

Морфологическая изменчивость видов р. *Nitraria* в Центральном и Южном Казахстане

Е. В. БАНАЕВ¹, М. А. ТОМОШЕВИЧ¹, Т. А. АК-ЛАМА^{1, 2}

¹Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
E-mail: alnus2005@mail.ru

²Государственное бюджетное учреждение
Республики Тыва “Тувинский научный центр”
667000, Кызыл, ул. Интернациональная, 117А

Статья поступила 03.10.2020

После доработки 18.12.2020

Принята к печати 30.12.2020

АННОТАЦИЯ

Исследована изменчивость метрических признаков трех видов рода *Nitraria* (*N. schoberi* L., *N. sibirica* Pall., *N. komarovii* Pjlin & Lava ex Bobrov) в 20 популяциях Казахстана. Установлено, что *N. sibirica* отличается от *N. schoberi* и *N. komarovii* мелкими листьями, плодами и косточками, особенностями строения соцветия и цветка. Для *N. sibirica* характерно большее число цветков в соцветии (в среднем 25–66 шт.) по сравнению с *N. schoberi* и *N. komarovii* (в среднем 14–28 шт.). Также *N. sibirica* отличается от *N. schoberi* узкими лепестками венчика (в 1,3 раза), мелкими пыльниками (в 1,46 раза по длине и 1,2 раза по ширине) и пестиками (в 1,25 раза по длине и 1,44 раза по ширине). *N. komarovii* отличается от *N. schoberi* узкими листьями (в 1,7 раза). У *N. komarovii* относительно крупные пыльники, особенно по ширине, что в совокупности с более мелкими лепестками венчика отличает этот вид в цветении – цветки *N. komarovii* выглядят ярко-желтыми, тогда как у *N. schoberi* они белые, у *N. sibirica* – светло-фиолетовые. Плоды *N. komarovii* оранжевые, бледно- или ярко-красные. У *N. schoberi* плоды темно-бордовые, у *N. sibirica* – черные. На внутривидовом уровне выявлена стабильность большинства метрических признаков и их независимость, кроме габитуса растений *N. sibirica*, от 16 исследованных климатических параметров местообитаний. При этом у растений *N. sibirica* в популяциях из Илийской котловины выявлен целый ряд морфологических особенностей. В этих популяциях растения *N. sibirica* формируют кусты до 1,8 м высотой, с большим числом цветков в соцветии (до 90 шт.), крупными лепестками венчика (в среднем 3,5 мм длиной; 2,2 мм шириной), мелкими пыльниками (около 0,6 мм), мелкими плодами (5–5,5 мм длиной) и мелкими (около 4 мм длиной) узкояйцевидными косточками. Эти особенности указывают на эколого-географическую дифференциацию *N. sibirica* в экстрааридных условиях каменистой пустыни котловины и свидетельствуют в пользу отдельного таксономического ранга этих популяций.

Ключевые слова: *Nitraria sibirica*, *Nitraria schoberi*, *Nitraria komarovii*, Казахстан, внутривидовая изменчивость, межвидовые различия, листовая пластинка, семя, лепесток венчика, габитус куста.

Род *Nitraria* L. (селитрянки) насчитывает около 10 видов галофитных кустарников степных, полупустынных и пустынных районов Азии, Северной Африки, Юго-Восточной Европы (Румыния) и Австралии. Несмотря на небольшой объем рода у специалистов нет ясного представления о числе видов селитрянки, их хорологии и генезисе. Наличие незначительных различий метрических параметров вегетативных и генеративных органов приводит одних авторов к признанию крайних вариантов в качестве самостоятельных видов, другие считают их внутривидовыми формами или экологическими расами [Ильин, 1944; Бобров, 1946, 1965; Луканенкова, 1964; Петров, 1972; Васильева, 1974].

Для исследуемого в настоящей работе региона в специальной литературе [Павлов, 1963; Абдулина, 1998; Байтенов, 1999, 2001] указывается только два вида *Nitraria* – *N. schoberi* L. и *N. sibirica* Pall. М. П. Петров [1972] приводит для Средней и Центральной Азии *Nitraria roborowskii* Kom. Этот вид, по его мнению, достаточно широко распространен и произрастает вместе с *N. schoberi*. Нами в Балхаш-Алакольской котловине обнаружен впервые для территории Казахстана *N. komarovii* Pjin & Lava ex Bobrov [Tomoshevich et al., 2019].

N. komarovii считается относительно молодой модификацией *N. schoberi* в галофильных условиях литоралей Каспия [Ильин, 1958; Бобров, 1965]. При этом М. П. Петров [1972] утверждает, что аналогичные процессы происходили и в других сходных по экологии местообитаниях – по побережьям крупных соленых озер Азии. В этой связи узколистные формы, идентифицируемые как *N. komarovii*, по его мнению, не заслуживают ранга выше формы – *N. schoberi* f. *komarovii* (Pjin & Lava) Petrov.

Описанный В. Л. Комаровым [1908] вид *N. roborowskii* Kom., отличающийся от *N. schoberi* более крупными листьями, соцветиями и костянками, по мнению Е. Г. Боброва [1965], является экологической формой *N. sibirica* – *N. sibirica* f. *majus*. Увеличение размеров вегетативных и генеративных органов селитрянки Е. Г. Бобров предлагает расценивать как гигантизм в благоприятных экологических условиях (влажная глинисто-солонцеватая почва оазисов, берега озер, сухие опесчаненные тростниковые русла).

Для понимания процессов, происходящих в природных популяциях, и анализа таксономического разнообразия необходимо исследование изменчивости организмов, поскольку путь умножения числа видов лежит через географическую изменчивость [Галл, Попов, 1998]. Морфологическая изменчивость может быть результатом ненаследственных изменений признаков организмов, обусловленных изменчивостью условий среды, или являться результатом процесса их эволюционного преобразования [Лукин, 1940; Майр, 1974].

Цель работы – исследование вариабельности морфологических признаков представителей рода *Nitraria* для выявления средовой компоненты в изменчивости и уточнения их таксономического ранга.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Образцы видов *N. sibirica* (9 местообитаний), *N. schoberi* (10 местообитаний), *N. komarovii* были собраны в ходе экспедиционных работ в Республике Казахстан в 2012–2017 гг. В каждой популяции собрано 25–30 гербарных листов растений, а также образцы цветов, плодов, семян, которые помещены в бумажные пакеты, промаркированы и доставлены в лабораторию в Новосибирске для морфометрического анализа.

Все образцы, собранные во время экспедиций, депонированы в коллекцию NSC Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (Новосибирск, Россия) и доступны в цифровом гербарии ЦСБС СО РАН (<http://herb.csbg.nsc.ru:8081>). Ваучерные данные всех образцов приведены в табл. 1.

Сравнительно-морфологический анализ проводили по методике изучения внутривидовой изменчивости древесных растений, разработанной С. А. Мамаевым [1972, 1975]. Измерения листьев, цветов, плодов и семян выполняли на стереомикроскопе Carl Zeiss Stereo Discovery V12 с цифровой камерой высокого разрешения Axio Cam и программным обеспечением AxioVision v.4.8. Морфологические измерения признаков вегетативных и генеративных частей растений проведены в 30-кратной повторности в программе SIAMS Photolab с модулем “SIAMS MesoPlant”.

