

УДК 631.27(470.67)

**МЕЖПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ
ПРИЗНАКОВ ГЕНЕРАТИВНЫХ ОРГАНОВ
JUNIPERUS POLYCARPOS С. КОХ (CUPRESSÁCEAE, PINOPSIDA)
В ДАГЕСТАНЕ**

Г. А. Садыкова, З. М. Асадулаев

*Горный ботанический сад Дагестанского научного центра РАН
Россия, 367000, Махачкала, М. Гаджиева, 45
E-mail: sadykova_gula@mail.ru*

Поступила в редакцию 21.04.15 г.

Межпопуляционная изменчивость признаков генеративных органов *Juniperus polycarpus* С. Koch (Cupressáceaе, Pinopsida) в Дагестане. – Садыкова Г. А., Асадулаев З. М. – Представлен сравнительный анализ изменчивости весовых и морфометрических признаков генеративных органов пяти географически изолированных дагестанских популяций *Juniperus polycarpus* С. Koch (1849). Показана бóльшая зависимость признаков шишкоягод от конкретных условий территорий, чем признаков семян. Высказано предположение о генетическом характере различий между популяцией с высоты 1140 м и остальными дагестанскими популяциями *J. polycarpus* в силу пространственной их разобщенности и специфичности условий Внутреннегорного Дагестана по сравнению с условиями Предгорного Дагестана.

Ключевые слова: *Juniperus polycarpus*, межпопуляционная изменчивость, шишкоягоды, Предгорный и Внутреннегорный Дагестан.

Interpopulation variability of signs of the generative organs of *Juniperus polycarpus* С. Koch (Cupressáceaе, Pinopsida) in Dagestan. – Sadykova G. A. and Asadulaev Z. M. – The paper presents a comparative analysis of the variability of the weight and morphometric characters of the generative organs of five geographically isolated populations of *Juniperus polycarpus* С. Koch (1849) in Dagestan. The stronger dependence of the signs of gallberries than those of seeds on specific territorial conditions is shown. The genetic nature of the differences between the 1,140 m height populations of *J. polycarpus* and the other Dagestan ones due to their spatial fragmentation and specificity of the conditions of the Innermountain Dagestan in comparison with the Piedmont Dagestan is suggested.

Key words: *Juniperus polycarpus*, interpopulation variability, gallberry, Piedmont and Innermountain Dagestan.

DOI: 10.18500/1684-7318-2016-2-222-229

ВВЕДЕНИЕ

Сохранение биоразнообразия растений невозможно без тщательного изучения популяций видов, при котором первоочередное значение придается изучению их пространственной дифференциации, численности, структуры и оценки гетерогенности по морфологическим и иным признакам (Путенихин, и др., 2005).

Исследование закономерностей внутривидовой изменчивости дает возможность более глубокого познания микроэволюционных процессов, происходящих под влиянием условий среды. Наиболее информативными при этом считаются признаки генеративной сферы (Мамаев, 1973; Петрова, Санников, 1996).

МЕЖПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРИЗНАКОВ

Такие исследования приобретают особую актуальность при изучении природных популяций редких и исчезающих видов для оценки их биологического потенциала, прогнозирования перспектив воспроизводства и сохранения. В Дагестане одним из таких видов является *Juniperus polycarpus* С. Koch.

Исследования по данному виду в Дагестане сведены к изучению возрастной структуры популяции Высокогорного Дагестана (Алиев и др., 2010).

В настоящей работе дан сравнительный анализ изменчивости весовых и морфометрических признаков генеративных органов географически изолированных дагестанских популяций *J. polycarpus*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изучение популяций *J. polycarpus* проводилось на основе анализа изменчивости количественных признаков (масса, длина, ширина, количество) шишкоягод и семян в зависимости от природно-климатических условий.

