САРАПУЛЬЦЕВ
Иван Евгеньевич

На правах рукописи
УДК 574.3:582.542.1(985)(571.12)

ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА ПСЕВДОВИВИПАРНЫХ АРКТИЧЕСКИХ ЗЛАКОВ (Poa alpigena (Blytt) Lindm. и P. sublanata Reverd.)

03.00.16. - экология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Екатеринбург
1998

Работа выполнена в лаборатории популяционной экологии растений Института 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
Васильев А.Г.

доктор биологических наук
Санников С.Н.

Ведущая организация:

Уральский государственный университет им. А.М. Горького

Защита состоится "10" XI 1998 г. в 12 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 ознакомится в научной библиотеке Института экологии растений и животных УрО РАН.

Автореферат разослан "10" X 1998 г.

Ученый секретарь диссертационного совета
кандидат биологических наук Нифонтова М.Г.

Общая характеристика работы

Актуальность темы. Современные знания о популяционных системах у бесполоразмножающихся видов несоизмеримы с таковыми для раздельнополых организмов (Тимофеев-Ресовский и др., 1969; Грант, 1984). Долгое время основной проблемой при изучении агамных таксонов оставалась невозможность однозначной дискриминации генетически различных индивидов, поскольку при вегетативном, апомиктическом или ином неполовом способе размножения возникает группа морфологически и физиологически независимых организмов, одинаковых в генетическом отношении, т.е. клон. Сейчас появились эффективные методы идентификации особей, такие как аллозимный анализ, RAPD, RFLP и ряд других (Hillis, Moritz, 1990), вследствие этого количество публикаций по генетике и экологии вегетативно подвижных видов значительно возросло (Widen et al., 1994). Однако пока в поле зрения исследователей совершенно не попадали арктические виды, даже такие наиболее биоценотически значимые, как злаки.

В ряде случаев имеется как будто полное подавление семенного размножения и переход к специализированным формам вегетативного. Это объясняют как экстремальными условиями среды, так и процессами стабилизации межвидовых гибридов. Проблема самостоятельного существования подобных таксонов, взаимоотношений между родительскими видами и их гибридогенными дериватами, ряд других вопросов биологии унипарентальных организмов далеки от разрешения. Из этих соображений мной были выбраны два вида арктических мятликов из секции Poa L.,

обладающие способностью к необычному варианту вегетативного размножения - псевдовивипарии.

Цель и задачи исследования. Цель работы состояла в изучении репродуктивной биологии и пространственно-генетической структуры двух мятлика (Poa alpigena, P. sublanata).

В ходе исследований решались следующие задачи:

- изучить эколого-генетическую изменчивость в природных популяциях обоих видов и в экспериментальных условиях;
- выяснить значение вегетативного размножения в создании пространственной структуры популяций псевдовивипарных таксонов;
- изучить семенную продуктивность этих видов;
- на основе проведенных комплексных исследований выявить степень и характер различий псевдовивипарных таксонов мятлика с целью уточнения их таксономического ранга.

Научная новизна. Впервые у арктических видов злаков была изучена пространственно-генетическая структура популяций на значительном участке ареала. Оценена фенотипическая внутри- и межпопуляционная изменчивость по аллозимным маркерам и морфологическим признакам. Получены данные о семенной продуктивности типовых и псевдовивипарных таксонов в естественных условиях. Впервые сделана попытка экспериментального разрешения проблемы самостоятельного существования псевдовивипарных таксонов, их воспроизводства и взаимоотношения с родственными таксонами, размножающимися семенным путем.

Основные положения, выдвигаемые на защиту:

1) Вегетативное размножение посредством пропагул играет важную роль в формировании пространственной структуры популяций у данных видов. Около половины электрофоретически идентифицируемых клонов встретились в двух или большем числе проб на линейной трансекте, где расстояние между ближайшими пробами было не менее 250 м.

2) Растения, принадлежащие к псевдовивипарным таксонам, способны к образованию большого количества жизнеспособных семян, их всхожесть иногда даже выше, чем у типовых. Семенное воспроизведение обеспечивает генотипическое разнообразие в популяциях.