При анализе климатических особенностей местообитаний видов р. *Nitraria* использовали

Название популяций	Место сбора	Номер ваучерного образца
<i>N. schoberi</i>		
Айдарлы (<i>N.schoberi</i> _Aidarli)	Казахстан, Алматинская обл., Жамбылский р-н, с. Айдарлы, 17 км до Айдарлы	NSK3000958
Алаколь (<i>N.schoberi</i> _Alakol)	Казахстан, Жамбылская обл., Мойынкумский р-н, на берегу оз. Алаколь	NSK3000964 NSK3000965 NSK3000942 NSK3000943
Балхаш (<i>N.schoberi</i> _Balhash)	Казахстан, Алматинская обл., Саркандский р-н, на берегу оз. Балхаш (восточный берег), песчаная пустыня	NSK3000959 NSK3000963 NSK3000948 NSK3000949
Басши (<i>N.schoberi</i> _Basshi)	Казахстан, Алматинская обл., Кербулакский р-н, в окр. с. Басши	NSK3000998 NSK3000982 NSK3000983
Каратал (<i>N.schoberi</i> _Karatal)	Казахстан, Алматинская обл., Каратальский р-н, окр. с. Уштобе, терраса р. Каратал	NSK3000923 NSK3000950 NSK3000951 NSK3000952
Коктал (<i>N.schoberi</i> _Koktal)	Казахстан, Алматинская обл., Панфиловский р-н, окр. с. Коктал	NSK3000999
Лепсы (<i>N.schoberi</i> _Lepsi)	Казахстан, Алматинская обл., Саркандский р-н, окр. с. Лепсы, на берегу р. Лепсы	NSK3000941 NSK3000997 NSK3000981
Разъезд 47 (<i>N.schoberi</i> _Raz'ezd_47)	Казахстан, Алматинская обл., Аксуский р-н, окр. с. Молалы	NSK3000944
Сарыозек (<i>N.schoberi</i> _Sariozek)	Казахстан, Алматинская обл., Коксуский р-н, 30 км к северу от с. Сарыозек	NSK3000995 NSK3000986 NSK3000969 NSK3000945 NSK3000946 NSK3000947
Чарын (<i>N.schoberi</i> _Charin)	Казахстан, Алматинская обл., Уйгурский р-н, с. Чунжа, р. Чарын, 10 км от с. Коктал за р. Или	NSK3000955 NSK3000956 NSK3000957
<i>N. sibirica</i>		
Балхаш (<i>N. sibirica</i> _Balhash)	Казахстан, Алматинская обл., Саркандский р-н, восточный берег оз. Балхаш, песчаная пустыня	NSK3000921 NSK3001248
Басши (<i>N.sibirica</i> _Basshi)	Казахстан, Алматинская обл., Кербулакский р-н, окр. с. Басши	NSK3001277 NSK3001249
Кайнар (<i>N.sibirica</i> _Kainar)	Казахстан, Карагандинская обл., Каркаралинский р-н, по трассе Каркаралинск – Кайнар, восточнее с. Шолаккайын	NSK3000918
Каратал (<i>N.sibirica</i> _Karatal)	Казахстан, Алматинская обл., Каратальский р-н, окр. с. Уштобе, терраса р. Каратал	NSK3000922 NSK3001272
Коктал (<i>N.sibirica</i> _Koktal)	Казахстан, Алматинская обл., Панфиловский р-н, окр. с. Коктал	NSK3000989 NSK3001236
Курган (<i>N.sibirica</i> _Kurgan)	Казахстан, Карагандинская обл., Каркаралинский р-н, южнее с. Аыбыз, могильник, курган	NSK3001285
Курты (<i>N. sibirica</i> _Kurti)	Казахстан, Алматинская обл., Илийский р-н, севернее с. Курты, берег р. Курты	NSK3000990 NSK3001275 NSK3001241
Матай (<i>N.sibirica</i> _Matai)	Казахстан, Алматинская обл., Аксуский р-н, по трассе Мотай-Талдыкорган, окр. пос. Колтабан	NSK3001273
Таскарасу (<i>N.sibirica</i> _Taskarasu)	Казахстан, Алматинская обл., Уйгурский р-н, окр. с. Таскарасу	NSK3001244
<i>N. komarovii</i>		
Балхаш (<i>N.komarovii</i> _Balhash)	Казахстан, Алматинская обл., Саркандский р-н, восточный берег оз. Балхаш, песчаная пустыня	NSK3000920 NSK3000926 NSK3000927 NSK3000920

16 характеристик: среднемесячные температуры мая, июля, января; годовую амплитуду температур воздуха; коэффициент Конрада; безморозный период; средний максимум из годовых температур; средний минимум из годовых температур; число дней в году с $t > 5^{\circ}\text{C}$; число дней в году с $t > 10^{\circ}\text{C}$; сумму температур воздуха за период с $t > 5^{\circ}\text{C}$; сумму температур воздуха за период с $t > 10^{\circ}\text{C}$; годовое количество осадков, мм; коэффициент увлажнения; количество осадков за IV–X месяцы; недостаточность насыщения воздуха.

Для определения сходства-различия объектов (местообитаний, популяций) использовали кластерный анализ (метод Уорда), в качестве меры сходства – евклидово расстояние.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Морфологическая изменчивость *N. schoberi*

Для *N. schoberi* характерны раскидистые, рыхлые кусты с явно дуговидно изогнутыми стеблями, с крупными, редко расположенными на побеге колючками. В большинстве популяций высота растений составляет 60–80 см. Более крупные особи отмечены в популяциях Коктал и Басши – до 1–1,2 м. Длина листовой пластинки *N. schoberi* в обследованных популяциях составляет от 2 до 4 см, средние значения – 2,5–3 см (табл. 2). Наиболее мелкие листовые пластинки обнаружены у растений *N. schoberi* в популяциях Айдарлы, Басши, Коктал – средние значения

Т а б л и ц а 2
Изменчивость признаков листовой пластинки, соцветия и семян видов рода *Nitraria*

Популяция	Длина листовой пластинки, мм	Ширина листовой пластинки, мм	Число цветков в соцветии, шт.	Длина междоузлий в соцветии, мм	Длина косточки, мм	Ширина косточки, мм
<i>N. schoberi</i>						
Алаколь	30,89 ± 0,70	5,44 ± 0,15	21,40 ± 0,98	5,8 ± 1,3	8,5 ± 0,19	4,00 ± 0,07
Балхаш	24,80 ± 0,52	5,30 ± 0,12	16,00 ± 3,03	6,0 ± 1,5	9,03 ± 0,18	5,40 ± 0,13
Лепсы	23,50 ± 0,96	5,50 ± 0,15	13,80 ± 2,20	3,8 ± 0,5	9,68 ± 0,12	4,87 ± 0,11
Каратал	30,40 ± 0,73	5,73 ± 0,12	17,50 ± 2,50	4,5 ± 0,5	8,95 ± 0,21	5,49 ± 0,13
Разъезд 47	26,75 ± 0,46	5,50 ± 0,11	27,00 ± 2,58	3,7 ± 0,4	7,40 ± 0,16	3,60 ± 0,10
Айдарлы	22,10 ± 0,20	4,20 ± 0,12	18,80 ± 1,69	4,4 ± 0,5	7,10 ± 0,17	3,70 ± 0,09
Сарыозек	25,25 ± 0,34	4,75 ± 0,08	24,75 ± 2,87	3,8 ± 0,8	8,62 ± 0,07	5,36 ± 0,09
Басши	22,40 ± 0,49	4,70 ± 0,13	24,00 ± 1,61	10,7 ± 3,0	9,60 ± 0,14	4,97 ± 0,06
Коктал	22,20 ± 0,53	5,40 ± 0,18	27,50 ± 2,38	4,5 ± 0,5	8,59 ± 0,16	5,51 ± 0,10
Чарын	27,50 ± 0,46	6,17 ± 0,21	23,00 ± 1,79	4,6 ± 0,9	8,24 ± 0,15	4,95 ± 0,08
<i>N. sibirica</i>						
Балхаш	14,54 ± 0,55	3,83 ± 0,27	30,25 ± 3,82	2,5 ± 0,4	5,41 ± 0,11	2,79 ± 0,04
Басши	16,50 ± 0,53	4,11 ± 0,11	42,80 ± 2,15	5,0 ± 1,5	4,21 ± 0,08	2,21 ± 0,04
Каратал	15,11 ± 0,41	4,06 ± 0,26	31,25 ± 4,27	5,3 ± 0,6	5,70 ± 0,11	2,64 ± 0,05
Коктал	14,75 ± 0,35	3,06 ± 0,09	66,40 ± 7,14	3,8 ± 0,8	4,44 ± 0,12	2,33 ± 0,05
Курты	15,11 ± 0,48	4,28 ± 0,22	32,00 ± 3,03	3,8 ± 0,5	4,61 ± 0,06	2,05 ± 0,04
Матай	15,11 ± 0,48	4,11 ± 0,27	27,00 ± 3,49	5,8 ± 0,9	6,16 ± 0,09	3,14 ± 0,03
Таскарасу	14,00 ± 0,56	3,17 ± 0,18	25,00 ± 4,00	2,8 ± 0,5	4,61 ± 0,07	2,61 ± 0,05
Курган	10,35 ± 0,35	3,82 ± 0,21	25,70 ± 3,21	3,7 ± 0,3	5,75 ± 0,09	2,80 ± 0,05
Кайнар	10,20 ± 0,39	3,98 ± 0,19	15,00 ± 2,30	3,1 ± 0,3	5,35 ± 0,08	2,40 ± 0,03
<i>N. komarovii</i>						
Балхаш	27,00 ± 0,50	2,83 ± 0,14	24,75 ± 2,49	5,5 ± 1,3	9,89 ± 0,18	5,39 ± 0,16



Рис. 1. Форма листьев *N. schoberi*: а – Айдарлы; б – Балхаш

длины около 2 см. Значения листового коэффициента варьируют от 0,14 до 0,26; самая широкая часть листовой пластинки расположена выше ее середины. Таким образом, для *N. schoberi* характерны продолговато-лопатчат-

тые и обратноланцетные листья (рис. 1). В популяции Айдарлы листовые пластинки имеют линейно-лопатчатую форму.

