

**Беляев  
Александр Юрьевич**

На правах рукописи  
УДК 574. 575.17:582.739

**Эколого-генетическая изменчивость природных и сортовых популяций  
клевера лугового (*Trifolium pratense* L.) в уральской части ареала**

03.00.16 – экология



**Автореферат**

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Екатеринбург  
1999

Работа выполнена в Институте экологии растений и животных Уральского  
отделения РАН

Научные руководители: доктор биологических наук

Семериков Л.Ф.

доктор биологических наук,

профессор Глотов Н.В.

Официальные оппоненты: доктор биологических наук

Махнев А.К.

доктор биологических наук, профессор

Туганаев В.В.


Ведущая организация: Ботанический институт РАН им.В.Л.Комарова

Защита состоится 27 января 2000 г. в 16 часов на заседании  
диссертационного совета Д 002.05.01 в Институте экологии растений и животных  
УрО РАН по адресу: 620144, г.Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202.

С диссертацией можно ознакомиться в научной библиотеке Института экологии  
растений и животных УрО РАН

Автореферат разослан 27 сентября 1999 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,  
кандидат биологических наук

 Нифонтова М.Г.

**Актуальность темы.** В современной популяционной биологии особую актуальность приобретают исследования видов растений, представленных на значительной части своего ареала природными и культивируемыми (сортовыми) популяциями (Егоров, 1985, 1997; Скворцов, Зайцева, 1989).

Совпадение распространения в ареале таких популяций создает, с одной стороны, особые условия их существования, взаимодействия и развития, а с другой стороны, позволяет изучить особенности и направленность эволюционных и селекционных преобразований, соответственно, в природных и сортовых популяциях в сходных природно-климатических условиях.

Исследование этих аспектов популяционной жизни растений является теоретической базой решения комплекса вопросов научно-прикладного характера: выявление, сохранение и рациональное использование генетических ресурсов видов (Магомедмирзаев, 1978), сохранение генофонда природных популяций *in situ* и *ex situ* (Скворцов, 1991; Фунтова, 1998), восстановление природных популяций в нарушенных местообитаниях и др. К характеризуемой группе видов, прежде всего, относятся луговые травы умеренной зоны, давно введенные в культуру (Бобров, 1947; Жуковский, 1971). Сорто-популяции этих растений в биоморфологическом и генетическом отношении во многом сходны с природными популяциями своих видов, поэтому между сортовыми и природными популяциями может легко осуществляться обмен генами. В обстановке антропогенно измененных ландшафтов может происходить смешивание фрагментов этих популяций, образование и расселение гибридных форм растений. Эти популяционные процессы приобретают все более широкое распространение, но изучены пока недостаточно.

Природные популяции многих видов кормовых трав активно вовлекаются в селекционный процесс, луговодство и фитомелиорацию. Однако, имеется мало сведений об их адаптационных и селекционно-генетических характеристиках в связи со структурой ареала и по отношению к имеющемуся сортовому разнообразию. Поэтому сравнительное изучение эколого-генетической изменчивости природных и сортовых популяций данных видов является важным звеном в ре-

шении вопросов популяционной экологии и микроэволюции этих видов, а также прикладных задач.

Типичным представителем рассматриваемой группы видов является клевер луговой - облигатный перекрестноопылитель, один из наиболее распространенных видов природной и культурной флоры в уральском регионе. Существуют противоречивые точки зрения по вопросу о роли природных популяций данного вида в формировании местных сортов (Лисицын, 1951а; Хорошайлов, 1952). Остается неясным современное состояние природных популяций клевера лугового. Таким образом, признано целесообразным провести исследование уральских природных популяций клевера с привлечением в сравнительный анализ сортов, распространенных на Урале и в Приуралье.

**Основная цель** работы состояла в проведении сравнительного анализа изменчивости комплекса признаков в природных и сортовых популяциях клевера лугового в уральской части ареала. В соответствии с этой целью были поставлены следующие задачи исследования.

1) По материалам полевых сборов и экспериментальных посевов изучить изменчивость окраски семян, морфологических признаков генеративных побегов и аллозимную изменчивость в природных и сортовых популяциях клевера лугового.

2) Провести фенологические наблюдения и охарактеризовать популяции клевера по составу морфобиотипов.

3) Проанализировать в сравнительном плане изменчивость изученных признаков в природных и сортовых популяциях, оценить эколого-генетическую компоненту изменчивости.

4) Сопоставить структуру изменчивости клевера лугового с дифференциацией природных условий в уральской части ареала, охарактеризовать основные черты популяционной структуры вида в этом регионе.

**Научная новизна.** Впервые проведено сравнительное изучение генетической изменчивости природных и сортовых популяций клевера лугового с использованием данных аллозимного анализа. Выявлены изоферментные марке-

ры, позволяющие различать еще существующие "чистые" природные популяции и "засоренные" сортовыми генами (популяции гибридогенного или смешанного происхождения).

Посредством аллозимного анализа получены прямые доказательства значительной генетической обособленности сортов от ненарушенных природных популяций клевера в уральской части ареала. При этом дополнительно выяснено, что уральские сорта клевера лугового выведены на основе материала, исходно связанного с западноевропейскими сортами, и ряд местных сортов сформировался лишь при некотором участии местных природных популяций.

Впервые на обширном фрагменте ареала проведен сравнительный анализ изменчивости популяций клевера по окраске семян и комплексу морфологических признаков генеративного побега. Выявлены существенные различия групп популяций, показана сопряженность структуры изменчивости с дифференциацией природно-климатических условий района исследований.