Четыре популяции (153, 650, 878 и 900 м н. у. м.) произрастают небольшими массивами на слонах передовых хребтов Предгорного Дагестана в пределах 50 км, где материнскими почвообразующими породами являются песчаники и известняки. Различия условий произрастания здесь больше связаны с экспозицией склонов, чем с географическими координатами. Пятая популяция произрастает на склонах Богосского хребта, на границе Внутреннегорного и Высокогорного Дагестана. Почвы здесь формировались на сланцах и частично на известняках. По занимаемой территории и численности внутреннегорная популяция значительно превосходит предгорные популяции.

Для изучения было отобрано по 30 шишкоягод с 10 деревьев из каждой популяции. Всего обработано 1500 шишкоягод по 7 признакам. Ниже представлены географические координаты мест сбора шишкоягод *J. polycarpus*:

Популяции	Высота, м. н. у. м.	Координаты		Экспозиция склона	Крутизна склона
		с.ш.	в.д.		
Миатлинская	153	43°03'54.8"	46°49'51.2"	С	40–45°
Талгинская	650	42°52'59.8"	47°24'30.7"	Ю	35–45°
Дубкинская	878	42°59'51.7"	46°51'42.6"	СВ	20–40°
Губденская	900	42°32'47.4"	47°28'74.9"	ЮВ	40–45°
Урчухская	1140	42°20'11.4"	46°27'15.2"	ЮВ	40–45°

Анализ изменчивости признаков генеративной сферы проводился с учетом методических разработок, описанных в работах М. М. Магомедмирзаева (1973, 1976, 1977, 1990), Н. В. Глотова (1983), С. А. Мамаева (1973), Л. А. Животовского (1980), В. А. Драгавцева (2005). Обработка полученных данных проведена с использованием программы Statistica 5.5 и методов многомерной статистики.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

На основе полученных данных (табл. 1) установлено преобладание показателей признаков шишкоягод в дубкинской популяции (463.7 мг – масса, 9.7 мм – длина, 10.1 мм – ширина) и низкие показатели массы шишкоягод (332.5 мг) в ми-

атлинской популяции, несмотря на близкое их произрастание. Высокая вариабельность массы шишкоягод (48.5%), при минимальных показателях ширины шишкоягоды (8.9 мм) отмечена в талгинской популяции. Наименьшие размеры (длина шишкоягоды 8.4 мм) при низкой изменчивости (по 9.5%) длины и ширины шишкоягоды выявлены в урчухской популяции.

Таблица 1

Межпопуляционная изменчивость количественных признаков шишкоягод и семян *Juniperus polycarpus* (2014 г.)

Популяции	Масса шишкоягоды, мг	Длина шишкоягоды, мм	Ширина шишкоягоды, мм	Количество семян, шт.	Масса семени, мг	Длина семени, мм	Ширина семени, мм
Миатлинская	332.5 ± 5.0 26.0	9.4 ± 0.05 9.7	9.8 ± 0.06 10.0	4.4 ± 0.06 23.8	22.4 ± 0.19 30.6	5.5 ± 0.02 10.3	2.6 ± 0.01 18.7
Талгинская	393.2 ± 11.0 48.5	8.6 ± 0.08 15.5	8.9 ± 0.07 14.0	3.3 ± 0.06 32.6	20.2 ± 0.26 40.1	5.0 ± 0.02 14.4	2.5 ± 0.02 23.7
Дубкинская	463.7 ± 8.68 32.4	9.7 ± 0.06 10.3	10.1 ± 0.07 11.4	4.5 ± 0.06 22.6	21.2 ± 0.23 40.4	5.1 ± 0.02 14.1	2.5 ± 0.01 19.5
Губденская	438.9 ± 7.72 30.5	8.9 ± 0.05 10.2	9.4 ± 0.07 12.2	3.3 ± 0.07 35.5	18.4 ± 0.23 39.5	4.8 ± 0.02 14.8	2.5 ± 0.02 25.4
Урчухская	358.9 ± 5.6 26.8	8.4 ± 0.05 9.5	9.2 ± 0.05 9.5	3.6 ± 0.09 42.3	13.4 ± 0.29 71.4	4.0 ± 0.03 25.4	2.1 ± 0.02 36.3
Общее	397.4 ± 3.74 36.5	9.0 ± 0.03 12.4	9.5 ± 0.03 12.3	3.8 ± 0.03 34.0	19.4 ± 0.12 45.0	4.9 ± 0.01 18.6	2.5 ± 0.01 25.3

Примечание. В числителе – $\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$, в знаменателе – CV, %.

