Материалы второй междунар. конф. – СПб, 1999. – С. 14–20.
246. Соломещ, А. И. Продромус и диагностические виды высших единиц растительности территории бывшего СССР / А. И. Соломещ // Наука о растительности: история и современное состояние основных концепций. – Уфа, 1998. – С. 335–406.
247. Сосков, Ю. Д. Род *Calligonum* L. – Жузгун (систематика, география эволюция, интродукция) / Ю. Д. Сосков. – Новосибирск: РИЦ СибНСХБ, 2011. – 362 с.

248. Сохадзе, М. Е. Корневые системы компонентов основных бородачевых фитоценозов: автореферат дис. на соискание ученой степени кандидата биологических наук / М. Е. Сохадзе. – Тбилиси: Акад. наук Груз. ССР, 1950. – 14 с.
249. Сохадзе, Е. В. О биологических особенностях бородача и структуре бородачевых сообществ Кавказа / Е. В. Сохадзе, М. Е. Сохадзе // Бюлл. МОИП. –1952. – Вып. 57. – С. 49–60.
250. Степанова, Н. Ю. Материалы по флоре бугров Бэра западных подстепных ильменей дельты р. Волги / Н. Ю. Степанова, А. Н. Сорокин, В. В. Бондарева // Вестник Волжского университета им. В.Н. Татищева. – Тольятти, 2012. – № 4(13). – С. 111–114.
251. Стратегия сохранения редких и находящихся под угрозой исчезновения видов животных, растений и грибов в Российской Федерации на период до 2030 года (Утв. распоряжением Правительства РФ от 17 февраля 2014 г. № 212).
252. Страхов, Н. М. Основы теории литогенеза / Н. М. Страхов. – М.: Изд-во АН СССР, 1960. – Т. 1. – 212 с.
253. Сугоняев, Е. С. О географическом распространении и пищевых связях растительных хальцид из подсем. *Mogolocampinae sugonjaev* (Hymenoptera, Chalcidoidea, Tetracampidae) живущих на селитрянке (*Nitraria* spp.) с описанием их преимагинальных стадий / Е. С. Сугоняев, Н. Д. Войнович // Энтомологическое обозрение. – СПб., 2003. – Т. 32, № 2. – С. 310–320.
254. Сумневич, Г. П. Дикорастущие пищевые растения Узбекистана / Г. П. Сумневич. – Ташкент, Изд. Узбекстанского филиала АН СССР, 1942. – 104 с.
255. Тайсумов, М. А. Обновленный список охраняемых и рекомендуемых к охране видов растений флоры Чеченской республики / М. А. Тайсумов // Вестник Академии наук Чеченской Республики. – Грозный, 2011. – № 1(14). – С. 69–73.
256. Тахтаджян, А. Л. Система и филогения цветковых растений / А. Л. Тахтаджян. – М.-Л., 1966.
257. Тимофеев-Ресовский, Н. В. Очерк учения о популяции / Н. В. Тимофеев-Ресовский, А. В. Яблоков, Н. В. Глозов. – М., 1973. – 277 с.
258. Ткачук, Т. Е. Динамика популяции *Nitraria sibirica* в окрестностях Торейских озер / Т. Е. Ткачук, М. В. Борзых // Природоохранное сотрудничество: Россия, Монголия, Китай. – 2010. – № 1. – С. 286–289.
259. Трифонова, В. И. Семейство селитрянковые (Nitrariaceae) / В. И. Трифонова // Жизнь растений. – 1981. – Т. 5, ч. 2. – С. 250–251.
260. Тумаджанов, И. И. Бук и буковые леса в Нагорном Дагестане / И. И. Тумаджанов // Труды Тбилис. ботан. ин-та. – 1940. – Т. 7. – С. 57–83.

261. Тумаджанов, И. И. Древняя пустыня в нагорном Дагестане / И. И. Тумаджанов // Ботанический журнал. – 1966. – Т. 51, № 6. – С. 784–791.
262. Умаров, М. У. Варьирование анатомических признаков древесины айланта высочайшего в связи с загрязнением атмосферы промышленными выбросами / М. У. Умаров // Труды региональной научно-практической конференции. – Махачкала, 1998. – С. 50–54.
263. Уранов, А. А. Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций / А. А. Уранов. – М.: Наука, 1968. – С. 3–8.
264. Уранов, А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов / А. А. Уранов // Научные доклады высшей школы, биол. науки. – 1975. – № 2. – С. 7–33.
265. Ушаков, В. П. О лабильных и стабильных признаках вида / В. П. Ушаков // Вестн. ЛГУ: Биология. – 1957. – Вып. 4, № 21. – С. 153–154.
266. Физиология растений / под ред. И.П. Ермакова. –2-е изд., испр. – М: Издательский центр «Академия», 2007. – 640 с.
267. Филиппченко, Ю. А. Изменчивость и методы ее изучения / Ю. А. Филиппченко. – М.: Наука, 1978. – 238 с.
268. Фирсов, Г. А. Первая ботаническая экспедиция в Нижнее Поволжье / Г. А. Фирсов, В. А. Сагалаев // Стрежень: науч. ежегод. – 2012. – № 10. – С. 78–82.
269. Хасаева, З. Б. Популяционные и интродукционные исследования рода *Corylus* L. в Дагестане: дисс... канд. биол. Наук: 03.00.16 / Хасаева Зульмира Багировна. – Махачкала, 2009. – 151 с.
270. Худяев, С. А. Почвенно-галогеохимические условия местообитаний видов рода *Nitraria* (Nitrariaceae) в южной части сибирского региона / С. А. Худяев, Е. В. Банаев // Сибирский экологический журнал. – 2012. – Т. 19, № 6. – С. 841–847.
271. Цвелев, Н. Н. Флора Восточной Европы / Н. Н. Цвелев. – СПб.: Мир и семья-95, 1996. – Т. IX. – 456 с.
272. Ценопопуляции растений: основные понятия и структура / отв. ред. А. А. Уранов, Т. И. Серебрякова. – М.: Наука, 1976. – 216 с. (А)
273. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) / О. В. Смирнова, Л. Б. Заугольнова, И. М. Ермакова. – М.: Наука, 1976. – 217 с. (Б)
274. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии) / Л. Б. Заугольнова, Л. А. Жукова, А. С. Комаров и др. – М., 1988. – 184 с.
275. Червона книга України. Рослинний світ // І.А. Акімов. Київ: «Глобалконсалтинг», 2009. – 600 с.

276. Чернодубов, А. И. Изменчивость морфолого-анатомических признаков сосны обыкновенно в островных борах юга Русской равнины / А. И. Чернодубов // Лесоведение. – 1994. – № 2. – С. 29–36.
277. Чиликина, Л. Н. Очерк растительности Дагестанской АССР и ее природных угодий / Л. Н. Чиликина // Труды отдела растительных ресурсов Дагестанского филиала АН СССР. – 1960. – Т. 2. – С. 8–88.
278. Чиликина, Л. Н. Карта растительности Дагестанской АССР / Л. Н. Чиликина, Е. В. Шифферс. – М.-Л.: АН СССР, 1962. – 95 с.
279. Чистякова, А. А. Структура почвенно-растительного покрова засоленных степных блюдеч лесостепи / А. А. Чистякова, Г. Р. Дюкова // Изв. Пензенского гос. пед. ун-та им. В. Г. Белинского. – 2010. – № 17. – С. 32–38.
280. Чопик, В. И. Редкие и исчезающие растения Украины/ В. И. Чопик // Справочник. – Киев: Наука, 1978. – 216 с.
281. Шакаримова, К. К. Фитохимическое исследование *Nitraria schoberi* L. (*Nitrariaceae*) произрастающей на территории Центрального Казахстана / К. К. Шакаримова, М. Ю. Ишмуратова, С. А. Ивасенко // Материалы XIX международного конгресса «Здоровье и образование в XXI веке» (18–20 декабря 2017, г. Москва). – М., 2017. – Т. 19. – С. 319–322.
282. Шатко, В. Г. Редкие виды растений на перспективных для заповедывания территориях Восточного Крыма / В. Г. Шатко // Материалы конференции «Особо охраняемые природные территории. Интродукция растений», (Воронеж, 25 июня 2014). – Воронеж, 2014. – С. 58–63.
283. Шварц, С. С. Экологические закономерности эволюции / С. С. Шварц. – М.: Наука, 1980. – 278 с.
284. Шеримбетов, С. Г. Классификация растений южной высохшей части дна Аральского моря / С. Г. Шеримбетов, У. П. Пратов, Р. С. Мухамедов // Вестник СПбГУ. – СПб., 2015. – Вып. 4. – С. 39–50.
285. Шмальгаузен, И. И. Факторы эволюции / И. И. Шмальгаузен. – М.: Наука, 1968. – 451 с.
286. Шурупова, М. Н. Популяционная биология редких видов *Saussurea* на Кузнецком Алатау / М. Н. Шурупова, Гуреева И. И., Некратова Н. А. // Проблемы ботаники южной Сибири и Монголии. – 2015. – № 14. – С. 512–517.
287. Эзау, К. Анатомия семенных растений / К. Эзау. – Москва: Мир, 1980. – 558 с.
288. Эльдаров, М. М. Климат Предгорного Дагестана / М. М. Эльдаров // Физическая география Предгорного Дагестана: межвузовский сб. науч. тр. – Ростов-на-Дону: РГПИ, 1984. – С. 53–64.