**Теоретическая и практическая ценность работы.** В работе получил дальнейшее развитие популяционный подход к раскрытию структуры внутривидового разнообразия и разработке основ генетического ресурсоведения клевера лугового. Результаты данной работы являются определенным вкладом в решение сложных и спорных вопросов микросистематики этого вида. Особый научный интерес представляют данные о связи структуры изменчивости клевера с физико-географической подразделенностью исследованной части ареала. Показатели изменчивости изученных популяций клевера лугового могут быть использованы при разработке селекционных программ, при обосновании мероприятий по охране и рациональному использованию генетических ресурсов вида в уральском регионе.

#### **Основные положения, выносимые на защиту.**

1. По комплексу морфологических признаков, частотам аллозимов, фенологическим показателям природные популяции клевера лугового в уральской части ареала обособлены от сортовых, что свидетельствует о глубоких микроэволюционных различиях этих двух групп популяций.

2. Изученные группы популяций характеризуются высокими уровнями межгрупповой, внутри- и межпопуляционной изменчивости. Совокупный вклад средовой и генотипической составляющей в общей изменчивости ряда количественных признаков превышает 70%.

3. Окраска семян - важный качественный признак, характеризующий популяционное разнообразие клевера лугового. Природные популяции дифференцированы по этому признаку в градиенте природных условий исследованной территории.

4. В уральском регионе еще существуют природные популяции клевера лугового, генофонд которых не подвергся заметным изменениям в результате взаимодействия с сортовым материалом. По совокупности многих признаков выявлена эколого-географическая дифференциация этих популяций на три группы.

**Апробация работы.** Основные результаты исследований были доложены на молодежной конференции ботаников, состоявшейся 24-26 апреля 1990 г. в г. Санкт-Петербурге, на совещании участников международного проекта ILDIS (по бобовым растениям), проходившем 8-9 сентября 1993 г. в г. Санкт-Петербурге, на научно-практическом совещании «Новые методы исследования природных популяций», состоявшемся 25-28 октября 1995 г. в г. Москве (ИЭМЭЖ РАН), на конференции «Проблемы общей и прикладной экологии», проходившей 23-25 апреля 1996 года в г. Екатеринбурге (ИЭРиЖ). По теме диссертации опубликовано восемь работ.

**Структура и объем работы.** Диссертация состоит из введения, 5 глав, заключения, выводов, списка литературы (209 названий), приложений. Работа изложена на 177 страницах машинописного текста, включая 18 таблиц, 11 рисунков.

## **Глава 1. Обзор литературы.**

В главе приведены общая характеристика, систематическое положение клевера лугового. Охарактеризованы экологические особенности распространения вида в ареале, и наиболее подробно - в уральской его части. Кратко проанализирована история введения клевера лугового в культуру и связанная с этим проблема происхождения сортов, их взаимоотношений с природными популяциями.

Особое внимание уделено изучению внутривидового разнообразия клевера лугового.

## Глава 2. Район проведения исследований, материал и методы.

Район исследования охватывает значительную часть Уральской равнинно-горной страны (Прокаев, 1976) с прилегающими территориями Русской и Западно-Сибирской равнин в границах трех ботанико-географических зон: таежной, лесостепной и степной (рис. 1).

Эта территория, являющаяся частью северо-восточной периферии природного ареала вида (Говорухин, 1937; Бобров, 1945), характеризуется значительной



Рис. 1. Карта-схема размещения пунктов популяционных сборов. Аббревиатуры названий популяций приведены в таблице 1

сложностью естественно-исторической дифференциации (Прокаев, Оленев, 1962; Горчаковский, 1968; Чикишев, 1968), с учетом которой были взяты выборки семян в природных популяциях и образцы семян местных и селекционных сортов клевера лугового. Для сравнительного анализа были использованы также ино-районные сорта (таблица 1).

Во всех видах исследования использованы однократно или повторно взятые выборки растений, полученные в результате репродукции образцов природных и сортовых популяций в полевых или лабораторных (для анализа аллозимов) условиях из соответствующих исходных образцов семян. Последние были получены автором методом случайного отбора в один пакет с 50-60 растений в каждой исследованной популяции (первые 10 названий), либо из семян коллекционных образцов ВИРа и УралНИИСХ. Некоторые посемейно взятые популяционные выборки семян (отмечены в табл. 1 знаком \*) для исследования их окраски собраны непосредственно в популяциях или производственных агроценозах (у сортов). Выращивание образцов природных и сортовых популяций проводилось с 1985 по 1991 гг. в городе Екатеринбурге в мелкоделяночных опытных посевах или посадках рассадой на выровненном агрофоне по методике полевых опытов (Пирс, 1969). Учитывали развитие побеговой системы (морфобиотип) растений в конце первого вегетационного сезона, проводили фенологические наблюдения по известным методикам (Бейдеман, 1974; Мухина, 1977; Шульц, 1981).

В исследования не включались природные популяции, имеющие какие-либо внешние признаки "засорения" сортовым материалом.

Для изучения изменчивости окраски семян их собирали индивидуально с каждого из 30-40 растений (посемейно) непосредственно в ценопопуляциях, либо в репродуцированных в культуре образцах в разные годы. Фракции полноценных семян каждой семьи просматривали под микроскопом МБС-10, оценивали их окраску по Бондарцеву (1954), относили каждую семью к одному из выделенных классов окраски и учитывали частоту их встречаемости в выборках. Выборки сравнивали с использованием критерия хи-квадрат (Закс, 1976; Животовский, 1990).



Таблица 1.