Число цветков в соцветии *N. schoberi* варьирует от 10 до 32 шт., некоторое увеличение значения признака наблюдается в южных популяциях Сарыозек, Басши, Коктал, Чарын – в среднем около 25 шт. (рис. 2, 3). Длина междоузлий в соцветии *N. schoberi* составляет 3,5–4,5 мм. Наиболее длинные междоузлия отмечены в популяции Басши – до 10,7 мм.

Лепестки венчика *N. schoberi* яйцевидные, редко ромбовидные, с короткими ноготками [Ак-Лама и др., 2017] (рис. 4). Длина лепестков венчика варьирует от 3 до 4,5 мм (табл. 3).

Плоды *N. schoberi* темно-бордовые, реже – черные (Алаколь, Лепсы, Разъезд 47) или ярко-бордовые (Сарыозек). Цвет сока бледно-бордовый, бледно-розовый. Окраска сока в значительной степени связана с оттенком кожицы плода. Плоды широкоовальные, обычно не превышают 1 см в длину и 7–8 мм в диаметре. Масса 100 шт. костянок варьирует в популяциях от 220 до 440 г. Длина косточек *N. schoberi* колеблется в пределах 7–10 мм, в среднем 8–9,5 мм. Ширина косточек 4,5–5,5 мм. Во всех исследованных популяциях *N. schoberi* косточки имели яйцевидную форму (рис. 5).

Морфологическая изменчивость *N. komarovii*

Высота растений *N. komarovii* 0,5–1 м, диаметр – 1,5–3 м, кусты густо разветвленные от основания, с изящными, слегка изогнуты-

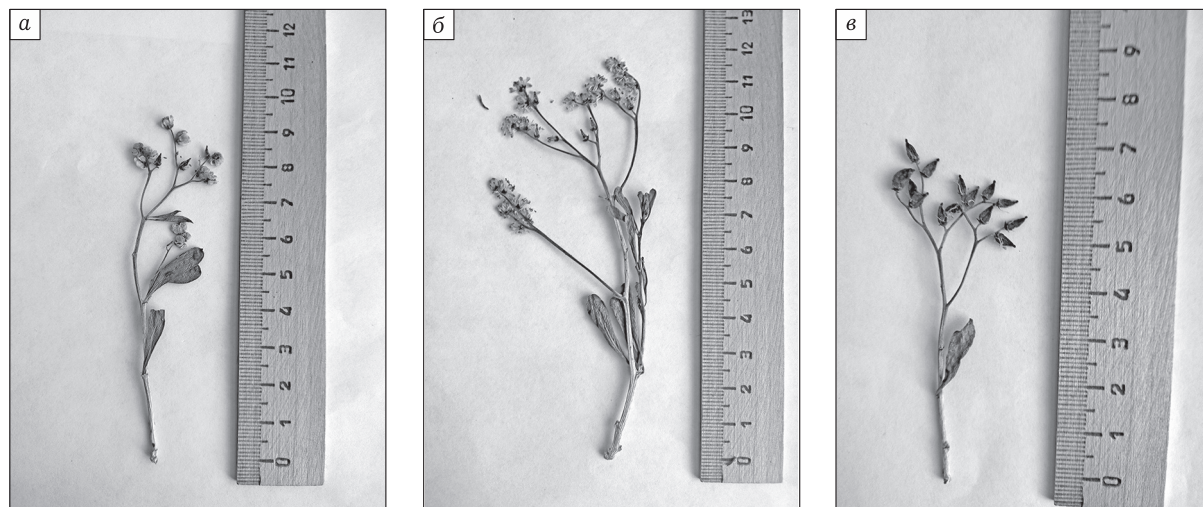


Рис. 2. Особенности строения соцветий *N. schoberi*: а – Балхаш; б – Басши; в – Лепсы

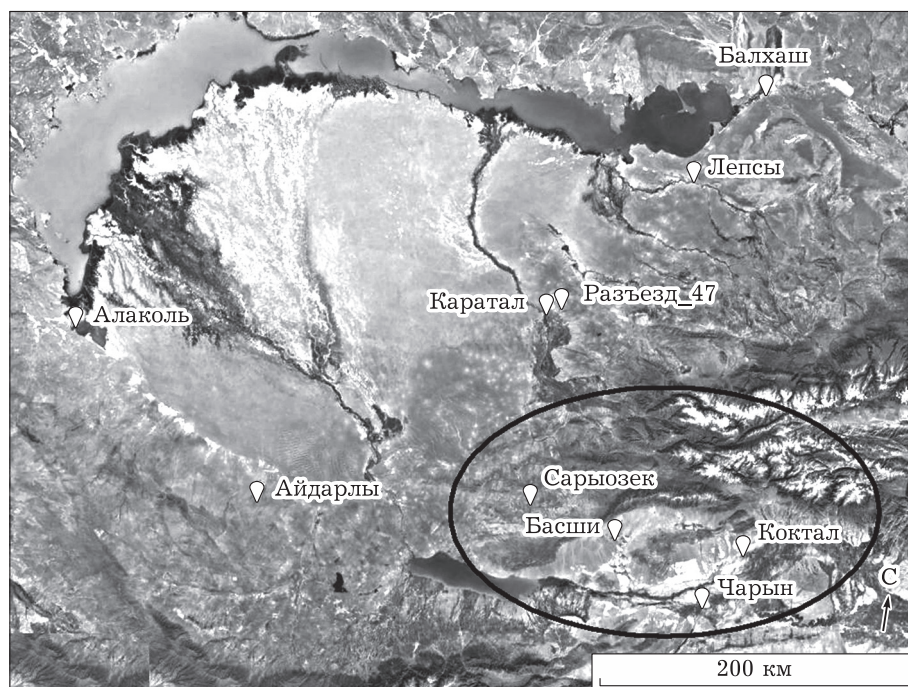


Рис. 3. Группировка популяций *N. schoberi* по числу цветков в соцветии

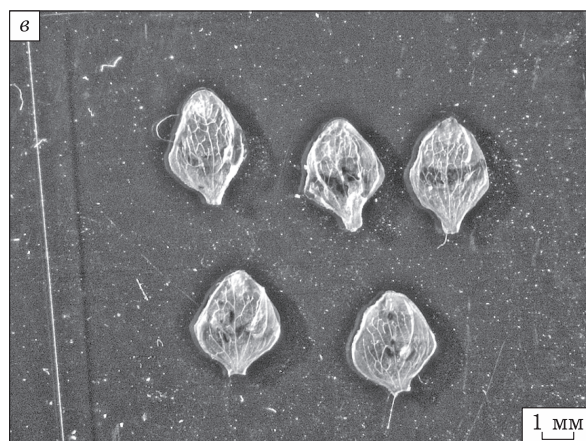
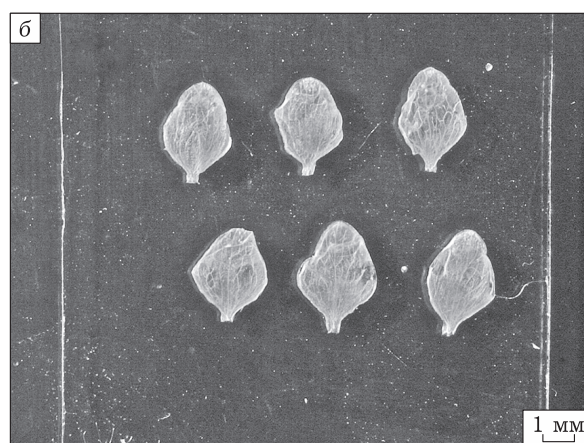
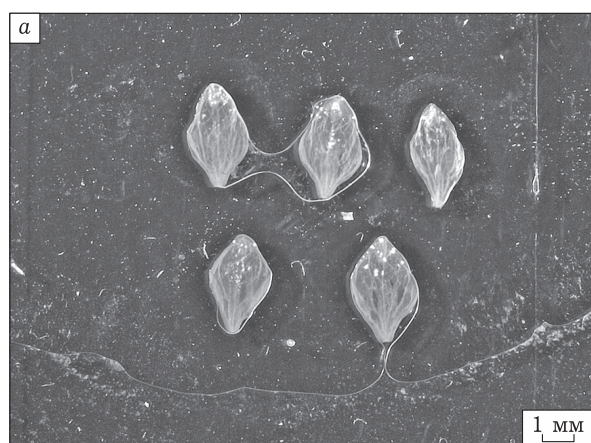