289. Юрицына, Н. А. Растительность засоленных почв Юго-Востока Европы и сопредельных территорий / Н. А. Юрицына. – Тольятти: Кассандра, 2014. – 164 с.
290. Юрцев, Б. А. Эколого-географическая структура биологического разнообразия и стратегия его учета и охраны / Б. А. Юрцев // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. – СПб, 1992. – С. 7–21.
291. Яблоков, А. В. Состояние исследований и некоторые проблемы фенетики популяций / А. В. Яблоков // Фенетика популяций. – Л.: Наука, 1982. – С. 3–14.
292. Якубов, Т. Ф. О кучевых песках в пустынном Заволжье / Т. Ф. Якубов // Известия Всесоюзного географического общества. – 1940. – Т. 72. – 124 с.
293. Ярошенко, П. Д. Смены растительного покрова Закавказья / П. Д. Ярошенко. – М., 1956. – 242 с.
294. Яшин, А. Я. Инжекционно-проточная система с амперометрическим детектором для селективного определения антиоксидантов в пищевых продуктах и напитках / А. Я. Яшин // Рос. хим. журн. – 2008. – Т. II. – С. 130–135.
295. Abd Elhalim, M. E. The anatomical features of the desert halophytes *Zygophyllum album* L.f. and *Nitraria retusa* (Forssk.) Asch. / M. E. Abd Elhalim, O. Kh. Abo-Alatta, S. A. Habib, O. H. Abd Elbar // Annals of Agricultural Sciences. – 2016. – Vol. 61, No 1. – P. 97–104. DOI: 10.1016/j.aos.2015.12.001
296. Abo El-Nil, M. M. Tissue culture of native plants in the developing countries / M. M. Abo El-Nil, A. Altman, M. Ziv // Acta Horticulturae. – 1997. – Vol. 47. – P. 507–513.
297. Ahmed, A. A. M. Ecophysiological Studies on Certain Wild Plants in Different Habitats in the Egyptian Deserts: Ph. D. Thesis / A. A. M. Ahmed // Faculty of Science, Ain Shams University. – Cairo, 2002. – P. 209.
298. Amin, S. A. Ecological Study on the Plant Life in Wadi El-Rayan area, El-Fayum-Egypt: Ph. D. Thesis, Fac. Sci. / S. A. Amin. – Cairo, 1998. – P. 219.
299. Amiraslani, F. Combating desertification in Iran over the last 50 years: An overview of changing approaches / F. Amiraslani, D. Dragovich // J. Environ. – Manage, 2011. – Vol. 92(1). – P. 1–13.
300. Ashraf, M. Photosynthesis under stressful environments: An overview (Review) / M. Ashraf, P. J. C. Harris // Photosynthetica. – 2013. – Vol. 51(2). – P. 163–190.
301. Ayyad, M. A. Salt marsh vegetation of the western Mediterranean desert of Egypt / M. A. Ayyad, R. E. M. El-Ghareeb // Vegetatio. – 1982. – Vol. 49. – P. 3–19.
302. Bakri, M. Alkaloids of *Nitraria sibirica* Pall. decrease hypertension and albuminuria in angiotensin II-salt hypertension / M. Bakri, Y. I. Yang, L. D. Chen, H. A. Aisa, M. H. Wang // Chinese Journal of Natural Medicines. – 2014. – Vol. 12, No 4. – P. 266–272.

303. Banaev, E. V. *Nitraria* Linnaeus, Syst. Nat. / E. V. Banaev // Proc. of Sino-Russian Science and Technology Cooperation – *Nitraria* Research and Development Seminar. – Baicheng, 2009. – P. 28–30.
304. Banaev, E. V. Flow cytometry analysis of the relative content of nuclear DNA in *Nitraria schoberi* L. seeds / E. V. Banaev, M. A. Tomoshevich, M. S. Voronkova // *Botanica Pacifica: a journal of plant science and conservation*. – 2018. – No 7(1). – P. 89–92. DOI: 10.17581/bp.2018.07113.
305. Bartling, T. Y. *Ordlnes naturales plantarum Gottingen* / T. Y. Bartling. – 1830.
306. Batanouny, K. H. Halophytes and halophytic plant communities in the Arab region: their potential as a resource for livestock and rehabilitation of degraded lands / K. H. Batanouny. – Netherlands: Kluwer Academic Publ., 1994. – P. 139–163.
307. Bohm, H. Flavonols, flavones and anthocyanins as native antioxidants of food and their possible role in the prevention of chronic diseases / H. Bohm, H. Boeing, J. Hempel, B. Raab, F. L. Kroke. – *Z. Ernährungs. Wissensch.*, 1998. – Vol. 37, No 2. – P. 147–163.
308. Boulos, L. *Flora of Egypt. Geraniaceae – Boraginaceae* / L. Boulos. – Cairo: Al Hadara Publishing, 2000. – Vol. 2. – P. 352.
309. Braun-Blanquet, J. *Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde* / J. Braun-Blanquet. – Wien-New York, 1964. – P. 865.
310. Chaieb, M. *Flore succincte et illustree des zones arides et sahariennes de Tunisie* / M. Chaieb, M. Boukhris // *Associations pour la protection de la nature et de lenvironnement*. – Sfax, 1998. – P. 290.
311. Chen, J. Salinity-induced changes in protein expression in the halophytic plant *Nitraria sphaerocarpa* / J. Chen, T. Cheng, P. Wang, W. Liu, J. Xiao, Y. Yang, X. Hu, Z. Jiang, S. Zhang, J. Shi // *Journal of Proteomics*. – 2012. – Vol. 75(17). – P. 5226–5243.
312. Chepinoga, V. V. *IAPT/IOPB chromosome data 8 ed.* K. Marhold / V. V. Chepinoga, A. A. Gnutikov, I. V. Enushchenko, S. A. Rosbakh // *Taxon*. – 2009. – Vol. 58, No 4. – P. 1281–1289.
313. Commander, L. E. Seed biology of Australian arid zone species: Germination of 18 species used for rehabilitation / L. E. Commander, D. J. Merritt, D. P. Rokich, K. W. Dixon // *Journal of Arid Environment*. – 2009. – Vol. 73, No 6–7. – P. 617–625.
314. Crisp, M. D. Age structure, distribution and survival under grazing of the arid-zone shrub *Acacia burkitii* / M. D. Crisp, R. T. Lange // *Oikos*. – 1976. – Vol. 27. – P. 86–92
315. Cronquist, A. *The Evolution and Classification of Flowering Plants* / A. Cronquist. // Botanical Garden. – New York, Bronx, 1988.
316. Dahlgren, G. An updated angiosperm classification / G. Dahlgren // *Botanical Journal of Linnean Society*. – 1989. – Vol. 100. – P. 197–203.

317. Daoud, H. Flora of Kuwait. Dicotyledoneae / H. Daoud. – London: KPI Limited, 1985. – Vol. I. – P. 224.
318. Dodd, R. S. Environmental gradients and population divergence contribute to variation in cuticular wax composition in *Juniperus communis* / R. S. Dodd, M. M. Poveda // Biochem. Syst. Ecol. – 2003. – Vol. 31. – P. 1257–1270.
319. El-Ghareeb, R. A. Study of the Vegetation-Environmental Complex of Saline and Marshy Habitats on the Northwestern coast of Egypt: Ph. D. Thesis, Fac. Sci. / R. A. El-Ghareeb. – Alexandria, 1975. – P. 199.
320. El-Shaer, H. M. Sustainable utilization of halophytic plant species as livestock fodder in Egypt. In: Salinity Problems and Halophyte Use: Water Management, Salinity and Pollution Control Towards Sustainable Irrigation in the Mediterranean Region / H. M. El-Shaer, H. Lieth, A. Hamdy, H. W. Koyro // Ciheam International Conference. – Valenzano-Bari, 1997. – P. 171–183.
321. Engler, A. Zygophyllaceae, Rutaceae, Simaroubacea, Burseraceae / A. Engler, K. Prantl // Die natürlichen Pflanzenfamilien. – Leipzig: Engelmann, 1931. – Vol. 19. – P. 144–184.
322. Erdtman, Y. Pollen morphology and plant taxonomy / Y. Erdtman. 1952.
323. Fahn, A. Xerophytes Encyclopedia of Plant Anatomy / A. Fahn, D. F. Cutler. – Berlin, 1992. – P. 176.
324. Flora Republicii populare Romine. – 1958. – Vol. 6. – P. 676.
325. **Gadzhiaev M. G.** Ecological and phytocenotic characteristics of plant communities of *Nitraria schoberi* L. in Dagestan / M. G. Gadzhiaev, Z. I. Abdurakhmanova // BIO Web of Conferences 43, 01017 (2022). VVRD 2021. <https://doi.org/10.1051/bioconf/20224301017>.
326. Gao, H. Analysis on the mineral elements in *Nitraria sibirica* Pall, and *Nitraria tangutorum* Bobr. in Tsaidam region / H. Gao, T. Li, Y. Suo. – Guangdong Weiliang Yuansu Kexue, 2002. – Vol. 9, No 8. – P. 52–54.
327. Geng, Q. Compared analysis of the nourishment composition in the fruits of *Nitraria sibirica* Pall. and *Nitraria tangutorum* Bobr. / Q. Geng, Sh. Du, Y. Shang, H. Zhang, C. Li, Y. Zhang // Shipin Keji. – 2008. – Vol. 3. – P. 101–103.
328. Gmelin, J. G. Flora Sibirica sive Historia plantarum Sibiriae / J. G. Gmelin // – Petropoli: Ex Typographia Academiae Scientiarum, 1749. – T. 2. – P. 237–240.
329. Grant, V. Plant speciation / V. Grant. – New York, 1981. – 563 p.
330. Haddi, M. L. Composition of different inocula to describe some halophyte shrubs using the gas-test. In: Recent Progress of Animal Production Science / M. L., Haddi, S. Filacorda, P. Susmel, G. Piva, G. Bertoni, F. Masoero, P. Bani, L. Calamari // Proceedings of the ASPA XIII Congress. – Piacenza, 1999. – P. 360–362.

331. Hadj, S. J. Biological activities of flavonoids from *Nitraria retusa* (Forssk.) Asch. and their acylated derivatives / S. J. Hadj, I. Chevalot, C. Harscoat-Schiavo, C. Paris, M. Fick, C. Humeau // Food Chem. – 2011. – Vol. 124(2). – P. 486–494. DOI: 10.1016/j.foodchem.2010.06.059
332. Halim, A. F. Flavonol glycosides from *Nitraria retusa* / A. F. Halim, H. E. A. Saad // Phytochemistry. – 1995. – Vol. 40, No 1. – P. 349–351.
333. Hallier, H. L'origine et le système phylétique des angiospermes exposés à l'aide de leur arbre généalogique / H. Hallier // Archives Néerlandaises. Ser. II. B. – 1912. – Vol. 2. – P. 146–234.
334. Harrouni, M. C. Responses of some halophytes to sea water irrigation in Morocco / M. C. Harrouni, S. Daoud, A. El-Alami, B. Debbagh, R. Choukr-Allah, M. Bengaddour, A. Hamdy, H. Lieth, M. Todorovic, M. Moschenko // Progress in Biometereology. – 1999. – Vol. 14. – P. 57–75.
335. Hartley, W. Centers of distribution of cultivated pasture grasses and their significance for plant introduction / W. Hartley, R. J. Williams // In: Proceed. 7-th Intern. Grassed. Congr. – 1956. – P. 117–122.
336. He, Y. Trace element analysis in *Nitraria sibirica* Pall, produced in Inner Mongolia / Y. He, L. Zhang, Y. Liu, G. Wu, A. Zhang // Weiliang Yuansu Yu Jiankang Yanjiu. – 2007. – Vol. 24, No 2. – P. 28–36.
337. Helmy, M. A. Distribution behaviour of seven common shrubs and trees in South Sinai, Egypt / M. A. Helmy, A. A. Moustafa, R. H. Abd El- Wahab, K. H. Batanouny // Egypt: J. Bot., 1996. – Vol. 36(1). – P. 53–70.
338. Heneidy, S. Z. Palatability and nutritive value of some common plant species from the Aqaba Gulf area of Sinai, Egypt / S. Z. Heneidy // Journal of Arid Environment. – 1996. – Vol. 34. – P. 115–123.
339. Honarjoo, N. A. The effects of salinity and alkalinity of soil on growth of *Haloxylon* sp. In Segzi plain (Iran) / N. A. Honarjoo, A. J. Mojiri, H. R. Karimzadeh // International Conference on Chemistry and Chemical Engineering (Kyoto, Japan 1–3 August, 2010). – Kyoto, 2010. – P. 285–288.
340. Huang, Z. Y. The structures of 30 species of psammophytes and their adaptation to the sandy desert environment in Xinjiang / Z. Y. Huang, H. Wu, Z. H. Hu // Chinese Journal of Plant Ecology. – 1997. – Vol. 21, No 6. – P. 521–530.
341. Hutchinson, J. The families of flowering plants / J. Hutchinson. 1, 2-nd ed. – Oxford, 1959.
342. Hutton, E. M. Plenary Papers XII Intern Grassed Congr / E. M. Hutton. – Moscow, 1974. – P. 1–25.
343. Jafri, S. Flora of Libya: Zygophyllaceae (by Abdul Ghafoor) / S. Jafri, A. Ei-Gadi // Fac. Sci., Al Faateh Univ., 1977. – P. 55.
344. Jiang, G. M. Plant Eco-physiology / G. M. Jiang. – Beijing: Higher Education Publishing House, 2004. – P. 316.