Природные и сортовые популяции клевера лугового, включенные в исследования

| Название природной популяции или сорта, аббревиатура, № по каталогу ВИР | Год сбора семян для изучения окраски | Вид исследования <sup>1</sup> | Местонахождение популяции или район формирования сорта; год урожая исходного образца семян       |
|---|--------------------------------------|-------------------------------|--|
| <b>Природные популяции</b>  |                                      |                               |  |
| Ивдель-1  | 1987                                 | с                             | Сверд. обл., 5 км севернее Ивделя, суходольный разнотравно-злаковый луг; 1985                    |
| Ивдель (iv)   | 1987                                 | с,м,ф                         | Сверд. обл., 20 км к юго-востоку от г.Ивделя, злаково-разнотравный луг в пойме реки Лозьвы; 1985 |
| Кытлым (ky)   | 1987*,<br>87,90,91                   | с,ф                           | Сверд. обл., юго-восточный склон горы Косьвинский Камень вблизи пос. Кытлым; 1985                |
| Бельский (bl)   | 1988*,<br>1991                       | с,м,ф                         | Сверд. обл., Талицкий р-н, 10 км к югу от г. Талицы, вблизи бывшего пос. Бельский; 1986          |
| Серга (se)  | 1988*                                | с,м,ф                         | Сверд. обл., Нижнесергинский р-н, луг в долине реки Серги близ ж.д. ст. Бажуково; 1985           |
| Серга-1   | 1987                                 | с                             | Сверд. обл., Нижнесергинский р-н, луг в пойме реки Серги близ ж.д. ст. Бажуково; 1985            |
| Сабик (sb)  |                                      | м                             | Сверд. обл., Шалинский р-н, суходольный луг, ст. Сабик; 1986                                     |
| Уфа (uf)  |                                      | м                             | Сверд. обл., Красноуфимский р-н, пойма р. Уфы, в 5 км выше с. Крылово; 1986                      |
| Инзер (in)  | 1987*,<br>1991                       | с,ф                           | Челяб. обл. вблизи ж.д. ст. Инзер, луг на склоне коренного берега реки Инзер; 1987               |
| Джабык (dz)   | 1987*,<br>1991                       | с,ф                           | Челяб. обл., окраина Джабык-Карагайского бора вблизи ж.д. ст. Джабык, на поляне в колке; 1987    |
| Нагайбакский (na)<br>30143  | 1987                                 | с,м                           | Челяб. обл., Нагайбакский р-н, 30 км к юго-зап от Джабык-Карагайского бора; 1976                 |
| Тобол (tb) 38247  |                                      | м,ф                           | Тюменская обл., Тобольский р-н, у села Новая Носка, опушка березового леса; 1974                 |
| <b>Местные сорта</b>  |                                      |                               |  |
| Серовский (SR) 24640  | 1991                                 | с,ф                           | Сверд. обл., Верхотурский р-н  |
| Пермский (PM) 30812   | 1987,<br>89, 91                      | с,м,ф                         | Пермская обл., Пермская с/х опытная станция  |
| Дуванский (DU) 28323  |                                      | ф                             | Башкирия, Дуванский р-н  |
| Курганский (KU) 38615 <sup>2</sup>                                      | 1991                                 | с,ф                           | Курганская обл., колхоз им.Фрунзе  |
| Челябинский (CH) 30151 <sup>2</sup>                                     |                                      | м                             | Челяб. обл., г. Миасс  |
| Кыштымский (KT) 30140   |                                      | м,ф                           | Челяб. обл., Чебаркульский р-н   |
| Архангельский (AR) 34359  |                                      | м                             | Башкирия, Архангельский р-н  |
| Медиум (MD) 821   |                                      | ф                             | США  |
| Меммос (MM) 608   |                                      | ф                             | США, штат Миннесота  |
| <b>Селекционные сорта</b>   |                                      |                               |  |
| Печорский улучш. (PE)   |                                      | м                             | Республика Коми, Сысольский р-н  |
| Красноуфимский-523 (KF)   |                                      | ф                             | Сверд. обл., Красноуфимская с/х опытная станция  |
| Красноуфимский-882 (KR)   | 1989*                                | с,м                           | Сверд. обл., Красноуфимская с/х опытная станция  |
| Уральский двуукос. (UR)   | 1989*,90                             | с,ф                           | Сверд. обл., УралНИИСХ, г. Екатеринбург  |
| Гибридный позднеспелый  | 1987                                 | с                             | Московская обл, ВИК  |
| ВИК-7 (VK)  |                                      | м                             | Московская обл, ВИК  |

<sup>1</sup> с – окраска семян; м – морфология побега; ф – аллозимный анализ<sup>2</sup> условные названия безымянных местных сортов

Популяционную изменчивость восемнадцати морфологических признаков генеративного побега первого порядка исследовали в выборках растений второго года жизни, взятых на одном опытном участке в 1988 году. В каждой из четырнадцати выборок исследовано по 20 растений, у каждого растения гербаризировали по три наиболее крупных нормально развитых генеративных побега и получали, соответственно, по три измерения каждого признака. Применяли различные схемы дисперсионного анализа (Шеффе, 1963; Лакин, 1990).

Для проведения изоферментного анализа популяционные выборки растений (по 30 штук) были получены при выращивании из семян на лабораторной вегетационной установке до стадии 4-5 настоящих листьев. Электрофорез изоферментов и гистохимическое окрашивание осуществлялись по общепринятым методикам. Результаты аллозимного анализа обрабатывались с помощью пакета программ BIOSYS-1 (Swofford & Selander, 1981).

### **Глава 3. Изменчивость окраски семян в природных и сортовых популяциях клевера лугового**

В данный вид исследования были включены взятые посемейно популяционные выборки семян разных лет сбора (с 1987 по 1991 годы). При этом некоторые были представлены повторными выборками: природные - выборками из природных местообитаний и из условий культуры, сортовые - из различных условий культуры.

**Выделение классов окраски семян.** Известно, что окраска семян у клевера имеет сложную генотипическую обусловленность (Мухина и др., 1993) и бывает очень разнообразной (Голубев, 1931; Вавилов, 1987). Нами были выделены четыре достоверно определяемые класса окраски семян: желтоватая (1), бледно-фиолетовожелтоватая (2), интенсивно-фиолетовожелтоватая (3) и фиолетовая (4) окраски. Окраски 2 и 3 - двойные, фиолетовая пигментация наблюдается преимущественно на одном конце семени. Как в природных, так и в сортовых популяциях каждое растение по окраске семян может быть отнесено к одному из этих классов, при этом должна учитываться определенная модификационная из-

менчивость признака. Повторные независимые раскладывания некоторых выборок семян по классам окраски подтвердили надежность такой классификации (таблица 2).