Наиболее мелкие семена (масса – 13.4 мг, длина – 4.0 мм, ширина – 2.1 мм) при высокой изменчивости показателей (CV 71.4, 25.4, 36.3% соответственно) обнаружены в урчухской (высокогорной) популяции. Тогда как наибольшие показатели (масса – 22.4 мг, длина – 5.5 мм, ширина – 2.6 мм) и меньшая изменчивость семян (30.6, 10.3, 18.7% соответственно) характерна для миатлинской популяции.

Стабильность признаков семян при высоких абсолютных показателях в миатлинской популяции можно однозначно объяснить стабильностью процессов опыления, оплодотворения, а также питания семян, что указывает на благоприятность условий (северный склон и низкий высотный уровень произрастания) для растений *J. polycarpus*. На больших высотах произрастания (урчухская популяция – 1140 м н. у. м.) разнокачественность семян усиливается, что предположительно может быть следствием ухудшения комплекса условий среды с высотой над уровнем моря для развития семян у растений *J. polycarpus*.

Наибольшее количество семян в шишкоягодах в миатлинской и дубкинской популяциях (1304 и 1394 шт. соответственно) также подтверждает наличие здесь более благоприятных условий для *J. polycarpus* (табл. 2).

Для этих популяций выявлено и наиболее стабильное число семян (4 и 5) в шишкоягодах (70% в дубкинской, 73% в миатлинской популяций). В урчухской, талгинской и губденской популяциях 4–5-семянных шишкоягод меньше (43, 39, 38% соответственно). Много здесь шишкоягод с двумя и тремя семенами, что подтверждено количественным анализом семян в трехстах шишкоягодах, собранных в

МЕЖПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРИЗНАКОВ

каждой популяции. Увеличение количества и веса семян в популяциях *J. polycarpus* объясняется успешностью полового размножения (Некрасова, 1985), благоприятными условиями произрастания (Мухамедшин, Таланцев, 1982; Сунцов, 1985) и отсутствием энтомовредителей и паразитов (Варданян, 1979; Daneshvar et al., 2014). В нашем случае большое значение, видимо, имеет и произрастания особей данных популяций на склонах северных экспозиций, где складываются более благоприятные условия по влажности почвы.

Таблица 2

Частоты шишкоягод по количеству семян в различных популяциях

Популяции	Частоты групп шишкоягод по количеству семян									Всего семян
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	
Миатлинская	0	7	40	134	85	23	9	1	1	1304
Талгинская	5	73	98	82	37	5	0	0	0	988
Дубкинская	1	3	35	113	97	43	7	1	0	1364
Губденская	11	73	91	88	27	7	3	0	0	980
Урчухская	33	42	65	64	66	26	3	1	0	1018

По результатам дисперсионного анализа различия между выборками значительны по всем признакам на высоком уровне значимости ($p < 0.01$). При этом влияние внешних условий (как комплексного фактора) наиболее сильно проявилось в показателях признаков «длина семени» – 32.3% и «длина шишкоягоды» – 18.5% (табл. 3).

Таблица 3

Коэффициенты корреляции и детерминации для признаков шишкоягод *Juniperus polycarpus* по итогам регрессионного анализа

Признаки	Масса шишкоягоды	Длина шишкоягоды	Ширина шишкоягоды	Масса семени	Длина семени	Ширина семени
h^2 – влияние внешних факторов, %	11.3	18.5	12.8	12.9	32.3	9.1
r – коэффициент корреляции	0.20	-0.17	-0.05	-0.25	-0.43	-0.17
r^2 – влияние высоты, %	4.0	2.89	0.3	6.3	18.5	2.89

Наибольшее влияние высотного фактора по итогам регрессии проявилось на показателях длины семени (18.5%) и массы семени (6.3%), что логично с учетом большей генетической детерминированности этих признаков (см. табл. 3).