Рис. 4. Изменчивость лепестков венчика *N. schoberi*: а – Чарын; б – Басши; в – Каратал

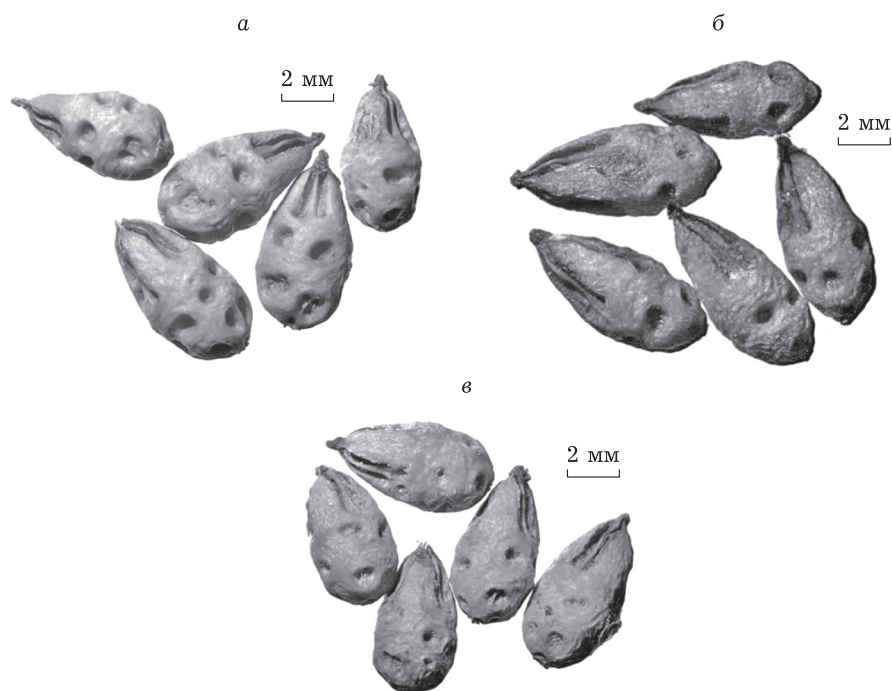


Рис. 5. Изменчивость семян *N. schoberi*: а – Балхаш; б – Лепсы; в – Сарыюзек

ми, приподнятыми в центре побегами, с относительно редко расположенными колючками. Листовая пластинка длиной 2,5–3 см, шириной 3 мм, листовой коэффициент 0,08–0,13.

Число цветков в соцветии *N. komarovii* в среднем 25 шт., минимальное – 17 шт., максимальное – 30 шт., длина междоузлий в соцветии варьирует от 4 до 7 мм при среднем

Т а б л и ц а 3
Индивидуальная изменчивость признаков цветка видов рода *Nitraria*

Популяция	Длина лепестка, мм	Ширина лепестка, мм	Длина пестика, мм	Ширина завязи, мм	Длина тычинки, мм	Длина ты- чиночной нити, мм	Длина- пыльника, мм	Ширина пыльника, мм
<i>N. schoberi</i>								
Балхаш	3,76 ± 0,03	2,84 ± 0,04	4,04 ± 0,15	1,98 ± 0,13	3,27 ± 0,03	2,07 ± 0,03	1,32 ± 0,01	0,57 ± 0,01
Каратал	3,74 ± 0,03	2,75 ± 0,03	3,84 ± 0,13	1,84 ± 0,02	3,25 ± 0,04	2,00 ± 0,04	1,37 ± 0,03	0,74 ± 0,01
Лепсы	3,48 ± 0,03	2,66 ± 0,04	3,66 ± 0,10	1,58 ± 0,05	3,42 ± 0,07	2,31 ± 0,07	1,18 ± 0,02	0,58 ± 0,01
Сарыюзек	3,38 ± 0,03	2,36 ± 0,03	3,24 ± 0,05	1,68 ± 0,04	2,68 ± 0,06	1,93 ± 0,06	0,78 ± 0,01	0,46 ± 0,01
Басши	4,04 ± 0,04	2,86 ± 0,03	–	–	–	–	–	–
Чарын	3,78 ± 0,05	2,31 ± 0,04	–	–	–	–	–	–
<i>N. sibirica</i>								
Балхаш	3,13 ± 0,03	1,74 ± 0,03	2,48 ± 0,09	1,13 ± 0,06	2,80 ± 0,02	1,85 ± 0,02	1,02 ± 0,01	0,50 ± 0,01
Курты	3,39 ± 0,04	1,87 ± 0,03	2,87 ± 0,15	1,21 ± 0,20	3,06 ± 0,05	2,25 ± 0,04	0,85 ± 0,01	0,52 ± 0,01
Таскарасу	3,06 ± 0,02	1,78 ± 0,04	2,68 ± 0,04	1,04 ± 0,02	2,67 ± 0,03	1,94 ± 0,03	0,77 ± 0,01	0,51 ± 0,01
Каратал	3,55 ± 0,04	2,34 ± 0,04	3,29 ± 0,07	1,48 ± 0,04	3,16 ± 0,05	2,57 ± 0,05	0,62 ± 0,01	0,46 ± 0,01
Басши	3,41 ± 0,04	2,20 ± 0,04	–	–	–	–	–	–
Коктал	3,50 ± 0,02	2,17 ± 0,03	–	–	–	–	–	–
<i>N. komarovii</i>								
Балхаш	2,97 ± 0,05	2,03 ± 0,04	2,40 ± 0,04	1,29 ± 0,05	2,70 ± 0,03	1,64 ± 0,02	1,29 ± 0,01	0,69 ± 0,01

значении 5,5 мм. Лепестки венчика яйцевидной формы, в среднем около 3 мм длиной, 2 мм шириной.

Плоды *N. komarovii* оранжевые, бледно- или ярко-красные, со светло-розовым соком. Масса 100 шт. костянок 370–530 г. Косточки продолговато-конические с характерной оттянутой верхушкой, длиной 9–11 мм, шириной 5–7 мм.

Морфологическая изменчивость *N. sibirica*

N. sibirica – вид, вариабельный по габитусу, характеризуется сильно колючими, в центре куста полуизогнутыми приподнимающимися побегами.

Длина листовой пластинки *N. sibirica* варьирует незначительно и составляет в среднем 1,0–1,5 см. Наиболее мелкие листья отмечены в северных популяциях – Кайнар, Курган (см. табл. 2). Листовой коэффициент

изменяется в пределах 0,2–0,33; самая широкая часть листовой пластинки расположена выше ее середины, таким образом листья *N. sibirica* следует охарактеризовать как обратноланцетные.

По числу цветков в одном соцветии выделяются популяции *N. sibirica* из Илийской котловины – Коктал и Басши, где их насчитывалось до 90 шт. (рис. 6). Обычно число цветков в соцветии *N. sibirica* составляет в среднем 25–30 шт.

Лепестки венчика *N. sibirica* заостренно-эллиптические, в популяциях Басши, Каратал, Коктал встречаются ромбовидные и яйцевидные лепестки (рис. 7). Длина лепестков венчика *N. sibirica* варьирует в пределах 2,5–4 мм. В популяциях Басши, Каратал, Коктал лепестки более крупные – в среднем 3,4–3,5 мм. В популяциях Балхаш и Таскарасу длина лепестков венчика в среднем около 3,1 мм.