Таблица 2.

## Характеристика точности определения класса окраски семян

| Характер анализа  | Материал                  | Объем выборки | Коэффициент сопряженности Павлика |
|---|---------------------------|---------------|-----------------------------------|
| Повторный просмотр одних и тех же семян   | Сорт Красноуфимский 882   | 35            | 0,043                             |
|   | Сорт Уральский двуукосный | 75            | 0,040                             |
|   | Популяция Серга           | 42            | 0,073                             |
|   | Популяция Кытлым          | 70            | 0,081                             |
|   | Популяция Джабык          | 40            | 0,071                             |
| Повторные выборки в разные годы<br><br>(см.Табл. 1). Приведены суммарные значения объема выборки за все годы наблюдения | Сорт Пермский местный     | 89            | 0,243                             |
|   | Сорт Уральский двуукосный | 75            | 0,196                             |
|   | Популяция Кытлым          | 136           | 0,410**                           |
|   | Популяция Бельский        | 69            | 0,070                             |
|   | Популяция Инзер           | 66            | 0,461*                            |
|   | Популяция Джабык          | 68            | 0,232                             |
| Разные сорта и популяции  | Все сорта                 | 291           | 0,311                             |
|   | Все природные популяции   | 519           | 0,367***                          |

\*\*\*  $P < 0.001$ , \*\*  $P < 0.01$ , \*  $P < 0.05$

Было проанализировано влияние разных лет и условий получения выборок семян из одних и тех же природных и сортовых популяций на оценки их состава по классам окраски семян. Установлена (судя по значениям коэффициента сопряженности Павлика) высокая степень сходства этих оценок. Это свидетельствует о том, что выявленные характеристики полиморфизма популяций клевера по окраске семян в значительной мере связаны с генотипической структурой этих популяций и могут использоваться при изучении популяционной структуры вида.

**Сравнительный анализ изменчивости природных и сортовых популяций по окраске семян** показал следующее. Совокупность природных популяций

клевера лугового оказалась неоднородной по частотам выявленных классов окраски семян, популяции разделились на три достоверно различающиеся группы (рис. 2).

Наблюдается направленное изменение их состава по классам окраски семян. При переходе от I группы к III, то есть от степной зоны – к северотаежной подзоне в популяциях возрастает доля растений с фиолетовой пигментацией семян (2,3 и 4 классы окраски). Предполагается, что такое изменение состава природных популяций является их наследственной адаптацией к суровым природно-климатическим условиям на севере ареала.

Исследованные сорта (местные и селекционные) не различаются между собой по частотам выделенных классов окраски семян и образуют единую группу IV. В их составе преобладают растения, образующие семена второго класса окраски и 1/4 часть составляют семьи, относящиеся к третьему классу окраски, что существенно больше, чем в природных популяциях.

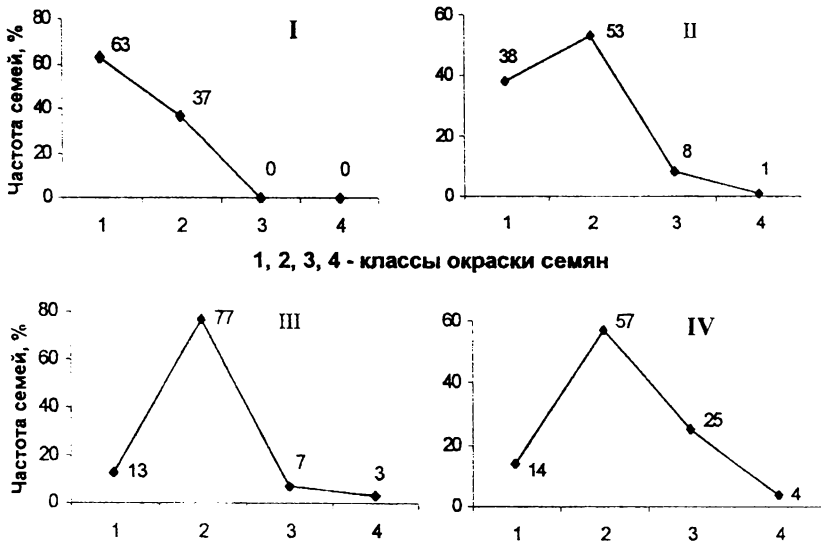


Рис. 2 Распределение растений (семей) в выборках сортовых и природных популяций по окраске семян. I, II, III – Природные популяции: I – Джабык; II – Кытлым, Серга, Серга-1, Бельский, Инзер, Нагайбакский; III – Ивдель, Ивдель-1; IV – Сорта

Разнообразные по истории становления в уральском регионе сорта клевера лугового достоверно отличаются по окраске семян от изученных природных популяций.

#### **Глава 4. Изменчивость природных и сортовых популяций клевера по морфологическим признакам генеративных побегов**

В главе приведены результаты изучения структуры изменчивости клевера лугового в уральской части ареала по комплексу морфологических признаков генеративного побега. Исследовали 7 природных и 7 сортовых популяций.

Анализ главных компонент изменчивости с использованием выборочных средних по 18 признакам показал, что 85% общей дисперсии признаков приходится на первые три главные компоненты, поэтому картина сходства и различия популяций наглядно проявилась на плоскостях I-II и I-III главных компонент (табл. 3, рис.3).