Дискриминантный анализ показателей семян (табл. 4) не выявил 100%-ной корректности прогноза ни для одной выборки.

Наблюдается значительный разброс признаков, квалифицированных по собственным популяциям – от 0.1% у выборки с высоты 650 м (Талгинское ущелье) до 60.5% – с высоты 153 м (Миатли). Всего 2 семени отнесены к собственно талгинской выборке, основная доля семян которой (75.4%) квалифицирована как миатлинская и дубкинская (878 м) популяции. Подобная картина наблюдается и для объединенных показателей всех семян: 31.9% – миатлинская популяция и 39.6% – дубкинская популяция.

Таблица 4

Классификационная матрица выборок показателей шишкоягод и семян по результатам дискриминантного анализа

		Признаки шишкоягод / признаки семян				
Высота, м н. у. м.	Корректность прогноза, %	153	650	878	900	1140
		$p = 0.20 /$ $p = 0.23$	$p = 0.20 / p$ $= 0.17$	$p = 0.20 /$ $p = 0.24$	$p = 0.20 /$ $p = 0.17$	$p = 0.20 /$ $p = 0.19$
153	74.2/60.5	222/794	7/0	30/438	2/47	38/33
650	42.3/0.10	25/267	127/1	25/478	74/96	49/146
878	38.3/43.7	93/523	31/0	115/596	25/86	36/158
900	41.1/14.3	8/199	90/1	39/453	123/139	39/183
1140	48.0/58.5	6/43	32/0	55/303	63/105	144/637
Всего	48.7/37.8	354/1826	287/2	264/2268	287/473	306/1157

Оценка различий признаков шишкоягод популяций на основе дискриминантного анализа (см. табл. 4) также не выявила 100%-ной корректности прогноза ни для одной из выборок. Наиболее специфичной оказалась выборка с высоты 153 м (74.2%), наименее специфичной – выборка с высоты 878 м (38.3%). В целом корректность прогноза по признакам шишкоягод выше, чем по признакам семян.

Специфичность признаков выборок, выявленная дискриминантным анализом, отражает, на наш взгляд, прежде всего значительное различие условий произрастания популяций. Кроме того, различия между признаками, по которым дискриминируются выборки, могут быть связаны и с достаточно глубокими адаптивными микроэволюционными изменениями. Мы полагаем, что относительно низкая корректность прогноза показателей выборок с высот 650, 878 и 900 м н. у. м. связана со сходными условиями их произрастания на отрогах передовых хребтов, а различия экспозиций склонов не вызывают дискриминирующие их изменения.

Кроме того, высокая корректность прогноза показателей признаков шишкоягод указывает и большую их зависимость от конкретных условий территорий. Наоборот, низкая корректность прогноза признаков семян подчеркивает независимость их показателей от условий произрастания и сохранение определенных генетически обусловленных значений независимо от изменяющихся условий среды.

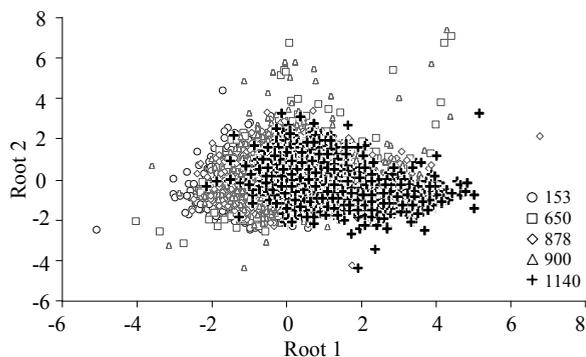


Рис. 1. Области рассредоточения точек множества признаков семян *Juniperus polycarpus* для различных популяций

Для определения вероятности того, что некоторый набор точек в N -мерном евклидовом пространстве принадлежит конкретному множеству, применяют различные методы многомерной статистики. Для признаков шишкоягод и семян нами вычислено расстояние Махаланобиса (рис. 1). Выбор этого показателя обусловлен тем, что в нашем случае распределение точек множества

МЕЖПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРИЗНАКОВ

признаков семян в пространстве не сферическое, а эллипсоидное (см. рис. 1). Поэтому при определении вероятности принадлежности точки к определенной совокупности необходимо учитывать не только расстояние до центра масс, но и направление до него. Расстояние Махаланобиса учитывает такое положение точек и представляет собой именно расстояние между заданной точкой и центром масс, делённое на ширину эллипсоида в направлении заданной точки.