345. Kasim, W. A. Physiological adjustment of *Arthrocnemum macrostachyum* and *Nitraria retusa* to saline habitats in Sinai, Egypt / W. A. Kasim, M. N. El-Shourbagy, A. M. Ahmed, K. M. El-Ebsy // Australian J. of Basic and Applied Sciences. – 2008. – No. 2. – P. 418–428.
346. Kassas, M. Habitat and plant communities in the Egyptian Desert. VI: The units of a desert ecosystem / M. Kassas, W. A. Girgis // J. Ecol. – 1965. – Vol. 53(3). – P. 715–729.
347. Khalaf, F. I. Sedimentological and morphological characteristics of some nabkha deposits in the northern coastal plain of Kuwait, Arabia / F. I. Khalaf, R. Misak, A. Al-Dousari // J. Arid Environ. – 1995. – Vol. 29. – P. 267–292.
348. Ksouri, R. Medicinal halophytes: potent source of health promoting biomolecules with medical, nutraceutical and food applications / R. Ksouri, W. M. Ksouri, I. Jallali, A. Debez, Ch. Magne, I. Hiroko, Ch. Abdelly // Critical Reviews in Biotechnology. – 2011. – P. 1–38, DOI: 10.3109/07388551.2011.630647.
349. Kunin, W. E. Density and reproductive success in wild populations of *Diplotaxis erucoides* (Brassicaceae) / W. E. Kunin // Oecologia. – 1992. – Vol. 91. – P. 129–133.
350. Korner, C. Ecology of Populations and Vegetation / C. Korner, A. Bresinsky, J. W. Kadereit, G. Neuhaus, U. Sonnewald // Strasburger's Plant Sciences Including Prokaryotes and Fungi. – Berlin: Springer Berlin Heidelberg, 2013. – P. 1167–1215.
351. Lacy, R. C. VORTEX: a computer simulation model for population viability analysis / R. C. Lacy // Wildlife Research. – 1993. – Vol. 20. – P. 45–65.
352. Le Houerou, H. N. Browse in Northern Africa. Browse in Africa-the Current State of Knowledge / H. N. Le Houerou // International Livestock Centre For Africa. – Addis Ababa, 1980. – P. 491.
353. Ledebour, C. F. Flora Rossica, sive Enumeratio plantarum in totius Imperii Rossici provinciis Europaeis, Asiaticis et Americanis hucusque observatarum / C. F. Ledebour. – Stuttgart, 1841–1853.
354. Levent, U. Pharmacological Activity of The Extracts of *Nitraria schoberi* (Zygophyllaceae) / U. Levent // J. Fac. Pharm. – Ankara, 1988. – No. 18. – P. 74–86.
355. Levi, B. G. The Decreasing Artic Ice Cover / B. G. Levi // Physics Today. – 2000. – No. 1. – P. 19–20.
356. Li, S. The studies on the embryology of *Nitraria sibirica* Pall. IV. The developmental anatomy of the fruit and seed / S. Li, L. Tu // Acta Scient. Nat. Univ. Intramongolicae. – 1991. – Vol. 22. – P. 389–395.
357. Lindley, J. An introduction to the natural system of Botany/ J. Lindley. – London, 1830.

358. Linne, C. *Nitraria* planta obscura explicata / C. Linne // Novi Commentarii Academiae Scientiarum Petropolitanae. Ad annum 1758 et 1759. – Petropoli, (St. Petersburg), typis Academiae Scientiarum, 1761. – Vol. 7. – P. 315–320.
359. Liou, Y. *Nitraria*, Flora Reipubl. Popularis Sin. / Y. Liou. – 1998. – Vol. 43(1). – P. 117–123.
360. Lu, Ch. Study of *Nitraria sibirica* wine / Ch. Lu, Y. Shan, H. Liu. – Niangjiu, 2009. – Vol. 36, No 1. – P. 83–84.
361. Lysenko, T. Bemuhungen zum Schutz seltener Pflanzengesellschaften am Beispiel von Halophytenzoenosen des Samara-Gebietes / T. Lysenko, R. Bocker // Berichte des Institutes fur Landschafts-und Pflanzenokologie der Universitat Hohenheim. – 2006. – H. 14/15/16 (2004-2006). – P. 115–126.
362. Ma, X. H. Chromosome observation of some drug plants in Xinjiang / X. H. Ma, X. Q. Ma, N. Li // Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica. – 1990. – Vol. 10, No 3. – P. 203–210.
363. Mabberley, D. J. The Plant Book / D. J. Mabberley // Cambridge University Press. – 1987. – P. 707.
364. Mann, M. E. Global – skale temperature patterns and dimate forcing over the past six centuries / M. E. Mann, R. S. Bradley, M. K. Hughes // Nature. – 1998. – Vol. 392(6678). – P. 779–787.
365. Mavrodiev, E. V. A maximum likelihood approach to generate hypotheses on the evolution and historical biogeography in the Lower Volga Valley regions (southwest Russia) / E. V. Mavrodiev, A. P. Laktionov, N. Cellinese // Ecology and Evolution. – 2012. – Vol. 2(7). – P. 175–177.
366. Maximowicz, C. J. Flora Tangutica sive enumeratio plantarum regionis Tangut (AMDO) provinciae Kansu, nec non Tibetiae praesertim orientaliborealis atque Tsaidam, ex collectionibus N. M. Przewalski atque G. N. Potanin. Fasc. 1. Thalamiflorae et disciflorae / C. J. Maximowicz // Petropoli : typis Acad. Imp. Sci. – Petropol., 1889. – Vol. 18, No 110(4). – P. 31.
367. Mayr, H. Die Naturgesetzlcher Grandlage des Weldbauses / H. Mayr. – Berlin, 1908. – P. 57.
368. Metcalfe, C. Anatomy of the Dicotyledons / C. Metcalfe, L. Chalk. – Oxford: Oxford University Press, 1950. – P. 289.
369. Middleton, E. The effects ofplant flavonoids on mammalian cells: implications for inflammation, heart disease, and cancer / E. Middleton, C. Kandaswami, C. T. Theoharis // Pharmacol. Rev. – 2000. – Vol. 52. – P. 673–751.
370. Mojiri, A. Relationship between growth of *Nitraria schoberi* and some soil properties / A. Mojiri, A. Jalalian // The Journal of Animal & Plant Sciences. – 2011. – Vol. 21(2). – P. 46–25.

371. Mosallam, H. A. M. Ecophysiological studies of some desert plants growing in different saline microhabitats in Salhyia area / H. A. M. Mosallam, K. A. Abd El-Maksoud // The Desert Institute Bulletin. – 1996. – Vol. 46(1). – P. 9–36.
372. Moustafa, A. A. Phenology, germination and propagation of some wild trees and shrubs in South Sinai / A. A. Moustafa, R. H. Abd El-Wahab, M. A. Helmy, K. H. Batanouny // J. Bot. – Egypt, 1996. – Vol. 36(1). – P. 91–107.
373. Nobel, S. P. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti / S. P. Nobel, C. A. Franco // J. Ecol. – 1989. – Vol. 77. – P. 870–886.
374. Pallas, P. S. Flora Rossica seu Stirpium Imperii Rossici Per Europam et Asiam / P. S. Pallas // Indigenarum Descriptiones et Icones: iussu et auspicio Catharinae II. – Augustae, 1784. – T. 1. – P. 79–80.
375. Pan, X. Y. Polyploidy: classification, evolution and applied perspective of the genus *Nitraria* / X. Y. Pan, X. P. Wei, Q. S. Yu, J. K. Chen, G. X. Wang // Chinese Bulletin of Botany. – 2003. – Vol. 20, No 5. – P. 632–638.
376. Pavari, A. Studio preliminary sulla cultura dei special forestali esotici in Italia / A. Pavari. – Firenze, 1916. – P. 83.
377. Reese, G. Cyto-systematische Notizen zur Gattung *Nitraria* (Zygophyllaceae) / G. Reese // Flora. – 1958. – Vol. 146, No 3. – P. 478–487.
378. Ren, J. A numerical taxonomy of the genus *Nitraria* from Gansu province, China / J. Ren, L. Tao // Acta Botanica Boreali-Occidentalia. – 2003. – Vol. 23, No 4. – P. 572–576.
379. Roll, J. Reproductive success increases with local density of conspecifics in the desert mustard *Lesquerella fendleri* / J. Roll, R. J. Mitchell, R. J. Cabin, D. L. Marshall // Conserv Biol. – 1997. – Vol. 11. – P. 738–746.
380. Ronse Decraene, L. P. Morphological studies in Zygophyllaceae. I. The floral development and vascular anatomy of *Nitraria retusa* / L. P. Ronse Decraene, E. F. Smets // American Journal of Botany. – 1991. – Vol. 78(10). – P. 1438–1448.
381. Senejoux, F. Vasorelaxant and hypotensive effects of a hydroalcoholic extract from the fruits of *Nitraria sibirica* Pall. (Nitrariaceae) / F. Senejoux, C. Girard, H. A. Aisa, M. Bakri, P. Kerram, A. Berthelot, F. Bevalot, C. Demougeot // Journal of Ethnopharmacology. – 2012. – Vol. 141, No 2. – P. 629–634.
382. Shaltout, K. H. Phytosociology and size structure of *Nitraria retusa* along the Egyptian Red Sea coast / K. H. Shaltout, M. G. Shededw, H. F. El-Kady, Y. M. Al-Sodany // Journal of Arid Environments. – 2003. – No. 53. – P. 331–345.
383. Sharaf, E. A. Comparative study on the vegetation of the Egyptian western Desert oases / E. A. Sharaf // Bull. Fac. Sci. – Assiut Univ., 2000. – Vol. 29. – P. 53–67.