Наиболее высокие значения коэффициентов корреляции ( $r > 0,5$ ) с первой главной компонентой (F1) имеют 14 признаков, большинство из которых характеризует "морфотип" генеративного побега - морфогенетическое единство количества, взаиморасположения и размеров основных метамерных структур и их частей. Изменчивостью этих признаков объясняется, прежде всего, обособленность сортовых и природных популяций, а также подразделенность внутри группы природных популяций (показано линиями на рисунке 3).

Данные таблицы 4 (на темном фоне) иллюстрируют это: диапазоны варьирования средних значений большинства указанных признаков, полученные для альтернативных групп популяций, перекрываются слабо или не перекрываются, а в группе природных популяций по ряду признаков они весьма велики. Как видно из таблицы 3 и рисунка 3, с изменчивостью признаков, сильно коррелирующих со второй и третьей главными компонентами, связаны в основном межпопуляционные различия внутри групп, причем наиболее значительные - в группе природных популяций.

Коэффициенты корреляции признаков с тремя первыми главными компонентами. Приведены значения  $r > 0,4$

| Признаки генеративного побега                     |                          | Номер признака | F1     | F2     | F3     |
|---|--------------------------|----------------|--------|--------|--------|
| Длина стебля                                      |                          | 1              | 0.898  | -      | -      |
| Количество междоузлий                             |                          | 2              | 0.982  | -      | -      |
| Местоположение наибольшего листа (н.л.)           |                          | 3              | 0.882  | -      | -      |
| Длина среднего листочка н.л.                      |                          | 4              | 0.873  | -0.423 | -      |
| Ширина среднего листочка н.л.                     |                          | 5              | 0.559  | -0.768 | -      |
| Плотность опушения н.л.                           |                          | 6              | -0.784 | -      | -      |
| Индекс угла основания среднего листочка н.л.      |                          | 7              | -      | -0.408 | 0.701  |
| Ширина верхушки среднего листочка н.л.            |                          | 8              | 0.676  | -0.606 | -      |
| Длина сросшейся с черешком части прилистника н.л. |                          | 9              | 0.744  | -0.518 | -      |
| Длина свободной части прилистника н.л.            |                          | 10             | -0.46  | -0.542 | -0.674 |
| Нижний лист обертки                               | Длина среднего листочка  | 11             | -0.827 | -      | -      |
|   | Ширина среднего листочка | 12             | -0.829 | -      | -      |
| Длина оси соцветия                                |                          | 13             | -0.887 | -      | -      |
| Длина оси соцветия с ножкой                       |                          | 14             | -0.918 | -      | -      |
| Длина трубки чашечки                              |                          | 15             | 0.843  | -      | -      |
| Длина нижнего зубца чашечки                       |                          | 16             | -      | -0.664 | -0.512 |
| Длина бокового зубца чашечки                      |                          | 17             | -0.799 | -0.521 | -      |
| Максимальная длина волоска на листе               |                          | 18             | -      | -      | -0.712 |
| Вклад факторов в объяснение изменчивости (%)      |                          |                | 54,8   | 17,4   | 13,1   |

Анализ коэффициентов парной корреляции Пирсона восемнадцати вышеуказанных признаков показал, что в группе природных популяций значимых (при  $P < 0,05$ ) корреляций намного больше, чем в группе сортов. Это указывает на существенные морфогенетические различия между растениями природных и сортовых популяций клевера лугового.

Статистическое подтверждение выявленных различий между группой сортов и группой природных популяций (А) и внутригрупповых различий (В)

Таблица 4.

Пределы средних значений признаков и коэффициентов вариации в исследованных группах сортов и природных популяций по выборкам 1988 года. Единицы измерения: см - 1; мм - 4, 5, 8-14; шт. - 2, 3, 6 ед. окуляр-микрометра - 15-18.

| Номер признака | Сорта                 |               | Природные популяции   |               |
|----------------|-----------------------|---------------|-----------------------|---------------|
|                | $X_{\min} - X_{\max}$ | lim $C_V(\%)$ | $X_{\min} - X_{\max}$ | lim $C_V(\%)$ |
| 1              | 31 - 42               | 13 - 23       | 20 - 30               | 16 - 31       |
| 2              | 7 - 8                 | 10 - 19       | 4 - 7                 | 12 - 30       |
| 3              | 3,8 - 4,4             | 12 - 19       | 3,1 - 4,0             | 13 - 21       |
| 4              | 26 - 31               | 13 - 14       | 20 - 28               | 14 - 18       |
| 5              | 13 - 18               | 9 - 18        | 12 - 16               | 13 - 23       |
| 6              | 28 - 39               | 25 - 36       | 44 - 68               | 24 - 38       |
| 7              | 1,5 - 1,8             | 15 - 25       | 1,4 - 2,0             | 17 - 30       |
| 8              | 11 - 14               | 9 - 19        | 10 - 12               | 14 - 25       |
| 9              | 14 - 17               | 12 - 19       | 13 - 17               | 12 - 19       |
| 10             | 6 - 7                 | 15 - 19       | 6 - 8                 | 16 - 21       |
| 11             | 12 - 15               | 14 - 28       | 12 - 20               | 16 - 24       |
| 12             | 3,9 - 5,1             | 19 - 33       | 3,4 - 7,1             | 20 - 40       |
| 13             | 10 - 12               | 14 - 24       | 12 - 14               | 14 - 20       |
| 14             | 10 - 13               | 15 - 23       | 13 - 19               | 12 - 31       |
| 15             | 34 - 37               | 6 - 10        | 32 - 35               | 6 - 9         |
| 16             | 41 - 48               | 12 - 16       | 42 - 49               | 11 - 19       |
| 17             | 17 - 22               | 15 - 21       | 23 - 26               | 15 - 18       |
| 18             | 37 - 47               | 11 - 15       | 37 - 51               | 10 - 17       |