Зрелые плоды *N. sibirica* всегда черные, в период созревания – ярко-красные, цвет



Рис. 6. Строение соцветия *N. sibirica*: а, б – Коктал; в – Курты; з – Матай

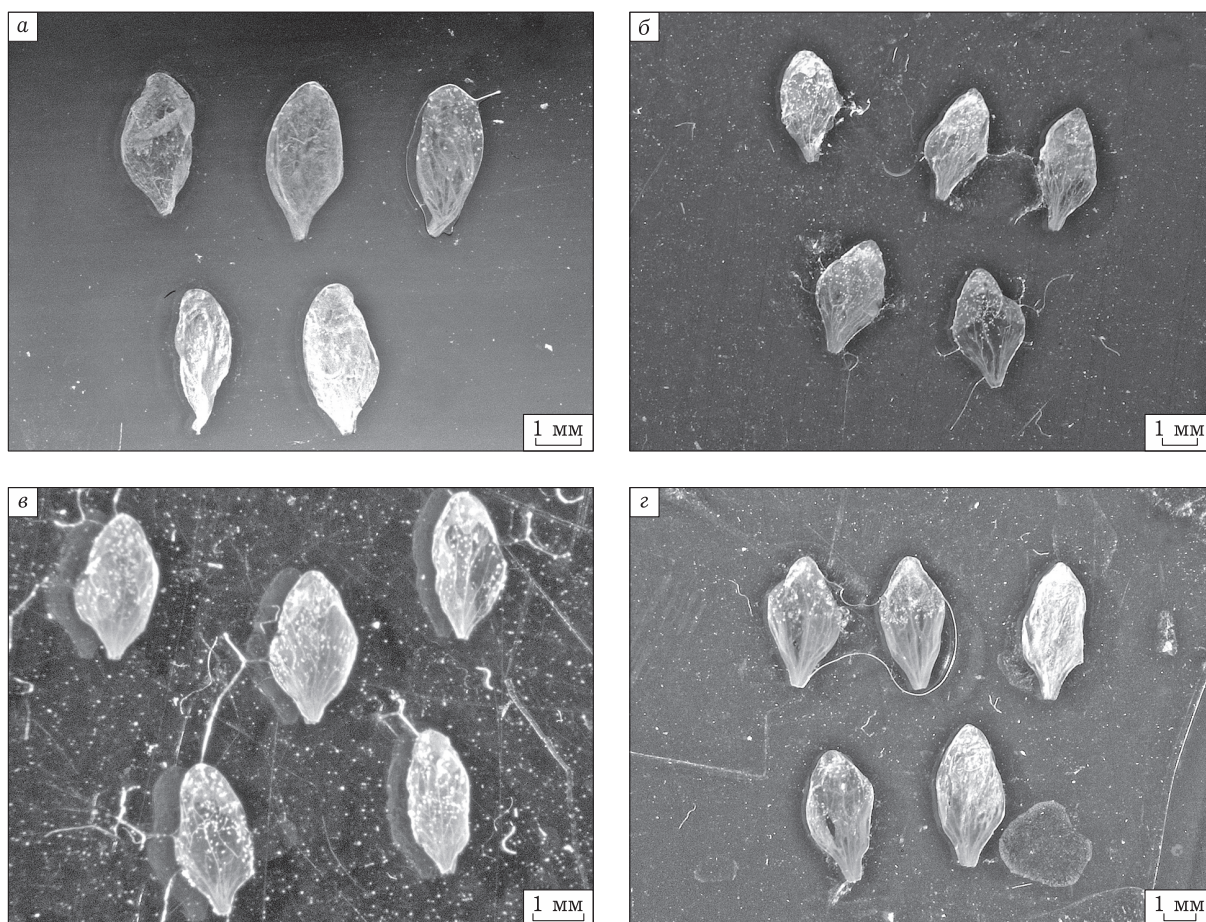


Рис. 7. Изменчивость лепестков венчика *N. sibirica*: а – Балхаш; б – Курты; в – Таскарасу; г – Каратал

сока зрелых плодов темно-синий. Только в популяции Каратал отмечалась черно-зеленая окраска сока, а в популяции Курты – светло-черная. Плоды *N. sibirica* округлые, около 5 мм в диаметре. Мелкие костянки

встречались в популяциях Басши и Каратал – 4–6 мм, наиболее крупные в популяции Матай – до 9 мм. Масса 100 шт. плодов в популяции Матай составила 200–270 г, в Басши – 50–80 г. В остальных популяциях этот показатель варьирует в пределах 100–200 г.

Мелкие, узкояйцевидной формы косточки с узким заостренным кончиком характерны для популяций *N. sibirica* Басши, Коктал, Курты, Таскарасу. Более крупные косточки яйцевидной формы отмечались в популяциях Балхаш, Каратал, Матай (рис. 8).

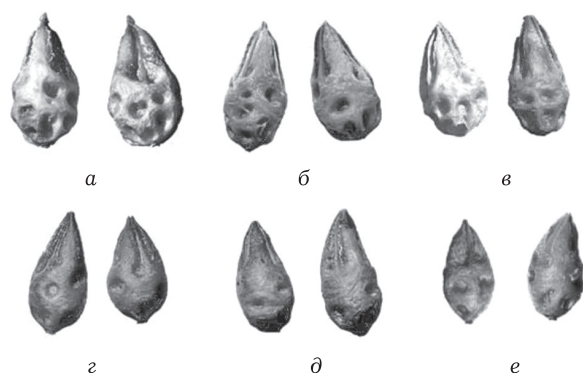


Рис. 8. Индивидуальная изменчивость семян *N. sibirica*:

а – Балхаш; б – Каратал; в – Матай; г – Басши; д – Коктал; е – Курты

ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ полученных данных подтвердил наличие морфологических различий *N. sibirica*, *N. schoberi* и *N. komarovii* [Бананев и др., 2017]. *N. sibirica* выделилась в отдельный кластер (рис. 9) как мелколистный и мелкоплодный вид. Кроме того, *N. sibirica*

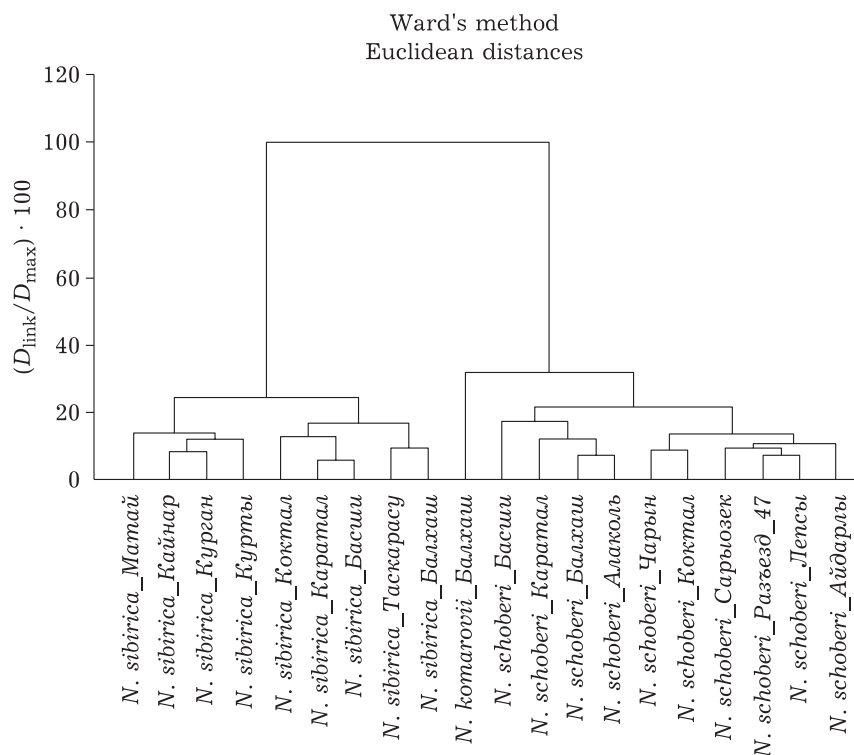


Рис. 9. Дендрограмма сходства популяций видов рода *Nitraria*

отличается от *N. schoberi* и *N. komarovii* особенностями строения соцветий. Для *N. sibirica* характерно большее число цветков в соцветии (в среднем 25–66 шт.) по сравнению с *N. schoberi* и *N. komarovii* (в среднем 14–28 шт.). Также *N. sibirica* отличается от *N. schoberi* узкими лепестками венчика (в 1,3 раза), мелкими пыльниками (в 1,46 раза по длине и 1,2 раза по ширине) и пестиками (в 1,25 раза по длине и 1,44 раза по ширине).