384. Sharifi-Rad, J. Antibacterial, antioxidant, antifungal and anti-inflammatory activities of crude extract from *Nitraria schoberi* fruits / J. Sharifi-Rad, S. M. Hoseini-Alfatemi, M. Sharifi-Rad, J. A. Teixeira da Silva // *Biotech.* – 2015. – Vol. 5(5). – P. 677–684.
385. Sieg, C. H. Creating a stage-based deterministic PVA model- the western prairie fringed orchid / C. H. Sieg, R. M. King, F. Van Dyke // *A workbook in conservation biology: solving practical problems in conservation.* – New York: McGraw-Hill, 2003. – P. 91–99.
386. Stoate, E. The impact of desert locust *Schistocera gregaria* swarms on premigratory fattening of whitethroats *Sylvia communis* in the western Sahel / E. Stoate // *Journal of Medical Entomolgy.* – 1995. – Vol. 137(3). – P. 420–422.
387. Su, P. X. Kranz anatomy and C4 photosynthetic characteristics of two desert plants, *Haloxylon ammodendron* and *Calligonum mongolicum* / P. X. Su, L. Z. An, R. J. Ma, X. M. Liu // *Chinese Journal of Plant Ecology.* – 2005. – Vol. 29, No 1. – P. 1–7. DOI: 10.17521/cjpe.2005.0001
388. Sudharsan, C. Tissue culture technology for the conservation and propagation of certain native plants / C. Sudharsan, M. Abo El-Nil, J. Hussain // *J. Arid Environ.* – 2003. – No. 54. – P. 133–147.
389. Suleiman, M. K. Germination studies in *Nitraria retusa* (Forssk.) Asch / M. K. Suleiman, N. R. Bhat, M. S. Abdal, S. Zaman, R. R. Thomas, S. Jacob // *M.-E. J. Scient. Res.* – 2008. – No 3. – P. 211–213.
390. Suo, Y. Extraction of *Nitraria tangutorum* seed lipid using different extraction methods and analysis of its fatty acids by HPLC fluorescence detection and on-line MS identification / Y. Suo, L. Wang // *Eur J Lipid Sci Technol.* – 2010. – Vol. 112(3). – P. 390–399.
391. Takhtajan, A. Die evolution des Angiospermen / A. Takhtajan. – Jena, 1959.
392. Tarek, M. G. Size structure and dynamics of some woody perennials along elevation gradient in Wadi Gimal, Red Sea coast of Egypt / M. G. Tarek // *Functional Ecology of Plants.* – 2011. – Vol. 206, No 7. – P. 638–645.
393. Tarnavshi, I. Die Chromosomenzahlen der Anthophyten-Flora von Rumanien mit einem Ausblick auf das Polyploidie-Problem / I. Tarnavshi // *Buletinul Gradinii Botanice si al Muzeului Botanic de la Universitatea din Cluj.* – 1948. – Vol. 28. – P. 1–130.
394. Temirbayeva, K. Molecular phylogenetic and biogeographical analysis of *Nitraria* based on nuclear and chloroplast DNA sequences / K. Temirbayeva, M. L. Zhang // *Plant Systematics and Evolution.* – 2015. – Vol. 301, No 7. – P. 1897–1906. DOI: 10.1007/s00606-015-1202-5.
395. Thalen, D. C. P. Ecology and Utilization of Desert Shrub Rangelands in Iraq / D. C. P. Thalen // *The Hague: Junk Publ., 1979.* – 428 p.

396. Trautvetter, R. E. Observationes in plantas a Dre. G. Radde anno 1870 in Turcomania et Transcaucasia lectas, nec non in alias quasdam / R. E. Trautvetter // Acta Horti Petropolitani. – 1871. – Vol. 1(1). – P. 13–34.
397. Tulyaganov, T. S. Alkaloids from plants of the *Nitraria* genus. Structure of sibiridine / T. S. Tulyaganov, F. Kh. Allaberdiev // Chem. of Natural Compounds. – 2003. – Vol. 39, No 3. – P. 292–293.
398. Van Dyke, F. Conservation Biology / F. Van Dyke // Foundations, Concepts, Applications. 2nd ed. Springer. – Netherlands, 2008. – 477 p.
399. Waisel, Y. Biology of Halophytes / Y. Waisel. – New York: Academic Press, 1972. – P. 246–249. (USA.)
400. Wang, J. Volatiles in stem of *Nitraria tangutorum* and *Nitraria sibirica* / J. Wang, W. Kang. – Jingxi Huagong, 2009. – Vol. 26, No 8. – P. 773–775.
401. Wang, S. S. Plant Physiology / S. S. Wang, R. F. Gao, G. M. Wu. Beijing: China Forestry Publishing House, 1991. – P. 211–215.
402. Williams, G. C. Retrospect on modular organism / G. C. Williams // Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. – 1986. – Vol. 313, No. 1159. – P. 245–250.
403. Xing, S. R. Ningxia Medicinal Flora / S. R. Xing. – Nigrmia: Ningxia Peoples Publishing House, 1991.
404. Yan, L. The anatomical ecology studies on the leaf of 13 species in Caragana genus / L. Yan, H. Li, Y. Li // Journal of Arid Land Resources and Environment. – 2002. – Vol. 16 No 1. – P. 100–106.
405. Yang, Y. Y. Morphology, spatial pattern and sediment of *Nitraria tangutorum* nebkhas in barchans interdune areas at the southeast margin of the Badain Jaran Desert, China / Y. Y. Yang, L. Y. Liu, P. J. Shi, G. M. Zhang, Z. Q. Qu, Y. Tang, J. Lei, H. M. Wen, Y. Y. Xiong, J. P. Wang, L. L. Shen // Geomorphology. – 2015. – Vol. 232. – P. 182–192.
406. Yang, D. K. A study on chromosome of *Tribulus terrestris* and *Nitraria sibirica* / D. K. Yang, Y. Q. Qin, J. Y. Zhou, G. Li, L. Zhu // – Guihaia, 1996. – Vol. 16, No 2. – P. 161–164.
407. Yu, G. Characteristics of soil evaporation, plant transpiration and water budget of *Nitraria* dune in the arid Northwest China / G. Yu, Q. L. Cheng, Ch. Yan // Agricultural and Forest Meteorology. – 2015. – Vol. 203. – P. 107–117.
408. Zaree, R. Extraction and comparison of alkaloids in different organs during different phonological periods of *Nitraria schoberi*. / R. Zaree, M. Farhadi, Z. Mohammdzadeh, G. R. Goudarzi // Annals of Biological Research. – 2013. – No. 4(2). – P. 130–135.

409. Zaremehrijardi, M. J. Analysis of the relationship between geopedologic characteristics with vegetation in Dagh-Finou catchment of Bandar Abbas / M. J. Zaremehrijardi, G. A. Noruozi, D. Lotfollazadeh // Pajouhesh & Sazandegi. – 2007. – Vol. 76. – P. 144–150.
410. Zeng, Y. J. Germination responses to temperature and dormancy breaking treatments in *Nitraria tangutorum* Bobr. and *Nitraria sibirica* Pall. / Y. J. Zeng, Y. R. Wang, J. Zhang, Z. B. Li // Seed Sci. Technol. – 2010. – Vol. 38, No 3. – P. 537–550.
411. Zhang, F. Comparative analysis of water-soluble vitamins in fruit powders of *Nitraria*, wolfberry and sea buckthorn grown in Qinghai-Tibetan Plateau / F. Zhang, Y. Zhao, Y. Liu, Y. Suo // Shipin Kexue. – 2010. – Vol. 31, No 2. – P. 179–182.
412. Zhang, G. Size-related change in *Nitraria sphaerocarpa* patches shifts the shrub-annual interaction in an arid desert / G. Zhang, Q. Yang, X. Wang, W. Zhao // Northwestern China. Acta Oecologica. – 2015. – Vol. 69. – P. 121–128.
413. Zhang, Y. Nutrient contents in leaf of three species of *Nitraria* plants in Gansu province / Y. Zhang, P. Li, C. Li, H. Pan, Y. Zhao, Sh. Chen // Caoye Kexue. – 2007. – Vol. 24, No 7. – P. 37–39.
414. Zhang, J. Responses of *Nitraria tangutorum* to water and photosynthetic physiology in rain enrichment scenario / J. Zhang, B. Wu, Y. Zhu, Y. Li, Q. Lu, B. Yao // Acta Ecologica Sinica. – 2013. – No. 33. – P. 172–177.
415. Zhao, K. Improvement of saline soil by planting halophytes / K. Zhao, H. Fan, X. Jiang, J. Song // Yingyong Yu Huanjing Shengwu Xuebao. – 2002. – Vol. 8, No 1. – P. 31–35.
416. Zheleznichenko, T. V. Effect of NaCl on the Embryo Rescue of *Nitraria sibirica* / T. V. Zheleznichenko, T. I. Novikova, E. V. Banaev // Plant Cell Biotechnology and Molecular Biology. – 2016. – Vol. 17, No 5–6. – P. 184–190.
417. Zhou, L. Principal component analysis of trace elements in *Nitraria* leaf from Qinghai region / L. Zhou, Q. Wu // Weiliang Yuansu Yu Jiankang Yanjiu. – 2006. – Vol. 23, No 5. – P. 25–27.
418. Zhu, Y. Comparison and analysis on fruit oils of *Nitraria* prepared by supercritical CO₂ fluid extraction and impregnation method / Y. Zhu, J. Liu, H. Wang, W. Zhao, Y. Xiang // Shipin Yu Fajiao Gongye. – 2006. – Vol. 32, No 12. – P. 84–86.
419. Zohary, M. Geobotanical Foundations of the Middle East / M. Zohary // Gustav Fischer Verlag. – Stuttgart, 1973. – P. 739.
420. Zulfiya, Y., Study on red pigment extraction technology from fruit of *N. sibirica* Pall. / Y. Zulfiya // Shipin Kexue. – 2008. – Vol. 29, No 6. – P. 181–185.