В нашем случае выявлена значительная дистанция между выборками с высот 153 и 650 м, 153 и 900 м по признакам шишкоягод, а также между выборкой с высоты 1140 м и остальными выборками по признакам семян (табл. 5).

Таблица 5

Расстояния Махаланобиса для признаков шишкоягод
и семян *Juniperus polycarpus* различных популяций

Высота	Расстояния Махаланобиса между выборками (по признакам семян)			
	G_1:153	G_2:650	G_3:878	G_4:900
G_2:650	0.6032			
G_3:878	0.3324	0.0483		
G_4:900	0.9854	0.0762	0.2340	
G_5:1140	4.3627	1.8763	2.4127	1.4130
	(по признакам шишкоягод)			
G_2:650	6.040525			
G_3:878	1.819422	2.578563		
G_4:900	5.540728	0.403441	2.044331	
G_5:1140	3.511697	1.057875	1.783268	0.812276

Можно утверждать, что различия между выборками с высот 153, 878, 900 и 650 м не столь значительны и, на наш взгляд, связаны только с некоторыми особенностями микроусловий произрастания на отрогах передовых хребтов Дагестана. Между выборкой с высоты 1140 м и остальными выборками выявлено многократное превышение расстояний Махаланобиса. Это дает нам основание утверждать о существовании

значительных различий генетического характера между урчухской и остальными популяциями *J. polycarpus* в результате адаптации первой к условиям Внутреннегорного Дагестана.

Корреляционный анализ биоморфологических показателей кустов со средними показателями размерных и ве-

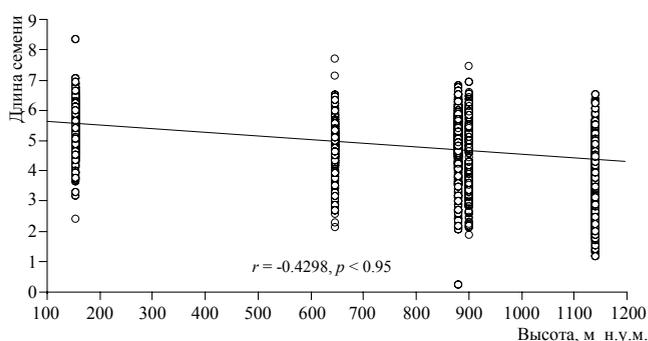


Рис. 2. Зависимость длины семени *Juniperus polycarpus* от высоты

совых признаков плодов показал незначительные как положительные, так и отрицательные недостоверные связи. Положительная ($r = 0.72$) на высоком уровне значимости ($p < 0.05$) связь установлена лишь для диаметра кроны и длины семени, а отрицательная связь ($r = -0.64$) – для высоты куста и его урожайности.

По результатам регрессионного анализа выявлена достоверная положительная связь массы плодов с высотой над уровнем моря ($r = 0.20$) и достоверные отрицательные связи других признаков плода и семян в диапазоне от $r = -0.05$ для ширины шишкоягоды до $r = -0.43$ для длины семени (рис. 2).

ВЫВОДЫ

1. На основе дискриминантного анализа показана большая корректность прогноза и зависимость показателей признаков шишкоягод от условий территорий, чем признаков семян. Низкая корректность прогноза признаков семян обусловлена большей независимостью их показателей от изменяющихся условий произрастания.

2. Значительное различие значений расстояния Махаланобиса для групп признаков шишкоягод с высоты 153 м (миатлинская популяция) и остальными популяциями Предгорного Дагестана связано со специфичностью условий произрастания этой популяции на склонах северной солярности в отличие ориентаций склонов других популяций.