N. komarovii отличается от *N. schoberi* узкими листьями (в 1,7 раза) – в среднем у *N. schoberi* ширина листовой пластинки со-

ставляет около 5 мм, а *N. komarovii* – 3 мм (рис. 10). Листовые пластинки *N. schoberi* и *N. sibirica* обратноланцетные или продолговато-лопатчатые с тупой или слегка заостренной верхушкой. Для *N. komarovii* характерны листья линейной, иногда линейно-лопатчатой формы, с резко заостренной, изредка слабо выраженной верхушкой.

У *N. komarovii* меньше длина тычинки (до 3,5 мм) и тычиночной нити (до 2 мм) по сравнению с *N. schoberi* и *N. sibirica*, у которых длина тычинки достигает 4 мм, тычиночной нити – 3 мм, пыльника – почти 2 мм.



Рис. 10. Изменчивость листьев видов рода *Nitraria*:

а – *N. komarovii*; б – *N. schoberi*; в – *N. sibirica*

При этом у *N. komarovii* относительно крупные пыльники, особенно по ширине, что в совокупности с более мелкими лепестками венчика отличает этот вид в цветении – цветки *N. komarovii* выглядят ярко-желтыми, тогда как у *N. schoberi* они белые, у *N. sibirica* – светло-фиолетовые. Пестики крупнее у *N. schoberi* – 2,5–4,7 мм длиной и 1,3–2,3 мм шириной. У *N. sibirica* и *N. komarovii* пестики редко превышают 3,5 мм в длину и 1,8 мм в ширину.

Анализируя метрические признаки в связи с эколого-географическими параметрами местообитаний, следует отметить их высокую стабильность, что ранее отмечалось нами для сибирских популяций *N. sibirica* [Банаев и др., 2017]. Незначительная связь с климатическими факторами у *N. schoberi* просматривается лишь по параметрам листьев. В популяциях Айдарлы, Басши, Коктал, где низкий коэффициент увлажнения (0,15–0,17), высокие суммы положительных температур воздуха ($t > 5\text{ }^{\circ}\text{C}$ – более 3800, $t > 10\text{ }^{\circ}\text{C}$ – более 3500), высокая недостаточность насыщения воздуха (8,4–9,7), у растений *N. schoberi* листовые пластинки мельче.

На метрические признаки вегетативных органов *N. schoberi* влияют и микроусловия ме-

стообитаний, в первую очередь доступность грунтовых вод. Популяция Алаколь расположена в непосредственной близости от крупного водоема – оз. Алаколь. В популяциях Каратал, Чарын растения *N. schoberi* произрастают на террасах рек. Популяции Разъезд 47, Сарыозек расположены в условиях с высоким уровнем грунтовых вод или наличием водотока, тогда как популяция Айдарлы обнаружена на плато Бозой у обочины шоссе, где имеется лишь временное весеннее подтопление талыми водами. Популяции Басши и Коктал *N. schoberi* расположены на высоте более 1000 м над ур. м. в каменистой пустыне со “сверхаридными” почвами – аналогами почв гамад Монголии [Евстифеев, Рачковская, 1976; Насыров, Соколов, 1998].

Однако влияние условий местообитаний на метрические параметры вегетативных и генеративных органов *N. schoberi* незначительно. Также стабильны признаки вегетативных и генеративных органов *N. schoberi* по ареалу. Например, в популяциях Западной Сибири у растений *N. schoberi* листья по длине сопоставимы с листьями казахстанских растений, иногда чуть мельче – около 2 см [Банаев и др., 2017]. При этом суммы положительных температур воздуха на восточной границе ареала вида за-

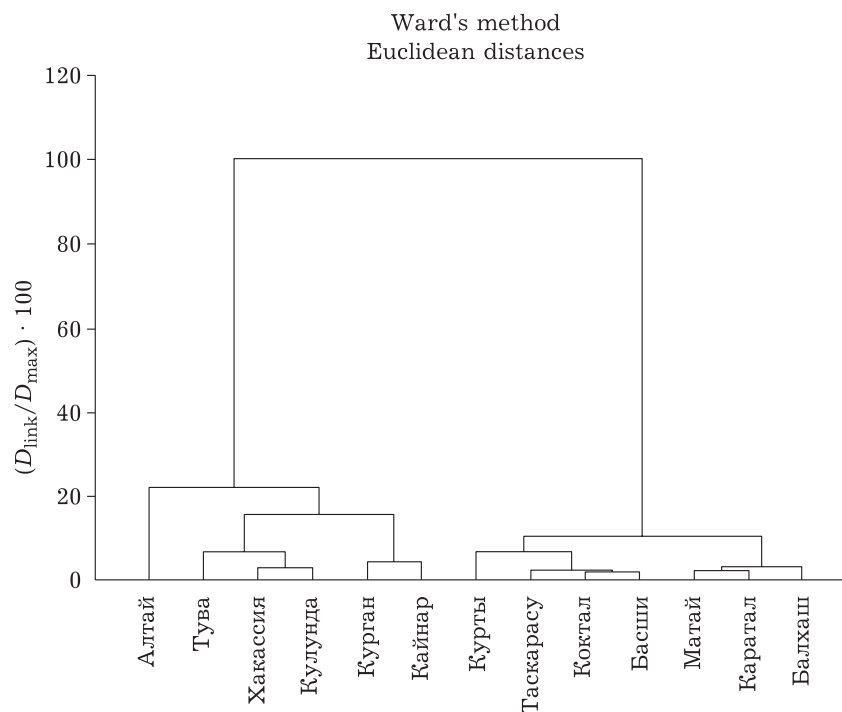


Рис. 11. Дендрограмма сходства местообитаний *N. sibirica* по 16 климатическим параметрам температуры и влажности