Электронные ресурсы

421. URL: <https://ok.ru/issykkults/topic/64662043295987>

422. URL: <https://www.plantarium.ru/page/image/id/618442.html>

ПРИЛОЖЕНИЯ

Приложение А

Таблица А1 – Изменчивость некоторых признаков растений *Nitraria schoberi* L. в алтауской популяции (n-180)

№ куста	Длина вег. побега по годам, см			Длина ген. побега, см	Число междоузлий, шт		Группы листьев по размерам, см								
	2013	2014	2015	2015 г.	ген	вег	средние			мелкие			крупные		
	д, см	ш, см	i	д, см	ш, см	i	д, см	ш, см	i	д, см	ш, см	i	д, см	ш, см	i
1	13,3	2,1	2,9	3,0	4,4	5,6	1,5	0,3	22,4	0,2	0,1	88,9	1,7	0,4	25,0
	62,1	55,4	60,9	18,7	16,4	58,5	14,9	34,3	35,6	70,2	30,0	24,8	15,5	16,3	13,9
2	17,4	4,6	4,6	4,6	5,0	6,5	1,6	0,3	19,4	0,2	0,1	62,9	2,3	0,5	20,7
	35,7	31,1	83,9	15,6	14,1	64,4	21,1	29,3	24,3	35,4	30,0	45,4	12,7	24,0	22,9
3	15,4	9,0	3,5	4,8	5,2	4,3	1,6	0,4	22,7	0,2	0,1	72,2	2,1	0,6	27,1
	60,0	91,3	75,0	27,7	24,9	51,6	23,3	41,9	33,3	33,9	0,0	36,5	17,7	23,3	15,2
4	3,5	20,6	6,1	4,8	4,9	6,1	1,8	0,4	20,5	0,2	0,1	69,4	2,2	0,5	22,8
	0,0	38,0	89,0	26,5	19,0	82,8	20,7	38,7	29,8	54,7	0,0	43,3	9,5	17,3	13,1
5	10,4	4,2	3,3	5,2	4,6	5,8	1,6	0,3	20,1	0,2	0,1	72,2	2,0	0,5	23,3
	75,3	40,8	73,6	24,4	15,9	96,7	17,8	31,4	22,5	33,9	0,0	36,5	13,2	21,4	17,3
6	9,4	4,8	4,7	5,2	5,6	5,7	1,7	0,3	18,9	0,2	0,1	59,3	2,0	0,5	25,3
	81,7	68,2	89,2	17,1	19,7	78,1	18,0	31,4	24,2	44,0	30,0	40,1	9,8	18,2	21,9
Общее	12,7	7,5	4,4	4,6	5,0	5,7	1,7	0,3	20,9	0,2	0,1	69,3	2,1	0,5	23,8
	67,4	103,7	84,1	28,5	19,8	70,8	20,1	36,1	33,0	44,7	20,9	38,5	16,0	21,1	18,7
F	19,65			31,31	2,02		2,81	1,02	2,25	0,94	0,60	1,18	4,29	1,58	2,08
h ² , %	23,7***			41,0***	0		14,3*	8,9	12,0*	0	0	1,7	24,8**	5,5	9,8*

Примечание: верхняя строка: $\bar{x}$ – среднее значение показателей кустов, нижняя строка: CV – коэффициент вариации показателей кустов, %; ген. – генеративные; вег. – вегетативные; д – длина; ш – ширина; i – индекс формы; F – критерий Фишера; h^2 – доля влияния фактора; * – $P < 0,05$; ** – $P < 0,01$; *** – $P < 0,001$.

Приложение А

Таблица А2 – Изменчивость признаков генеративных органов растений *N. schoberi* в алтауской популяции (6 кустов, n-180)

№ куста	Признаки											эффект. плода, %
	число цветков, шт	число плодов, шт	плодоцветение, %	плода				семена				
				д, мм	ш, мм	м, г	i	д, мм	ш, мм	м, г	i	
1	8,6	4,1	47,7	6,5	4,0	0,08	62,0	5,9	3,1	0,03	52,5	37,5
	17,6	30,9	22,8	6,5	13,3	31,1	9,8	6,7	7,5	17,5	6,0	21,9
2	16,4	7,1	43,3	7,1	4,6	0,12	64,8	6,2	3,6	0,05	57,1	41,7
	44,1	41,3	27,2	9,7	11,4	24,3	11,2	9,5	8,8	23,8	6,5	9,0
3	13,8	4,1	29,7	7,2	4,5	0,11	62,2	6,3	3,4	0,05	54,0	45,5
	34,6	47,8	55,3	8,7	10,5	16,3	10,5	7,3	8,1	16,5	8,6	6,2
4	10,9	5,7	52,3	6,7	4,3	0,09	64,3	5,9	3,3	0,04	55,8	44,4
	30,9	45,8	35,2	10,2	9,3	23,9	8,5	10,7	7,2	24,8	6,8	10,4
5	10,2	4,8	47,1	6,7	4,1	0,10	61,8	5,8	3,3	0,04	56,9	40,0
	26,7	42,9	29,0	8,7	11,6	25,6	10,5	9,9	8,1	22,1	6,2	11,6
6	13,2	6,6	50,0	7,2	4,3	0,10	59,0	6,4	3,3	0,04	50,8	40,0
	35,2	57,1	26,3	6,9	11,1	20,2	9,1	4,6	4,6	18,2	3,9	12,7
Общее	14,3	6,1	43,0	7,1	4,5	0,22	63,5	6,2	3,4	0,05	55,2	22,7
	44,2	52,4	37,4	9,1	12,4	19,6	11,1	10,1	9,0	23,5	6,2	42,2
F	2,3	3,0	4,3	8,5	5,5	2,4	3,7	8,1	12,3	10,6	15,4	2,0
h 2, %	11,4*	16,9*	24,6**	25,3***	13,1***	31,2*	21,3**	33,4***	21,3***	19,9***	27,8***	31,5*

Примечание: верхняя строка: $\bar{x}$ – среднее значение показателей кустов, нижняя строка: CV – коэффициент вариации показателей кустов, %; ген. – генеративные; вег. – вегетативные; д – длина; ш – ширина; i – индекс формы; м – масса; F – критерий Фишера; h² – доля влияния фактора; * – P<0,05; ** – P<0,01; *** – P<0,001.

Приложение А

Таблица АЗ – Изменчивость некоторых признаков вегетативных органов у растений *N. schoberi* в сулакской популяции (10 кустов, п-300)

№ куста	Длина вег. побега по годам, см			Длина ген. побега, см	Число междоузлий, шт		Группы листьев по размерам, см								
							средние			мелкие			крупные		
	2013	2014	2015	2015 г.	ген.	вег.	д, см	ш, см	i	д, см	ш, см	i	д, см	ш, см	i
1	7,3	14,6	6,6	5,5	4,3	8,1	1,9	0,3	16,0	0,2	0,1	61,1	2,3	0,4	15,9
	4,9	37,8	53,4	24,5	20,0	32,9	15,4	34,5	24,9	43,3	0,0	49,2	14,6	28,5	27,3
2	-	14,8	2,0	5,2	4,3	5,0	1,7	0,3	19,1	0,2	0,1	56,3	1,9	0,4	21,8
	-	61,2	18,1	17,0	20,9	0,0	20,7	30,7	23,1	18,8	0,0	31,4	9,1	20,2	17,1
3	-	18,6	3,3	5,5	5,0	5,4	1,5	0,3	17,6	0,2	0,1	72,2	2,4	0,5	19,1
	-	50,9	72,3	23,4	17,3	59,4	31,3	41,1	23,5	33,9	0,0	36,5	13,3	33,1	25,8
4	6,1	9,7	2,5	5,4	5,0	4,3	1,7	0,3	17,9	0,2	0,1	75,9	2,2	0,5	20,8
	50,3	52,0	50,7	18,7	24,5	35,3	21,3	32,1	26,0	37,5	36,1	38,2	9,6	19,4	17,4
5	9,7	10,3	10,9	7,0	4,0	9,0	1,7	0,2	14,9	0,2	0,1	61,1	2,1	0,3	16,2
	56,9	56,6	119,9	21,9	21,7	97,5	25,8	28,3	34,2	37,0	30,0	49,2	13,8	29,4	28,5
6	5,0	7,4	10,7	5,1	4,7	9,3	1,6	0,2	13,5	0,1	0,1	88,9	1,9	0,3	15,7
	78,1	42,7	75,4	18,1	15,2	61,9	20,3	22,1	25,6	36,1	0,0	24,8	9,7	0,0	9,9
7	3,6	11,6	6,2	4,9	4,7	7,0	1,6	0,2	14,4	0,1	0,1	77,8	2,1	0,3	15,1
	-	18,4	52,5	18,1	15,2	50,8	16,0	19,9	19,4	36,5	0,0	33,9	12,2	25,1	17,8
8	4,9	10,9	5,6	4,1	4,9	6,3	1,5	0,2	15,6	0,1	0,1	98,0	1,9	0,3	17,1
	25,1	26,6	82,5	26,1	19,0	35,5	16,5	14,7	19,6	0,0	0,0	0,0	8,1	15,9	20,7
9	10,9	10,4	3,4	4,7	4,7	5,0	1,7	0,3	17,4	0,1	0,1	94,4	2,1	0,4	18,9
	63,2	45,4	104,7	17,2	15,2	65,7	20,2	36,6	25,3	30,0	0,0	17,6	6,9	17,7	15,8
10	22,8	14,9	9,9	5,6	4,8	10,0	1,4	0,3	18,8	0,1	0,1	88,9	2,2	0,5	22,3
	29,2	61,1	109,9	27,0	20,3	81,4	28,8	37,9	29,3	36,0	0,0	24,8	11,7	23,9	19,8
Общее	9,2	12,6	6,7	5,3	4,6	6,8	1,7	0,3	16,5	0,2	0,1	77,6	2,1	0,4	18,2
	70,2	50,9	101,2	25,7	19,4	71,0	23,2	36,1	27,3	41,2	16,7	34,2	14,5	31,2	25,8
F	12,8			19,7	9,5		3,6	7,7	6,2	5,4	1,6	4,2	6,3	7,2	5,5
h 2, %	20,8***			27,7***	17,2***		14,1***	37,1***	21,7***	30,7***	5,9	24,5***	34,8***	38,4***	31,0***

Примечание: верхняя строка: $\bar{x}$ – среднее значение показателей кустов, нижняя строка: CV – коэффициент вариации показателей кустов, %; ген. – генеративные; вег. – вегетативные; д – длина; ш – ширина; i – индекс формы; F – критерий Фишера; h^2 – доля влияния фактора; * – $P < 0,05$; ** – $P < 0,01$; *** – $P < 0,001$.