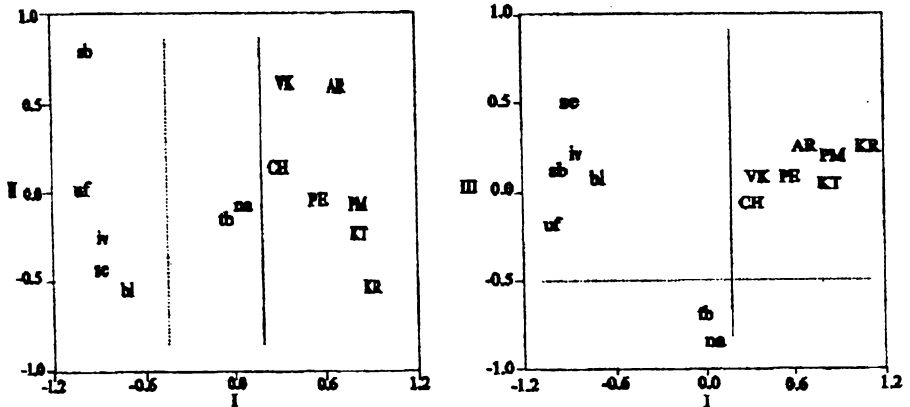


Рис. 3. Схемы размещения выборок из природных и сортовых популяций на плоскостях I-II и I-III главных компонент

Таблица 5.

## Результаты двухфакторного дисперсионного анализа

| Номер признака | Источник изменчивости       | Число степеней свободы | Средний квадрат | F <sub>эмп</sub> | P          |
|----------------|-----------------------------|------------------------|-----------------|------------------|------------|
| 2              | А. Различия между группами  | 1                      | 1072,43         | 22,58            | $<10^{-4}$ |
|                | В. Внутригрупповые различия | 12                     | 47,50           | 54,11            | $<10^{-4}$ |
|                | Остаточная (ошибка)         | 804                    | 0,88            |                  |            |
| 14             | А. Различия между группами  | 1                      | 4528,65         | 26,77            | $<10^{-4}$ |
|                | В. Внутригрупповые различия | 12                     | 169,14          | 18,83            | $<10^{-4}$ |
|                | Остаточная (ошибка)         | 804                    | 8,98            |                  |            |
| 7              | А. Различия между группами  | 1                      | 0,02            | 0,01             | н.з.       |
|                | В. Внутригрупповые различия | 12                     | 1,66            | 11,21            | $<10^{-4}$ |
|                | Остаточная (ошибка)         | 804                    | 0,15            |                  |            |
| 5              | А. Различия между группами  | 1                      | 330,59          | 3,31             | н.з.       |
|                | В. Внутригрупповые различия | 12                     | 99,94           | 16,17            | $<10^{-4}$ |
|                | Остаточная (ошибка)         | 804                    | 6,18            |                  |            |

получено с помощью дисперсионного анализа изменчивости четырех признаков, выбранных на основании их принадлежности к разным корреляционным плеядам. По признакам 2 и 14 достоверны ( $P < 0,0001$ ) как межгрупповые, так и межпопуляционные различия (табл. 5), тогда как по признакам 5 и 7 достоверны только внутригрупповые различия.

Результаты однофакторного дисперсионного анализа, проведенного для группы природных популяций, показали высокую достоверность межпопуляционных различий по указанным четырем признакам (табл. 6).

Множественным сравнением (по методу Тьюки) средних значений признаков установлено, что растения в популяциях Тобол и Нагайбакский имеют на генеративном побеге достоверно большее количество междоузлий (в среднем 6-7 шт.) и наиболее короткую ось соцветия с ножкой по сравнению с остальными популяциями.



Таблица 6.

Результаты однофакторного дисперсионного анализа изменчивости четырех признаков в выборках из природных популяций.

| Признак | Источник изменчивости | df  | Средний квадрат | F <sub>эмп.</sub> | P      | Сила влияния фактора, % |
|---------|-----------------------|-----|-----------------|-------------------|--------|-------------------------|
| 2       | Популяции             | 6   | 79,2            | 89,8              | 0,001  | 60                      |
|         | Ошибка                | 354 | 0,88            |                   |        |                         |
| 14      | Популяции             | 6   | 309,8           | 22,8              | <0,001 | 27                      |
|         | Ошибка                | 354 | 13,56           |                   |        |                         |
| 5       | Популяции             | 6   | 87,2            | 13,8              | <0,001 | 18                      |
|         | Ошибка                | 354 | 6,34            |                   |        |                         |
| 7       | Популяции             | 6   | 2,80            | 17,0              | <0,001 | 21                      |
|         | Ошибка                | 354 | 0,17            |                   |        |                         |

### Характеристика структуры изменчивости количественных признаков.

Примененная методика исследования позволила оценить вклад различных факторов в изменчивость признаков и охарактеризовать эколого-генетическую компоненту изменчивости, интерпретируемую как суммарный вклад меж- и внутривнутрипопуляционной изменчивости за вычетом паратипической дисперсии (Семериков, 1986). Был сформирован ортогональный иерархический комплекс, который включал по 5 выборок природных (iv, na, sb, se, tb) и сортовых (AR, KT, PE, PM, VK) популяций. Выборки содержали по 18 растений, у каждого растения в анализе использованы по три значения выбранных признаков. Проведен трехфакторный иерархический дисперсионный анализ, по результатам которого вычислены вклады четырех источников изменчивости в общую изменчивость признаков (таблица 7).

Таблица 7.