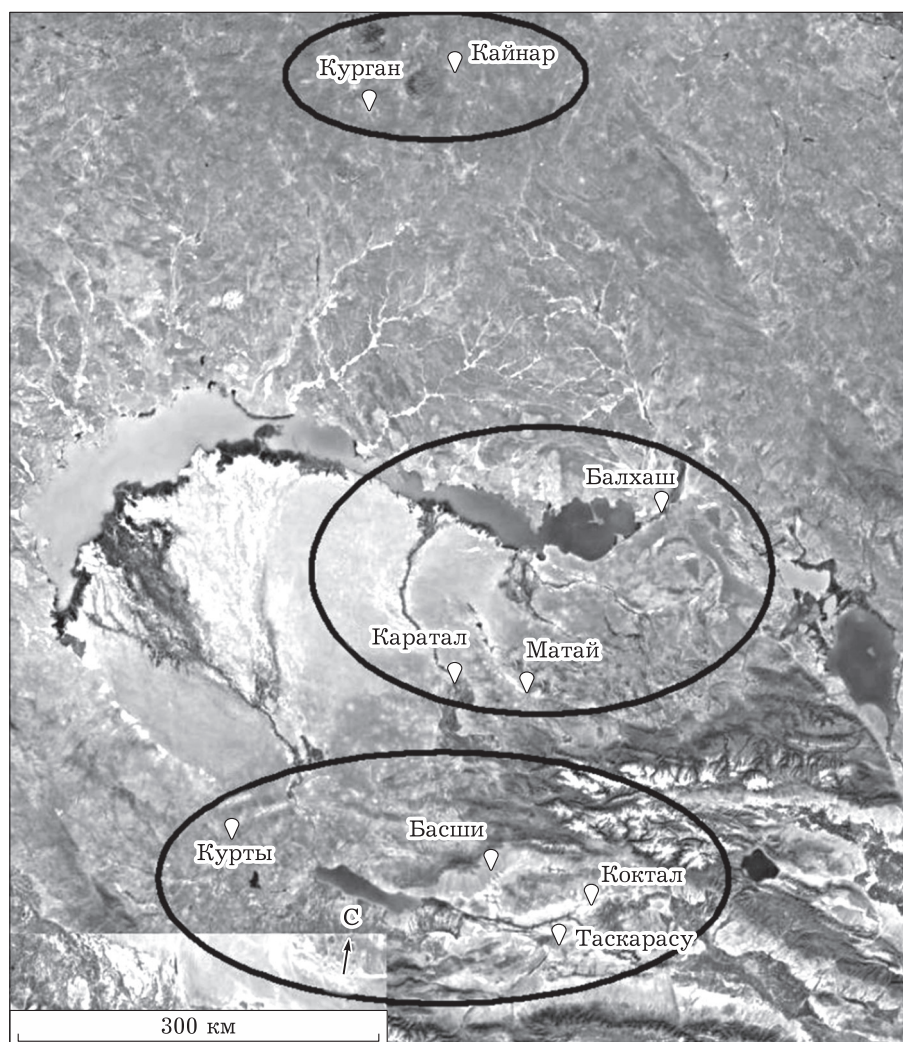


Рис. 12. Кластеризация популяций *N. sibirica* по габитусу куста

метно ниже по сравнению с Казахстаном – $t > 5^\circ\text{C}$ и $t > 10^\circ\text{C}$ ниже на 1400°C .

Поскольку центром происхождения *N. schoberi* считается Арало-Каспийский бассейн, откуда вид расселился на юг и восток в Среднюю Азию и Западную Сибирь [Бобров, 1946], в островных популяциях на границе ареала вида (Кулундинская степь) следовало бы ожидать “выщепления” крайних морфотипов. Однако, как отмечал В. Л. Комаров [1908], “изменчивость *N. schoberi* очень велика, но мало ориентирована” (стр. 165) географически. Это связано с тем, что виды рода *Nitraria* приурочены к локальным интразональным местообитаниям и способны существовать лишь при сочетании необходимых почвенно-грунтовых параметров, преимущественно, влажности почвы и засоленности [Худяев, Банаев, 2012].

Температура и влажность воздуха не являются для *N. schoberi* и *N. sibirica* основными лимитирующими факторами. В связи с этим для видов рода *Nitraria* не характерна клинальная изменчивость, присущая многим видам со сплошными ареалами [Майр, 1974], в том числе бореальным видам древесных растений [Банаев, 1997а, б; 2009а, б; Банаев, Шемберг, 2000; Банаев, Адельшин, 2009].

Климатические параметры местообитаний оказывают влияние лишь на габитус растений *N. sibirica* (рис. 11, 12), что уже было показано нами ранее в сибирских популяциях этого вида [Банаев и др., 2017]. В Республиках Алтай, Тыва растения *N. sibirica* достигают высоты не более 20 см, в популяциях Хакасии, Кулундинской степи – в среднем 50 см. Аналогичные кусты (около 50 см) отме-



Рис. 13. Габитус *N. sibirica*: а – Кайнар (до 50 см); б – Матай (до 70 см); в – Курты (до 1,4 м); г – Коктал (до 1,8 м)

чены в северных казахстанских популяциях *N. sibirica* – Кайнар и Курган. В популяциях Балхаш, Матай, Каратал генеративные особи достигают 70 см; в Таскарасу, Курты – 1,0–1,4 м. Наиболее крупные растения *N. sibirica* отмечены в районе Басши и Коктал – высотой до 1,8 м (рис. 13).

Также у *N. sibirica* в популяциях из Илийской котловины (Басши, Коктал, Таскарасу) выявлен целый ряд морфологических особенностей. Здесь у растений большее число цветков в соцветии (до 90 шт.), крупные лепестки венчика (в среднем 3,5 мм длиной; 2,2 мм шириной), мелкие пыльники (около 0,6 мм), мелкие плоды (5–5,5 мм длиной) и мелкие (около 4 мм длиной) узкояйцевидные косточки. Кроме того, растения *N. sibirica* из популяций Коктал и Таскарасу содержат меньшее число фенольных компонентов по сравнению с растениями из северных популяций (Курган, Кайнар) [Ак-Лама, 2020]. Наличие осо-

бенностей состава и содержания фенольных соединений особей *N. sibirica* из Алматинской области Казахстана подтверждается результатами сравнения фенольных профилей в растениях *N. sibirica* из других регионов, в том числе из Сибири [Воронкова и др., 2017; Voronkova et al., 2020]. Внутривидовая неоднородность *N. sibirica* была выявлена и по результатам анализа региона ITS2 ядерной рибосомной ДНК [Полякова и др., 2020; Banaev et al., 2020]. Перечисленные факты указывают на эколого-географическую дифференциацию популяций *N. sibirica*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в Республике Казахстан нами установлено три вида рода *Nitraria* – *N. schoberi*, *N. sibirica*, *N. komarovii*. Помимо побережья Каспия *N. komarovii* произрастает на прибрежных песках в юго-восточной части

оз. Балхаш. *N. komarovii* достоверно отличается от *N. schoberi* узкими листьями линейной, иногда линейно-лопатчатой формы, с резко заостренной, изредка слабо выраженной верхушкой. Также у *N. komarovii* более крупные пыльники, особенно по ширине, что в совокупности с мелкими лепестками венчика отличает этот вид в цветении – цветки *N. komarovii* выглядят ярко желтыми, тогда как у *N. schoberi* они белые, у *N. sibirica* – светло-фиолетовые. Плоды *N. komarovii* оранжевые, бледно- или ярко-красные. У *N. schoberi* плоды темно-бордовые, у *N. sibirica* – черные.

Выявлена стабильность большинства морфометрических признаков *N. schoberi* и *N. sibirica* в различных частях ареала, что свидетельствует о низкой зависимости этих параметров от влажности и температуры воздуха местообитаний. Климатические параметры оказывают влияние только на габитус растений, особенно это проявляется у *N. sibirica*.

Внутривидовая дифференциация *N. sibirica* в условиях экстраридной Илийской котловины свидетельствует в пользу отдельного таксономического ранга этих популяций.