Приложение А

Таблица А4 – Изменчивость признаков генеративных органов у растений *N. schoberi* в сулакской популяции (10 кустов, n=300)

№ куста	Признаки											эффект. плода, %
	число цветков, шт	число плодов, шт	плодоцветение, %	плода				семени				
				д, мм	ш, мм	м, г	i	д, мм	ш, мм	м, г	i	
1	17,3	8,6	46,2	7,61	4,4	0,10	57,7	7,1	3,4	0,04	47,8	44,0
	13,1	47,9	47,2	12,7	12,4	30,4	10,1	13,6	8,7	27,9	13,3	19,6
2	15,6	9,3	55,3	7,7	5,0	0,15	65,3	7,2	3,8	0,06	53,1	37,1
	33,3	46,7	30,6	7,3	8,3	23,8	7,9	7,6	6,2	17,5	8,2	18,8
3	19,8	13,2	63,8	7,0	4,3	0,10	62,3	6,3	3,5	0,04	56,6	44,9
	22,4	34,4	21,3	9,8	8,4	24,6	9,3	7,8	6,4	18,3	6,2	26,3
4	15,9	6,4	40,7	7,5	4,9	0,14	64,9	6,8	3,8	0,06	56,4	40,9
	29,9	43,3	24,3	5,5	9,4	18,6	8,8	10,2	7,9	17,7	18,8	9,8
5	25,0	6,3	24,6	9,9	6,0	0,24	59,9	9,3	3,9	0,08	42,9	32,9
	23,4	37,0	34,6	6,5	9,9	22,7	16,9	6,4	7,3	20,4	7,6	22,3
6	19,3	7,7	40,8	8,0	4,7	0,13	58,9	7,4	3,8	0,06	50,6	44,9
	33,8	24,4	22,3	4,8	11,4	13,9	10,9	5,3	5,5	16,8	6,1	13,0
7	15,1	7,0	46,0	8,1	4,6	0,12	57,5	7,4	3,6	0,06	48,5	47,5
	19,1	34,3	24,6	4,8	16,9	12,5	16,5	6,4	17,2	11,9	17,7	8,6
8	12,2	3,9	34,4	7,5	4,4	0,11	58,3	6,9	3,3	0,05	48,7	42,2
	26,4	15,5	25,7	8,6	8,5	22,7	8,9	8,4	8,1	20,9	7,4	13,8
9	13,7	6,7	50,6	6,9	4,3	0,10	61,9	6,2	3,6	0,05	58,9	47,2
	36,9	36,7	23,8	7,6	8,6	21,6	5,3	10,6	6,4	18,0	8,6	10,4
10	13,8	7,8	57,1	6,8	4,1	0,10	60,5	6,1	3,4	0,05	56,2	47,8
	27,1	33,3	20,7	5,5	10,9	22,8	10,4	7,4	9,1	20,7	9,2	16,7
Общее	19,0	8,3	43,6	8,0	5,1	0,16	64,3	7,4	3,7	0,07	50,4	40,9
	33,0	53,6	38,0	12,1	15,3	37,9	14,3	13,1	9,4	26,9	12,8	19,0
F	4,4	4,4	7,9	11,1	35,2	28,6	5,4	71,5	13,1	30,8	22,8	13,8
h 2, %	25,5***	25,4***	41,3***	54,9***	38,3***	24,5***	8,9***	63,6***	27,2***	41,4***	45,2***	25,7***

Примечание: верхняя строка: $\bar{x}$ – среднее значение показателей кустов, нижняя строка: CV – коэффициент вариации показателей кустов, %; ген. – генеративные; вег. – вегетативные; д – длина; ш – ширина; i – индекс формы; м – масса; F – критерий Фишера; h^2 – доля влияния фактора; * – $P < 0,05$; ** – $P < 0,01$; *** – $P < 0,001$.

Приложение А

Таблица А5 – Изменчивость признаков вегетативных органов у растений *N. schoberi* в ботлихской популяции (кустов 10, n=300)

№ куста	Длина вег. побега по годам, см			Длина ген. побега, см	Число междоузлий, шт		Группы листьев по размерам, см								
	2013	2014	2015	2015 г.	ген	вег	средние			мелкие			крупные		
							д, см	ш, см	i	д, см	ш, см	i	д, см	ш, см	i
1	6,7	11,6	1,9	4,4	4,9	3,7	1,8	0,4	24,1	0,2	0,1	77,8	2,0	0,6	29,7
	50,7	54,9	106,8	25,9	12,3	59,4	18,5	37,8	21,8	24,8	36,1	65,2	22,1	18,9	20,0
2	5,9	14,7	1,7	4,6	5,1	2,8	1,8	0,4	20,2	0,2	0,1	53,7	2,1	0,5	23,6
	34,4	29,1	119,7	20,1	11,8	85,4	15,5	36,2	37,5	25,0	0,0	33,9	17,3	27,2	27,5
3	8,6	14,0	3,8	4,7	4,7	4,2	1,6	0,4	24,5	0,2	0,1	66,7	2,0	0,5	24,8
	37,2	48,5	165,1	23,9	10,7	75,6	19,6	32,0	22,5	30,0	0,0	37,5	8,2	22,8	16,8
4	9,1	12,3	4,2	4,7	5,3	4,1	1,6	0,4	21,6	0,2	0,1	61,1	2,0	0,4	22,3
	82,3	46,4	141,1	20,6	20,9	111,8	18,1	33,1	25,7	24,8	0,0	36,1	8,9	19,8	16,6
5	13,8	16,1	3,1	3,7	4,6	5,0	1,6	0,4	21,5	0,1	0,1	94,4	1,9	0,5	29,1
	60,9	35,2	152,7	29,8	11,2	85,6	19,4	30,0	24,8	30,0	0,0	17,6	19,4	12,3	20,9
6	3,2	10,9	3,3	4,5	4,6	4,4	1,7	0,4	22,4	0,1	0,1	94,4	2,1	0,6	27,3
	0,0	54,8	127,0	22,3	15,9	85,0	15,0	33,4	29,2	30,0	0,0	17,6	9,5	24,0	25,2
7	3,8	10,5	3,5	4,6	4,3	4,8	1,8	0,5	24,9	0,1	0,1	87,0	2,3	0,6	26,1
	0,0	58,7	104,3	20,1	16,3	69,2	17,0	34,1	30,5	36,1	0,0	29,9	14,2	23,8	10,8
8	7,3	14,9	3,2	4,0	4,2	4,6	1,8	0,4	20,9	0,1	0,1	94,4	1,8	0,5	24,3
	32,7	59,0	146,8	25,3	15,8	90,9	19,1	37,1	30,1	30,0	0,0	17,6	22,3	25,2	24,5
9	11,7	16,0	9,3	4,5	4,2	7,4	1,8	0,5	24,3	0,2	0,1	74,1	2,3	0,6	28,0
	79,7	33,0	98,5	38,0	25,9	83,9	13,2	34,2	26,9	42,4	30,0	34,0	8,3	23,7	22,9
10	-	17,8	3,7	3,9	3,5	4,6	1,6	0,4	22,4	0,1	0,1	87,5	1,9	0,4	22,3
	-	23,5	95,8	36,7	15,3	67,3	18,9	34,6	23,9	37,0	0,0	26,5	9,1	36,5	38,7
Общее	7,9	14,2	3,9	4,4	4,5	4,8	1,9	0,4	22,8	0,2	0,1	79,0	2,0	0,5	25,9
	61,7	46,1	130,8	27,6	18,7	80,3	53,0	35,1	27,8	38,9	16,7	35,8	15,6	25,4	23,1
F	79,6			3,89	0,4		1,32	3,30	2,13	4,76	1,62	3,43	2,80	3,02	2,13
h ² , %	51,8***			6,3	0		0	2,3***	19,5*	27,5***	5,9	19,7**	15,4**	16,9**	10,2*

Примечание: верхняя строка: $\bar{x}$ – среднее значение показателей кустов, нижняя строка: CV – коэффициент вариации показателей кустов, %; ген. – генеративные; вег. – вегетативные; д – длина; ш – ширина; i – индекс формы; F – критерий Фишера; h^2 – доля влияния фактора; * – $P < 0,05$; ** – $P < 0,01$; *** – $P < 0,001$.

Приложение А

Таблица А6 – Изменчивость признаков генеративных органов растений *N. schoberi* в ботлихской популяции (n-300)

№ куста	Признаки											эффект. плода, %
	число цветков, шт	число плодов, шт	плодоцветение, %	плода				семени				
				д, мм	ш, мм	м, г	i	д, мм	ш, мм	м, г	i	
1	14,6	3,6	24,7	7,4	5,7	0,23	77,0	6,3	3,3	0,08	52,4	34,8
	12,6	25,3	21,9	8,3	11,8	29,9	7,7	19,9	5,9	47,7	5,8	25,1
2	15,7	6,8	43,3	8,2	7,1	0,32	86,6	7,1	3,5	0,07	49,3	21,9
	20,4	24,2	23,0	7,5	12,5	21,2	8,9	6,3	4,6	17,6	4,5	38,6
3	17,1	7,2	42,1	7,3	5,8	0,22	79,5	6,5	3,4	0,06	52,3	27,3
	33,8	49,3	31,1	8,4	8,3	21,4	9,3	7,2	6,8	37,5	6,1	34,5
4	12,4	5,1	41,1	7,3	5,9	0,22	80,8	6,5	3,4	0,04	52,3	18,2
	38,1	43,1	49,9	6,1	11,8	26,1	10,5	10,8	5,7	16,7	13,5	26,3
5	14,7	6,0	40,8	7,4	6,3	0,22	85,1	6,6	3,4	0,04	51,5	18,2
	29,3	36,3	24,9	7,8	9,5	26,2	7,2	12,3	5,7	23,3	16,5	23,5
6	16,9	5,9	34,9	7,9	7,0	0,31	88,6	6,9	3,6	0,06	52,2	19,4
	33,8	42,8	45,0	8,6	9,5	19,0	6,6	7,9	5,6	24,5	6,6	21,5
7	13,4	5,8	43,3	8,9	7,9	0,43	88,8	7,5	3,9	0,08	52	18,6
	50,6	50,3	37,8	7,9	8,0	20,8	7,0	7,6	13	24,8	7,9	19,3
8	15,1	5,3	35,1	7,3	6,3	0,22	86,3	6,3	3,4	0,04	54	18,2
	37,5	32,5	40,2	7,6	11,9	31,5	8,2	7,0	14,1	36,5	13,1	13,8
9	22,6	7,9	35,0	8,1	6,9	0,25	85,2	6,8	3,7	0,04	54,4	16,0
	26,6	34,4	21,2	5,3	11,0	25,2	9,4	7,4	17,3	20,6	15,1	30,0
10	16,4	4,4	26,8	8,2	6,5	0,25	79,3	7,1	3,5	0,06	49,3	24,0
	26,9	43,7	50,0	9,9	14,0	39,3	12,3	9,8	8,2	21,4	8,9	50,5
Общее	14,9	5,6	39,3	7,6	6,3	0,25	83,2	6,4	3,5	0,06	69,0	24,2
	30,1	38,9	37,7	8,7	15,2	32,3	12,2	17,9	10,6	39,4	13,1	40,3
F	2,6	2,8	2,2	22,9	24,4	26,5	7,6	10,4	8,9	20,7	0,9	14,5
h ² , %	14,2**	15,1**	10,8*	20,5***	22,0***	20,8***	9,4***	4,2***	15,2***	59,4***	0,1	43,8***

Примечание: верхняя строка: $\bar{x}$ – среднее значение показателей кустов, нижняя строка: CV – коэффициент вариации показателей кустов, %; ген. – генеративные; вег. – вегетативные; д – длина; ш – ширина; i – индекс формы; м – масса; F – критерий Фишера; h² – доля влияния фактора; * – P<0,05; ** – P<0,01; *** – P<0,001.