3. Между выборкой с высоты 1140 м и остальными выборками выявлено многократное превышение расстояний Махаланобиса по признакам семян, что позволяет утверждать о существовании различий генетического характера между урчухской и остальными популяциями *J. polycarpus* в результате адаптации первой к существенно различающимся условиям Внутреннегорного Дагестана.

4. Показано, что влияние биоморфологических показателей кустов на размерные и весовые признаки плодов незначительное. По результатам регрессионного анализа выявлена достоверная положительная связь массы плодов с высотой над уровнем моря мест произрастания популяций *J. polycarpus*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алиев Х. У., Асадулаев З. М., Абакарова Б. А., Хасаева З. Б. Оценка состояния популяции *Juniperus polycarpus* С. Koch в Высокогорном Дагестане // Natural preservation of botanical gardens at modern times. Baku : Elm, 2010. P. 417 – 423.

Варданян Ж. А. Аридные редколесья Вайка и пути их восстановления // Биол. журн. Армении. 1979. Т. 32, № 1. С. 51 – 56.

Глотов Н. В. Оценка генетической гетерогенности природных популяций : количественные признаки // Экология. 1983. № 1. С. 3 – 9.

Драгавцев В. А. О «пропастях» между генетикой и селекцией растений и путях их преодоления // Идентифицированный генофонд растений и селекция / Всерос. науч.-исслед. ин-т растениеводства им. Н. И. Вавилова. СПб., 2005. С. 13 – 19.

Животовский Л. А. Меры популяционной изменчивости комплекса количественных признаков // Журн. общ. биологии. 1980. Т. 41, № 2. С. 177 – 191.

Магомедмирзаев М. М. Популяционные методы фенотипики количественных признаков растений. Сообщение I. Дисперсионный анализ // Генетика. 1973. Т. 9, № 9. С. 143 – 152.

МЕЖПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРИЗНАКОВ

Магомедмирзаев М. М. О проблемах морфологического измерения и счета с позиций фенологии растений // Журн. общ. биологии. 1976. Т. 37, № 3. С. 331 – 342.

Магомедмирзаев М. М. Анализ структуры изменчивости морфологических признаков высших растений и его использование в решении общих и прикладных задач популяционной биологии : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1977. 36 с.

Магомедмирзаев М. М. Введение в количественную морфогенетику. М. : Наука, 1990. 230 с.

Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере сем. Pinaceae на Урале). М. : Наука, 1973. 284 с.

Мухамедшин К. Д., Таланцев Н. К. Можжевельные леса. М. : Лесная пром-сть, 1982. 184 с.

Некрасова Т. П. Практические аспекты проблемы опыления и оплодотворения в семеноводстве хвойных // Половое размножение хвойных растений : тез. докл. II Всесоюз. симп. / под ред. Т. П. Некрасовой / Ин-т леса и древесины им. В. Н. Сукачева СО АН СССР. Новосибирск, 1985. С. 28 – 30.

Петрова И. В., Санников С. Н. Изоляция и дифференциация популяций сосны обыкновенной. Екатеринбург : Изд-во УрО РАН, 1996. 246 с.

Путенихин В. П., Шигапов З. Х., Фарукишина Г. Г. Ель сибирская на южном Урале и в Башкирском Предуралье (популяционно-генетическая структура). М. : Наука, 2005. 180 с.

Сунцов А. В. О некоторых причинах снижения семенной продуктивности сосны обыкновенной на южном пределе ее произрастания // Половое размножение хвойных растений : тез. докл. II Всесоюз. симп. / под ред. Т. П. Некрасовой / Ин-т леса и древесины им. В. Н. Сукачева СО АН СССР. Новосибирск, 1985. С. 111 – 112.

Daneshvar A., Tigabu M., Karimidoost A., Farhadi M., Oden P. C. Growth characteristics and reproductive output of dwarf mistletoe-infected *Juniperus polycarpus* in Iran // J. of Forestry Research. 2014. Vol. 25, № 4. P. 827 – 834.