Оценка вклада (%) различных факторов в изменчивость четырех признаков генеративного побега по результатам трехфакторного дисперсионного анализа

| Факторы   | Признаки |         |         |         |
|---|----------|---------|---------|---------|
|   | 2        | 14      | 16      | 7       |
| A. Принадлежность к сортовым или природным популяциям               | 48,6*    | 42,6*   | 7,4*    | –       |
| B. Межпопуляционные различия  | 26,5***  | 27,0*** | 4,3*    | 17,0*** |
| C. Внутривнутрипопуляционные различия (индивидуальная изменчивость) | 20,5***  | 16,1*** | 66,1*** | 65,4*** |
| D. Эндогенная изменчивость (остаток)                                | 4,4      | 14,3    | 22,3    | 17,6    |

\*\*\* P < 0,001; \*\* P < 0,01; \* P < 0,05

Высокие значения вкладов факторов А и В по признакам 2 и 14 свидетельствуют о достаточно жесткой генотипической детерминации этих признаков на уровне популяций и их групп. По признакам 16 и 7 велика компонента индивидуальной изменчивости, отражающая высокое внутривидовое разнообразие.

Таким образом, проявилась ведущую роль факторов эколого-генетической природы в наблюдаемой внутривидовой изменчивости клевера лугового.

**Сравнительный анализ результатов исследования морфологической и фенологической изменчивости популяций клевера лугового.**

По данным многолетних наблюдений растения природных популяций характеризуются ранним развитием. По срокам начала цветения и наступления других фенофаз образцы этих популяций в культуре опережали позднеспелые местные и селекционные сорта (PM, KT, KR) на 10-20 дней, а наиболее поздние по срокам развития природные популяции (na, dz, tb) были близки по феноритмике только ранним сортам (VK, CH). Эти меж- и внутригрупповые различия, устойчиво воспроизводившиеся в культуре в разные годы, сопряжены с различиями популяций по морфологическим признакам. Средние значения признаков 2 и 14 в исследованных в 1988 году образцах тесно коррелируют с датами начала цветения этих образцов в том же году:  $r = 0,924$  и  $r = -0,837$  ( $P < 0,0001$ ), соответственно. Эти корреляции дополняются и другими (см. табл. 3), отражающими в совокупности характерный морфооблик растений соответствующих популяций и их групп (см. табл. 4).

Различия природных популяций по феноритмике в совокупности с другими морфобиологическими признаками характеризуют дифференциацию клевера лугового в уральской части ареала на три группы (табл. 8).

Таблица 8.

Подразделение природных популяций клевера лугового на Урале.

| Признаки                  | Выделенные группы популяций |   |                  |
|---------------------------|-----------------------------|---|------------------|
|                           | Северная и средняя тайга    | Южная тайга и лесостепная зона                    | Степное Зауралье |
| Сроки цветения            | Очень ранние                | Очень ранние                                      | Ранние           |
| Кол-во междоузлий         | 4-5                         | 4-5   | 6-7              |
| Преобладающий морфобиотип | Розеточный                  | Розеточный с удлинненными и генеративными побегам | Розеточный       |
| Популяции                 | iv, iv-1, ky                | uf, se, bl  | na, dz, tb*      |

\* популяция, вероятно, связана в своем становлении со степной зоной

## Глава 5. Аллозимная изменчивость природных и сортовых популяций клевера лугового.

В главе приведены результаты исследования аллозимного полиморфизма семи природных и девяти сортовых популяций (табл. 1.) по десяти ферментным системам с использованием 19 локусов. Сорты американской селекции (Меммос и Медиум) были привлечены в сравнительный анализ с целью получения данных о наиболее дальних родственных связях сортов.

Полиморфными оказались девять ферментных систем: PGI, GOT, LAP, SkDH, 6-PGD, EST, SOD, G6PD, ADH. Шесть аллелей специфичны для сортов, два - для природных популяций. Полиморфизм в группе сортов составил 53-76,5%, а в группе природных популяций - 47-59%. Уровень гетерозиготности варьировал в диапазоне 15,7-19,9% и 13,0-17,1%, соответственно. Эти данные свидетельствуют о большем генетическом разнообразии в сортовых популяциях по сравнению с природными.

Исходя из частот аллелей, были вычислены генетические дистанции (Nei, 1978) между исследованными популяциями, на основании этих данных построена UPGMA-дендрограмма (рис.4). Обособление кластера сортов от кластера природных популяций свидетельствует о значительной генетической разобщенности этих двух групп и взаимной генетической близости популяций внутри данных групп. Природная популяция Инзер оказалась в кластере сортов, так как в ней высока частота специфичных для сортов аллелей.

Достоверно известно западноевропейское происхождение американских сортов (Мухина и др.,1993). Результаты аллозимного анализа доказывают, что и уральские сорта клевера лугового связаны своим происхождением с исходным сортовым материалом из Западной Европы.

По составу аллозимов некоторые местные и селекционные сорта, сформировавшиеся на Урале (KT, KU, UR, SR), обнаружили признаки влияния природных популяций, тогда как сорт Пермский местный таких признаков не имеет.

Исследованные природные популяции (исключая Инзер) почти не имеют признаков "засорения" аллелями, свойственными сортам. Значит, в уральской части ареала еще существуют природные популяции клевера лугового не подвергшиеся влиянию сортового клевера.