Приложение А

Таблица А7 – Достоверность попарных различий (по t-критерию) между кустами *N.schoberi* по признакам генеративных органов в ботлихской популяции

	число плодов	число цветов	плодоц ветение	длина плода	ширина плода	масса плода	индекс формы плода	длина семени	ширина семени	масса семени	индекс формы семени	коэф. репрод. усилия	Доля, %
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
1/2	5,13***		4,63***	4,69***	6,08***	4,98***	4,59***	3,20**	4,55***	1,72*		5,03***	83,3
1/3	3,14**		3,97***				1,78*			2,55*		2,77**	41,7
1/4	1,92*		2,62*				2,24*			4,85***		6,10***	41,7
1/5	2,99**		4,43***		3,36**		4,66***			5,80***		9,00***	50
1/6	2,81*		2,28*	3,31**	7,33***	4,52***	7,00***	2,56*	4,79***	3,13**		8,89***	83,3
1/7	2,12*		3,33**	8,68***	12,25***	9,05***	6,82***	4,85***	6,04***			8,53***	75
1/8	2,45*		2,07*		3,20**		5,00***			5,08***		9,56***	50
1/9	4,15***	3,36**	3,45**	5,50***	6,45***		4,14***	2,05*	3,14**	4,84***		7,84***	83,3
1/10				4,01***	3,55***			2,75**	3,38**	3,23**		2,40*	50
2/3				5,52***	6,13***	6,60***	2,63*	5,45***	2,87**	1,75*	3,75***	2,16*	75
2/4	1,94*	2,01*		5,77***	4,84***	6,34***	2,05*	3,78***	3,34**	8,09***	1,94*		83,3
2/5				4,74***	3,70***	6,05***		3,25**	3,66***	10,25***		2,31*	50
2/6										3,10**	2,15*	2,08*	25
2/7				4,38***	4,11***	4,83***		3,29**	4,22***	3,08**	2,83**	1,71*	66,7
2/8	2,06*			5,37***	3,27**	5,19***		6,70***		7,13***	3,48***	2,28*	66,7
2/9		2,65*	1,98*			4,00***		2,19*		7,72***	2,97**	1,69*	58,3
2/10	2,70*		2,61*		2,22*	3,52***	2,69**			3,41**			50
3/4	1,76*	1,91*								3,14**		2,55*	33,3
3/5					3,01**		2,35*			4,69***		4,94***	33,3
3/6				4,06***	7,63***	6,26***	4,39***	3,89***	3,29**			4,76***	58,3
3/7				9,61***	13,41***	10,98***	4,33***	8,18***	5,50***	3,91***		4,41***	66,7
3/8	1,76*				2,85**		2,85**			3,53***		5,08***	41,7
3/9		1,91*	1,88*	6,42***	6,58***	2,25*	2,23*	3,04**	2,68**	3,12**		4,19***	83,3
3/10	2,21*		2,53*	4,75***	3,29**			3,94***	2,28*		2,10*		58,3
4/5							1,69*			3,26**		3,15**	25
4/6				4,08***	5,79***	5,95***	3,63***	2,70**	3,73***	3,79***		2,87**	66,7
4/7				10,27***	10,71***	10,62***	3,60***	6,20***	5,71***	9,01***		2,36*	66,7
4/8					1,69*		2,22*					3,32**	25
4/9	2,31*	3,87**		7,11***	5,00***	2,25*		1,95*	2,78**			2,18*	66,7
4/10		2,11*	1,93*	4,79***	2,28*			2,92**	2,52*	3,91***		1,70*	66,7
5/6				3,32**	4,54***	5,64***	2,35*	2,30*	4,02***	5,97***			58,3
5/7				8,91***	9,85***	10,35***	2,32*	5,54***	5,86***	10,60***			58,3

Продолжение Приложение А, таблица А7

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
5/8													0
5/9		3,21**	1,85*	5,53***	3,75***	1,98*			2,89**	2,89**			58,3
5/10			2,52*	4,08***			2,42*	2,55*	2,75**	6,23***		3,39**	58,3
6/7				5,22***	4,88***	5,85***		3,99***	3,78***	5,38***			50
6/8				3,86***	3,89***	4,71***		4,98***		3,96***	2,21*		50
6/9		2,05*				3,41**	1,82*			3,69***	1,87*		41,7
6/10					2,56*	3,00**	4,16***					3,23**	33,3
7/8				9,58***	8,61***	9,37***		9,33***	3,92***	8,52***			50
7/9		2,95**		5,04***	5,12***	8,46***	1,82*	5,17***		8,82***			58,3
7/10			2,28*	3,79***	6,59***	7,32***	4,12***	3,05**	3,81***	5,65***		2,97**	75
8/9	2,37*	2,31*		6,32***	3,23**			4,19***	1,86*				50
8/10				4,58***			2,87**	4,88***		4,01***	2,69**	3,38**	50
9/10	2,86*	2,21*			2,05*		2,33*			3,78***	2,34*	2,93**	58,3
Доля, %	37,8	26,7	35,6	64,4	77,8	57,8		64,4	64,4	55,6	24,4	71,1	

Примечание: * - $P < 0,05$; ** - $P < 0,01$; *** - $P < 0,001$.

Приложение А

Таблица А8 – Изменчивость признаков вегетативных органов у растений *N. schoberi* в кумской популяции (кустов 10, n-300)

№ куста	Длина вег. побега по годам, см			Число междоузлий на вег. побеге, шт	Группы листьев по размерам, см								
	2014	2015	2016		средние			мелкие			крупные		
					д, см	ш, см	i	д, см	ш, см	i	д, см	ш, см	i
1	8,7	5,4	20,1	15,2	1,6	0,3	18,9	0,3	0,1	45,3	3,0	0,5	18,1
	42,0	59,6	50,1	24,6	18,9	40,1	34,9	44,4	0,0	65,9	9,7	9,6	17,3
2	8,7	8,0	17,4	14,1	1,5	0,3	18,4	0,2	0,1	66,7	3,3	0,6	16,9
	62,3	50,4	23,9	22,5	15,8	39,1	36,1	43,8	0,0	44,1	12,2	26,9	17,9
3	10,5	10,9	14,9	12,1	1,2	0,2	18,0	0,2	0,1	73,3	2,6	0,4	15,2
	66,4	73,3	34,7	27,4	35,9	45,6	37,8	43,7	0,0	38,9	16,2	23,6	18,3
4	11,2	3,8	14,3	12,0	1,6	0,3	17,5	0,3	0,1	33,2	3,3	0,6	17,8
	56,8	51,3	38,3	27,8	10,5	24,5	23,4	34,5	0,0	37,6	14,1	14,8	11,8
5	10,4	9,5	21,9	16,7	1,5	0,3	17,6	0,2	0,1	61,7	3,1	0,5	17,9
	52,0	92,9	39,4	28,7	14,3	24,8	16,7	38,8	0,0	44,2	18,8	19,9	21,6
6	12,9	15,2	22,9	15,5	1,5	0,2	15,6	0,2	0,1	63,3	2,8	0,5	16,8
	64,2	63,7	74,6	59,7	15,3	23,4	16,7	35,1	0,0	40,8	18,8	11,2	19,4
7	9,6	6,2	16,2	12,9	1,4	0,3	17,5	0,2	0,1	51,7	3,2	0,5	14,3
	59,3	59,9	41,2	25,2	20,9	20,6	20,2	27,0	0,0	35,5	17,9	24,0	17,3
8	16,6	6,4	13,9	12,2	1,5	0,3	17,2	0,3	0,1	33,2	2,9	0,5	17,9
	73,7	106,9	29,5	23,8	12,8	23,9	17,1	32,1	0,0	31,5	15,1	19,9	21,6
9	9,7	8,7	13,4	11,5	1,4	0,3	18,0	0,2	0,1	50,8	3,0	0,5	17,2
	63,9	83,6	41,9	32,6	17,6	27,9	19,7	35,9	0,0	38,2	16,9	26,9	28,8
10	6,4	7,2	15,6	12,9	1,5	0,2	16,1	0,3	0,1	43,0	3,2	0,5	14,8
	95,3	79,9	36,2	31,7	13,3	23,4	17,9	41,3	35,1	18,1	15,7	26,6	19,9
Общее	10,5	8,2	17,1	13,5	1,5	0,3	17,5	0,2	0,1	52,2	3,1	0,5	16,7
	68,3	84,3	49,5	34,3	19,0	31,7	26,3	45,6	13,8	48,1	16,4	22,9	20,7
F	39,80			1,5	6,13	3,43	1,47	5,24	2,25	3,82	1,95	2,98	1,80
h 2, %	26,9***			0	36,8***	11,1***	0	29,8***	11,1*	22,0***	8,7*	16,5**	7,4*

Примечание: верхняя строка: $\bar{x}$ – среднее значение показателей кустов, нижняя строка: CV – коэффициент вариации показателей кустов, %; ген. – генеративные; вег. – вегетативные; д – длина; ш – ширина; i – индекс формы; F – критерий Фишера; h^2 – доля влияния фактора; * – $P < 0,05$; ** – $P < 0,01$; *** – $P < 0,001$.

Продолжение Приложение Б, таблица Б1

<i>Berberis vulgaris</i>																						+						
Травяной ярус, покрытие,%	25	20	20	30	25	40	35	15	40	45	60	55	50	25	20	25	20	40	25	30	50	20	40	40	40	35	30	70
<i>Iris timofejewii</i>																								7				
<i>Artemisia salsoloides</i>																								2				
<i>Carex distans</i>																		+	15		+		+					
<i>Artemisia taurica</i>											+	<1	+	10				25	10	25	20	10	18	30				5
<i>Noaea mucronata</i>																		5		10	20							
<i>Calamagrostis caucasica</i>																			+		10		12					
<i>Halimione verrucifera</i>																		6		3	3		2					50
<i>Anthemis ruthenica</i>	2											<1	+						+				+					
<i>Phleum phleoides</i>	+	+											+	2					+				5					
<i>Bromus hordeaceus</i>								+	+										+		1		+					+
<i>Medicago minima</i>							1	+		<1	+	40	40						+		1		1					
<i>Asparagus officinalis</i>			+	+		+	1	<1	+	+	+	+	+				+										1	
<i>Medicago caerulea</i>			1	+	+		+	2	1	<1	+	1		7	4		+					2		2				
<i>Artemisia lercheana</i>						15	17	15	35	6	3																	
<i>Poa bulbosa</i>							1	1	3	2	2	20																+
<i>Anisantha rubens</i>							5	<1	<1	25	50																	
<i>Holosteum umbellatum</i>							+	+	+	1	<1																	
<i>Agropyron pectinatum</i>						1	3	1	1	2	3																	
<i>Crepis marschalli</i>						+	+	+	+	+	+																	
<i>Alyssum desertorum</i>							+	<1	<1	<1	1	+																
<i>Trigonella orthoceras</i>							1	<1	+	<1	1																	
<i>Falcaria vulgaris</i>							2		+	+	1																	
<i>Centaurea arenaria</i>								+	+	+	+																	
<i>Sisymbrium altissimum</i>							1		1	2	3								+									
<i>Ceratocarpus arenarius</i>							+	+	<1	+	+																	
<i>Ceratocephala testiculata</i>							+	+	+	+	+																	+
<i>Trisetaria loeflingiana</i>							<1	+		+	+	+																+
<i>Bromus commutatus</i>								+	+	+		+	+	+				2										
<i>Silene curi</i>									+	+	+																	
<i>Veronica triphyllos</i>							<1		+		+																	
<i>Veronica verna</i>							+	+	+										+									
<i>Senecio vernalis</i>							+	+	+	<1	1								+				2					
<i>Limonium meyeri</i>			+	<1	+	+	+	+		2	1	<1									+							+
<i>Cynodon dactylon</i>			2	2	20	10	5																			10		