ЛИТЕРАТУРА

- Абдулина С. А. Список сосудистых растений Казахстана. Алматы, 1998. 187 с.
- Ак-Лама Т. А. Таксономическое разнообразие рода *Nitraria* L. в Средней Азии: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2020. 46 с.
- Ак-Лама Т. А., Банаев Е. В., Томошевич М. А. Особенности строения цветка некоторых видов рода *Nitraria* L. // Изучение, сохранение и рациональное использование растительности мира Евразии: материалы Междунар. науч. конф., посвящ. 85-летию Ин-та ботаники и фитоинтродукции КН МОН РК (17–19 августа 2017 г.). Алматы, 2017. С. 98–103.
- Байтенов М. С. Флора Казахстана. Алматы: Гылым, 1999. Т. 1. 400 с.
- Байтенов М. С. Флора Казахстана. Алматы: Гылым, 2001. Т. 2. 280 с.
- Банаев Е. В. Особенности варьирования некоторых метрических признаков *Alnus hirsuta* (Spach) Turcz. Ex Rupr. в связи с проблемой биоразнообразия // Сиб. экол. журн. 1997а. № 1. С. 51–58.
- Банаев Е. В. Изменчивость количественных признаков листьев и женских сережек *Alnus hirsuta* (Betulaceae) // Ботан. журн. 1997б. Т. 82, № 6. С. 86–91.
- Банаев Е. В. О влиянии климата на морфологическую структуру вида *Alnus hirsuta* (Betulaceae) // Экология. 2009а. № 1. С. 22–27. [Banaev E. V. On the Effect of Climate on the Morphological Structure of *Alnus hirsuta* (Betulaceae) // Russian Journal of Ecology. 2009а. Vol. 40, N 1. P. 18–23.]
- Банаев Е. В. Фенотипическая изменчивость *Alnus fruticosa* Rupr. s. l. (Betulaceae) в Азиатской России // Раст. мир Азиат. России. 2009б. № 1 (3). С. 44–52.
- Банаев Е. В., Адельшин Р. В. Структура *Alnus fruticosa* Rupr. s. l. и его взаимоотношение с другими таксонами подрода *Alnobetula* (Ehrhart) Peterman // Сиб. экол. журн. 2009. № 6. С. 927–939. [Banaev E. V., Adel'shin R. V. Structure of *Alnus fruticosa* Rupr. s. l. and its relationships with other taxa of subgenus *Alnobetula* (Ehrhart) Peterman // Contemporary Problems of Ecology. 2009. Vol. 2, N 6. P. 601–610].
- Банаев Е. В., Шемберг М. А. Ольха в Сибири и на Дальнем Востоке России (изменчивость, таксономия, гибридикация). Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2000. 99 с.
- Банаев Е. В., Томошевич М. А., Ямтыров М. Б. Об изменчивости метрических и качественных признаков видов рода *Nitraria* L. в связи с эколого-климатическими условиями местообитаний Сибири // Сиб. экол. журн. 2017. Т. 24, № 6. С. 746–757. [Banaev E. V., Tomoshevich M. A., Yamtyrov M. B. On variation of metric and qualitative characters of *Nitraria* L. species in the context of ecological-climatic conditions of habitat in Siberia // Contemporary Problems Ecology. 2017. Vol. 10, N 6. P. 664–673].
- Бобров Е. Г. Об азиатских видах рода *Nitraria* L. // Сов. ботаника. 1946. Т. 14, № 1. С. 19–30.
- Бобров Е. Г. О происхождении флоры пустынь Старого света в связи с обзором рода *Nitraria* L. // Ботан. журн. 1965. Т. 50, № 8. С. 1053–1067.
- Васильева Л. И. Новый вид рода *Nitraria* L. с Памира // Новости систематики высш. растений. 1974. Т. 11. С. 341–344.
- Воронкова М. С., Банаев Е. В., Томошевич М. А. Сравнительное изучение состава и содержания фенольных соединений листьев растений рода *Nitraria* (Nitrariaceae) // Химия раст. сырья. 2017. № 4. С. 107–116.
- Галл Я. М., Попов И. Ю. Географическая изменчивость и “эволюционный синтез” // Журн. общей биологии. 1998. Т. 59, № 3. С. 302–317.
- Евстифеев Ю. Г., Рачковская Е. И. К вопросу о факторах зональности в южной части МНР // Структура и динамика основных экосистем Монгольской Народной Республики. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1976. С. 125–144.
- Ильин М. М. Нитрария и происхождение флоры пустынь // Природа. 1944. № 5/6. С. 116–118.
- Ильин М. М. Флора пустынь Центральной Азии, ее происхождение и этапы развития // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л., 1958. Вып. 3. С. 129–229.
- Комаров В. Л. Введение к флорам Китая и Монголии // Тр. Санкт-Петербург. ботан. сада. СПб., 1908. Т. 19. С. 1–179.
- Лукашенко В. К. Юго-Восточный Памир как ботанический рефугиум // Ботан. журн. 1964. Т. 49, № 1. С. 21–30.
- Лукин Е. И. Дарвинизм и географические закономерности в изменении организмов. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. 310 с.
- Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1974. 460 с.
- Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М.: Наука, 1972. 284 с.
- Мамаев С. А. Основные принципы методики исследования внутривидовой изменчивости растений // Индивидуальная и эколого-географическая изменчивость

- растений. Свердловск: Изд-во УНЦ АН СССР, 1975. С. 3–14.
- Насыров Р. М., Соколов А. А. Почвенный покров и почвы предгорных каменистых пустынь Илийской впадины // Вест. КазГУ. Сер. геогр. 1998. № 6. С. 23–32.
- Павлов Н. В. Флора Казахстана. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1963. Т. 6. С. 52–53.
- Петров М. П. К систематике и географии селитрянок (*Nitraria* L.) Азии // История флоры и растительности Евразии. Л., 1972. С. 156–181.
- Полякова Т. А., Банаев Е. В., Томосевич М. А. Идентификация видов рода *Nitraria* L. (Nitrariaceae) на основе нуклеотидной изменчивости ядерной рибосомной ДНК // Вавиловский журн. генетики и селекции. 2020. Т. 24, № 5. С. 481–488. [Poliakova T. A., Banaev E. V., Tomoshevich M. A. Identification of species in the genus *Nitraria* L. (Nitrariaceae) based on nucleotide variability of nuclear ribosomal DNA // Vavilovskii zhurnal genetiki i seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2020. Vol. 24, N 5. P. 481–488].
- Худяев С. А., Банаев Е. В. Почвенно-галогеохимические условия местообитаний видов рода *Nitraria* (Nitrariaceae) в южной части Сибирского региона // Сиб. экол. журн. 2012. Т. 19, № 6. С. 841–849. [S. A. Khudyayev, E. V. Banaev. The Soil and Galogeochemical Conditions of Locations of the Species of the *Nitraria* (Nitrariaceae) Genus in the Southern Part of the Siberian Region // Contemporary Problems of Ecology. 2012. Vol. 5, N 6. P. 597–601].
- Banaev E. V., Poliakova T. A., Tomoshevich M. A., Ak-Lama T. A. Using the ITS 2 transcribed spacer of nuclear ribosomal DNA to identify species of the genus *Nitraria* // BIO Web of Conferences “Plant Diversity: Status, Trends, Conservation Concept”. 2020. Vol. 24. 00009.
- Tomoshevich M. A., Banaev E. V., Ak-Lama T. A. *Nitraria komarovii* Iljin & Lava ex Bobrov (Nitrariaceae), a new record for the flora of Kazakhstan // Check List. 2019. Vol. 15, N 5. P. 891–897.
- Voronkova M. S., Banaev E. V., Tomoshevich M. A., Ak-Lama T. A. Possibilities of using the HPLC method in the taxonomy of the genus *Nitraria* (Nitrariaceae) // BIO Web Conferences “Plant Diversity: Status, Trends, Conservation Concept”. 2020. Vol. 24. 00096.

Morphological variability of species of the genus *Nitraria* in Central and South Kazakhstan

E. V. BANAEV¹, M. A. TOMOSHEVICH¹, T. A. AK-LAMA^{1, 2}

¹Central Siberian Botanical Garden of SB RAS
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101
E-mail: alnus2005@mail.ru

²State Budgetary Institution
Republic of Tuva “Tuva Scientific Center”
667000, Kyzyl, International str., 117A

The variability of metric characters of three species of the genus *Nitraria* (*N. schoberi* L., *N. sibirica* Pall., *N. komarovii* Iljin & Lava ex Bobrov) in 20 populations of Kazakhstan was studied. It was found that *N. sibirica* differs from *N. schoberi* and *N. komarovii* in small leaves, fruits and seeds, and in the structural features of the inflorescence and flower. *N. sibirica* is characterized by a larger number of flowers per inflorescence (on average 25–66 pcs.), Compared to *N. schoberi* and *N. komarovii* (on average, 14–28 pcs.). *N. sibirica* also differs from *N. schoberi* in narrow corolla petals (1.3 times), small anthers (1.46 times in length and 1.2 times in width) and pistils (1.25 times in length and 1.44 times wide). *N. komarovii* differs from *N. schoberi* in narrow leaves (1.7 times). *N. komarovii* has relatively large anthers, especially in width, which, together with smaller corolla petals, distinguishes this species in flowering – *N. komarovii* flowers look bright yellow, while in *N. schoberi* they are white, in *N. sibirica* they are light purple. *N. komarovii* fruits are orange, pale or bright red. In *N. schoberi*, fruits are dark-bordered, in *N. sibirica*, they are black.

At the intraspecific level, the stability of most of the metric characters and their independence, except for the habitus of *N. sibirica* plants, from the 16 studied climatic parameters of the habitats were revealed. At the same time, a number of morphological features were revealed in *N. sibirica* plants in populations from the Ili Basin. In these populations, *N. sibirica* plants form bushes up to 1.8 m tall, with a large number of flowers per inflorescence (up to 90 pcs.), Large corolla petals (on average 3.5 mm long; 2.2 mm wide), small anthers (about 0.6 mm), small fruits (5–5.5 mm long) and small (about 4 mm long) narrow ovate bones. These features indicate the ecological-geographical differentiation of *N. sibirica* under the extra-arid conditions of the stony desert of the basin, and testify in favor of a separate taxonomic rank of these populations.

Key words: *Nitraria sibirica*, *Nitraria schoberi*, *Nitraria komarovii*, Kazakhstan, intraspecific variation, interspecific differences, lamina, seed, corolla petal, anther.