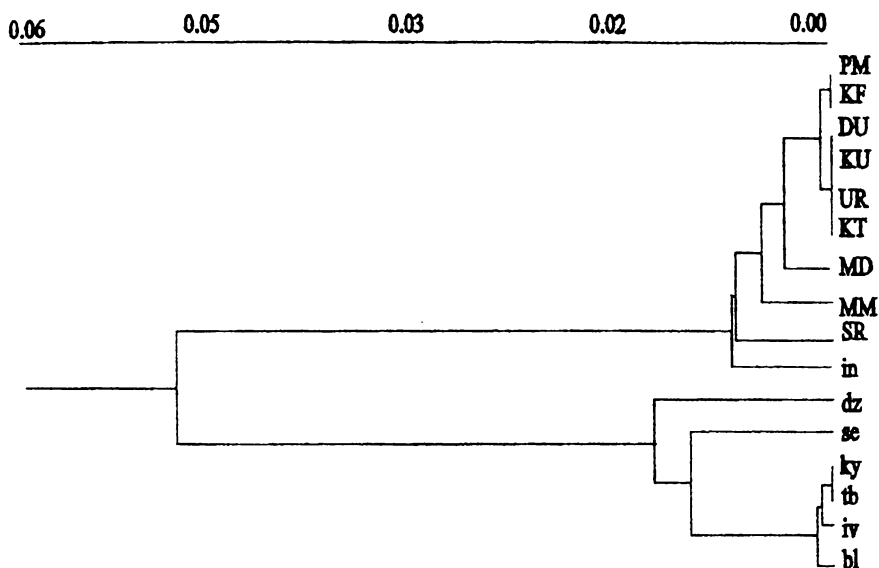


Рис. 4. UPGMA-дендрограмма генетических расстояний по Nei (1978)

## ВЫВОДЫ

1. В природных и сортовых популяциях клевера лугового плодоносящие растения характеризуются четырьмя классами окраски семян. Природные популяции клевера в уральской части ареала дифференцированы по окраске семян на три группы. Эта подразделенность согласуется с природно-климатической зональностью и выражается в том, что при переходе от степной зоны к северотаежной подзоне в популяциях существенно уменьшается доля растений с желтоватыми семенами и, соответственно, возрастает доля растений с фиолетовой пигментацией семян.

2. Различающиеся по истории формирования в уральском регионе местные и селекционные сорта клевера характеризуются однотипным распределением

растений по классам окраски семян и при этом отличаются от природных популяций.

3. По комплексу морфологических признаков генеративного побега и их корреляционной структуре природные популяции клевера лугового в уральской части ареала существенно отличаются от сортовых. Внутри- и межпопуляционные различия по этим признакам значительны, суммарный вклад средовой и гентипической составляющей в общей изменчивости высокий (превышает 70 %).

4. По результатам аллозимного анализа генетические различия между исследованной группой природных популяций и культурными сортами клевера велики и намного превышают таковые внутри этих групп. Сорта характеризуются более высоким генетическим разнообразием и связаны в своем происхождении с сортовым материалом из Западной Европы.

5. В исследованных аллозимных локусах выявлены аллели, специфичные для сортов и для природных популяций. Оценка их частот показала, что в уральской части ареала еще существуют природные популяции клевера лугового, не испытавшие коренных изменений своего генофонда под воздействием сортового клевера. Ряд местных сортов (за исключением Пермского местного) сформировался при некотором участии местных природных популяций.

6. Природные популяции клевера лугового в уральском регионе существенно опережают большинство местных и селекционных сортов по срокам цветения и прохождения других фаз. Выявлена положительная корреляция количества междоузлий ( $r > 0,9$ ) и длины оси соцветия с ножкой ( $r > 0,8$ ) с датами начала цветения исследованных популяционных образцов.

7. Анализ популяционной изменчивости клевера лугового по трем разнородным группам признаков показал отличие природных популяций от сортовых, что свидетельствует о коренных микроэволюционных различиях этих двух групп популяций.

8. По совокупности морфобиологических признаков выявлена подразделенность природных популяций клевера лугового на три группы в соответствии с особенностями дифференциации природных условий в уральской части ареала.

Первая группа объединяет популяции северной и средней тайги, вторая – популяции южной тайги и лесостепной зоны, третья включает популяции степного Зауралья.

**Список работ, опубликованных по материалам диссертации.**

Беляев А.Ю. Изменчивость клевера лугового в природных популяциях на Урале // Изучение, охрана и рациональное использование природных ресурсов: Тез. науч. конф. Уфа, 1989. Ч.1. С. 83.

Беляев А.Ю. О межгрупповой фенологической изменчивости клевера лугового в уральской части ареала // Актуальные проблемы экологии. Свердловск, 1989. С. 9-10.

Беляев А.Ю. Об изменчивости клевера лугового из природных и сортовых популяций на Урале // Тез. 4 молодеж. конф. ботаников Санкт-Петербурга (Секц. систематики и географии высш. растений). Проблемы охраны природы Дудергофских высот. СПб., 1992. С. 26.

Беляев А.Ю. Экологические особенности и дифференциация природных популяций клевера лугового на Урале // Материалы 6 совещ. "Вид и его продуктивность в ареале": Прогр. ЮНЕСКО "Человек и биосфера" (Санкт-Петербург, 23-26 ноября 1993 г.). СПб., 1993. С. 291-292.

Беляев А.Ю., Семериков В.Л. О проблеме сохранения сортового и внутривидового разнообразия клевера лугового на Урале и в Приуралье // Механизмы поддержания биологического разнообразия: (Материалы конф.). Екатеринбург, 1995. С.16-18.

Семериков В.Л., Беляев А.Ю. Аллозимный полиморфизм в природных популяциях и культурных сортах клевера лугового (*Trifolium pratense* L.) // Генетика. 1995. Т.31, №6. С. 815- 819.

Беляев А.Ю. Использование признака окраски семян в анализе изменчивости природных и сортовых популяций клевера лугового // Популяции и сообщества растений: экология, биоразнообразие, мониторинг. Тез. докл. Кострома, 1996. Ч.2. С.48.

Семериков В.Л. Беляев А.Ю. Аллозимная изменчивость и внутривидовая дифференциация клевера лугового // Проблемы общей и прикладной экологии. Екатеринбург, 1996. С. 222- 236.



ЛР № 040818 от 17.06.97. Сдано в набор: 29.10.99.  
Подписано в печать: 02.11.99. Формат 60x88/16.  
Шрифт Times New Roman. Печать, Riso. Усл. печ. Л. 1,1. Тираж 100 экз.  
Отпечатано в издательстве "Аэрокосмоэкология".