Продолжение Приложение Б, таблица Б1

[illegible]

Продолжение Приложение Б, таблица Б1

[illegible]

Продолжение Приложение Б, таблица Б1

<i>Chenopodium album</i>							1			+																+	
<i>Arabidopsis thaliana</i>							1			<1																	
<i>Cerastium ruderae</i>							1		+																		
<i>Linaria odora</i>							+																				
<i>Bromus lanceolatus</i>							+																				
<i>Setaria viridis</i>								+																			
<i>Hordeum geniculatum</i>								+																			
<i>Apera interrupta</i>								+																			
<i>Aegilops triuncialis</i>										+																	
<i>Parentucellia latifolia</i>										+																	
<i>Bromopsis inermis</i>										+																	
<i>Lactuca serriola</i>																									+		
<i>Artemisia incana</i>													+												3		
<i>Limoniopsis owerinii</i>																									1		
<i>Linaria genistifolia</i>																									+		
<i>Inula germanica</i>																									+		
<i>Plantago major</i>																									+		
<i>Linum tenuifolium</i>																									+		
<i>Alcea rugosa</i>				+	+																						
<i>Tribulus terrestris</i>					+																						
<i>Cichorium intybus</i>														+													
<i>Festuca sclerophylla</i>														+													
<i>Bromopsis aristata</i>														+													
<i>Fumana procumbens</i>																											
<i>Phragmites australis</i>																											
<i>Gypsophila tenuifolia</i>																											
<i>Euphorbia peplus</i>														+													
<i>Reseda globulosa</i>														+													
<i>Capparis spinosa</i>														+													
<i>Thymus collinus</i>																									+		
<i>Psathyrostachys daghestanica</i>																									+		
<i>Herniaria incana</i>									+																		
<i>Erodium hoefftianum</i>									+																		
<i>Xanthium strumarium</i>																											
<i>Tragopogon graminifolius</i>																	+			+							
<i>Limonium caspium</i>																				+							+

Продолжение Приложение Б, таблица Б1

<i>Frankenia hirsuta</i>											3						+						+
<i>Iris pseudonotha</i>																							<1
<i>Elytrigia repens</i>																							+
<i>Petrosimonia triandra</i>																							+
<i>Salicornia europaea</i>																							+
<i>Consolida divaricata</i>																							+
<i>Rubia tinctorum</i>		+																					
<i>Aegilops biuncialis</i>		+																					
<i>Euphorbia humifusa</i>	+																						
<i>Bromus japonicus</i>							+																
<i>Anisantha tectorum</i>										+													
<i>Astragalus bobrovii</i>																	+						
<i>Tragopogon dasyrhynchus</i>																	+						
<i>Lappula barbata</i>																	+						

Примечание: **Классы формаций:** HF – Сообщества галоксерофитных кустарников – *Haloxerophila fruticulosa*, EU – Сообщества ксерофитных полукустарничков – *Eusuffruticulosa*, SC – Мезоксерофитные плотнодерновинные степи – *Steppa caespitosoherbosa*, HE – Сообщества галоксерофитных однолетников – *Haloxerophila ephemerosa*;

Группы формаций: Num – Nitrarietosum, Tum – Tamaricetosum, Aum – Artemisietosum tauricae, Bum – Botriochloetum, Eum – Ephemeretum; **Формации:** NiS – Nitrarieta schoberi, TIR – Tamariceta laxae-ramosissimae, ArM - Artemisieta marshallianae, ArT – Artemisieta tauricae, ArA – Artemisieta austriacae, BoI – Botriochloeta ischaemi, HoV – Halimioneta verruciferae;

Группы ассоциаций: Nm – Nitrarieta multiherbosa, Nl – Nitrarieta-Artemisieta lerchianae, Na – Nitrarieta anisantheta, Tn – Tamariceta-nitrarieta, Ta – Tamariceta-Artemisieta tauricae, Am – Artemisieta marshallianae multiherbosa, At – Artemisieta tauricae, Att – Artemisieta tauricae-tamariceta, Atf – Artemisieta tauricae-fruticeta, Aaf – Artemisieta austriacae-fruticeta, Bm – Botriochloeta multiherbosae, Hv – Halimioneta verruciferae;

Ассоциации: А – Nitrarietum tamaricoso-artemisiosum tschernievianae, Б – Nitrarietum elaeagnosum, В – Nitrarietum multiherbosum, Г – Nitrarietum dactylosum, Д – Nitrarietum rhamnoso-dactylosum, Е – Nitrarietum rhamnoso-artemisiosum lercheanae, Ж – Nitrarietum artemisiosum lercheanae, З – Nitrarietum anisanthosum rubensae, И – Tamaricetum nitrarioso-anizanthosum, К – Tamariceta-nitrarietum graminoso-medicagosum, Л – Tamaricetum nitrarioso-medicagosum, М – Tamaricetum artemisiosum taurica, Н – Artemisietum marshalliana multiherbosum, О – Artemisietum marshalliana nitrarioso-multiherbosum, П – Artemisietum tauricae tamaricosum, Р – Artemisietum tamaricoso-caricosum, С – Artemisietum taurica noeosum, Т – Artemisietum taurica noeoso-calamagrostidosum, У – Artemisietum taurica nitrarioso-capparicosum, Ф – Artemisietum taurica calamagrostidoso-fruticosum, Х – Artemisietum taurica fruticosum, Ц – Artemisietum austriaca fruticosum, Ч – Botriochloetum nitrarioso-dactylosum, Ш – Botriochloetum nitrarioso-multiherbosum, Щ – Halimionetum petrosimoniosum.

Местонахождение: Республика Дагестан. Районы исследований: Ба – Бабаюртовский, окр. с. Сулак (16 – с.ш. 43° 17' 47,5", в.д. 47° 27' 57,6"; 17 – с.ш. 43° 17' 92,4", в.д. 47° 28' 00,2"; 18 – с.ш. 42° 39' 15,9", в.д. 46° 11' 36,2"; 19 – с.ш. 42° 38' 15,2", в.д. 46° 12' 36,4"); Ка – Каякентский, окр. оз. Папас (20 – с.ш. 42° 19' 54,0", в.д. 48° 05' 15,0"; 21 – с.ш. 42° 19' 54,7", в.д. 48° 05' 11,3"; 22 – с.ш. 42° 19' 59,1", в.д. 48° 05' 09,70"; 23 – с.ш. 42° 20' 02,5", в.д. 48° 05' 11,4"; 24 – с.ш. 42° 19' 56,7", в.д. 48° 05' 15,5"); Та – Тарумовский, р. Кума (25 – с.ш. 44° 51' 32,7", в.д. 46° 36' 24,8"; 26 – с.ш. 44° 51' 40,4", в.д. 46° 36' 32,7"; 27 – с.ш. 44° 51' 51,6", в.д. 46° 35' 46,3"; 28 – с.ш. 44° 53' 03,9", в.д. 46° 34' 57,3"; 29 – с.ш. 44° 49' 12,9", в.д. 46° 36' 29,3"); Бо – Ботлихский, окр. с. Ботлих (1 – с.ш. 42° 39' 30,2", в.д. 46° 11' 96,7"; 2 – с.ш. 42° 39' 30,4"; в.д. 46° 11' 96,9"; 3 – с.ш. 42° 39' 29,9", в.д. 46° 11' 96,3"; 4 – с.ш. 42° 39' 15,9", в.д. 46° 11' 36,2"), окр. с. Кванхидатли (5 – с.ш. 42° 39' 53,4", в.д. 46° 16' 50,9"; 6 – с.ш. 42° 39' 51,9", в.д. 46° 16' 49,8"; 7 – с.ш. 42° 39' 46,8", в.д. 46° 16' 43,1"; 9 – с.ш. 42° 39' 46,3", в.д. 46° 16' 40,5"); Ку – Кумторкалинский, окр. озера Алтауское (10 – с.ш. 43° 09' 36,4", в.д.

47° 11' 96,7"; 11 – с.ш. 43° 09' 36,4", в.д. 47°11'96,6"; 12 – с.ш. 43°09'36,3", в.д. 47°11'96,5"; 13 – с.ш. 43°09'36,3", в.д. 47°11'96,2"; 14 – с.ш. 43°09'36,4", в.д. 47°11'96,9"; 15 – с.ш. 43°09'22,3", в.д. 47°11'52,5").

Даты закладки пробных площадей: 15.05.2015г. – 16; 4.06.2015г. – 13, 14, 17, 18, 19; 22.07.2018г. – 20, 21, 22, 23 , 24; 30.04.2019г. – 25, 26, 27, 28, 29; 28.05.2015г. – 1, 2, 3; 29.07.2018г. – 4, 5, 6, 7, 9; 15.05.2015г. – 10, 11, 12; 13.07.2019г. – 15.



Рисунок В1 – Куст *N. schoberi* в сулакской популяции Дагестана



Рисунок В2 – Холмик, образованный кустом *N. schoberi* в сулакской популяции Дагестана



Рисунок ВЗ – Засыпание ветром скелетных ветвей *N. schoberi* песчано-илистым грунтом в сулакской популяции Дагестана



Рисунок В4 – Куст *N. schoberi* в цвету (алтауская популяция)



Рисунок В5 – Насекомые опылители растений *N. schoberi* в алтауской популяции Дагестана



Рисунок В6 – Всходы сеянцев *N. schoberi* на ЦЭБ (семядольные листья)



Рисунок В7 – Кусты *N. schoberi* в ботлихской популяции Дагестана ранней весной



Рисунок В8 – Генеративный куст *N. schoberi* в кванхидатлинской популяции Дагестана



Рисунок В9 – Изучение корневой системы *N. schoberi* в Дагестане (сулакская популяция)



Рисунок В10 – Кумская популяция *N. schoberi* в Дагестане



Рисунок В11 – Образование бугорка кустом *N. schoberi* в папаской популяции Дагестана