3) Виды мятликов (Poa alpigena, P. sublanata) достоверно различаются по ряду признаков, эти отличия сохраняются при выращивании растений в экспериментальных посадках в таежной зоне (г.Екатеринбург). Исследования морфологических признаков и частот аллозимных фенотипов подтверждают обоснованность выделения их в качестве видов.

4) Популяции типовых и псевдовивипарных таксонов, обитающие совместно, не различаются между собой по морфологическим признакам. Признак вивипарности наследуется при семенном размножении и проявляется у части потомков псевдовивипарных таксонов. Живородящие и семенные растения образуют единые популяции.

Практическая ценность. Поднятые в работе проблемы актуальны для развития эволюционной теории и внутривидовой систематики как ее практического приложения. Изучение биологии псевдовивипарных мятликов в ареале и в экспериментальных посадках в

таежной зоне я рассматриваю как предварительное изучение видов, перспективных для введения в культуру в качестве газонных трав для северных городов и для фиторекультивации.

Апробация работы. Результаты исследований были доложены на международной конференции "Новые методы в фенетике популяций", состоявшейся 25 - 28 октября 1995 г в г.Москве (ИЭМЭЖ РАН), на региональной молодежной конференции ИЭРиЖ УрО РАН "Проблемы экологии и охраны природы на Урале", проходившей 31 марта - 1 апреля 1995 г. в г.Екатеринбурге, на IV молодежной конференции в г.Сыктывкаре (ИБ КНЦ УрО РАН), на молодежной научной конференции "Современные проблемы экологии", проходившей 28-30 апреля 1996 г. в г.Екатеринбурге, на Всероссийском научном семинаре "Экология и генетика популяций" в г.Йошкар-Ола, 5-9 февраля 1997 г., на семинарах лаборатории популяционной экологии растений.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 11 работ.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 5 глав, заключения, выводов, приложения и списка литературы (общий объем 153 стр.). В тексте диссертации приведено 33 таблицы и 22 рисунка. Библиография включает 234 источника.

Глава 1. Обзор литературы

Представлен обзор литературы по вопросам, касающимся биологического значения псевдовивипарии и вегетативной пролиферации под влиянием внешних факторов, а также значения признака вивипарности для систематики. Подробно описана систематика,

кариология и отчасти эмбриология, экология и распространение мятликов альпигенного и почтишерстистого (P.alpigena и P. sublanata). В обзоре также уделено много внимания проблемам изучения биоразнообразия и клоновой структуры у агамных видов, методам идентификации особей.

Глава 2. Материал и методика

Характеристика района исследований. Основной район исследований - Ямало-Гыданская провинция Западно-Сибирской области. В геоботаническом отношении район помещается в пределах субарктических тундр, только две северных точки, о.Шокальского и м. Дровяной относится к арктическим тундрам, а несколько южных (от г.Лабытнанги и южнее) расположены в зоне лесотундры и северной тайги (Ильина и др., 1985).

Методика сбора материала. Была изучена 21 популяция P.alpigena и 5 P. sublanata на п-овах Ямал, Гыдан и Тазовский, на Полярном Урале, в низовьях Оби и в г.Воркута (Табл. 1.).

Для изучения пространственной структуры были заложены трансекты в трех популяций псевдовивипарного мятлика альпигенного у пос.Сеяха и Новый Порт, в пойме р.Пясядаяхи, а также в двух P. sublanata: у пос. Ямбург и в устье р.Нурмаяхи. На трансекте через по возможности равные интервалы были взяты пробы, которые состояли из 3-5 хорошо развитых генеративных побегов. В пробу случайно отбирались побеги с площади 10 $м^2$, растущие не ближе 1.5 м друг от друга. Интервалы одинаковой длины между пробами выдержать было невозмож-

но, т.к. распространение растений в конкретном местообитании неравномерное, поэтому после прохождения определенного расстояния (250 м в Ямбурге, 300 м в Новом Порту и Нурмаяхе), первые встреченные растения мятлика включались в следующую

Таблица 1. Географическое положение и дата сбора гербария для морфологического анализа. Аббревиатуры, заканчивающиеся буквой "*s*", относятся к популяциям типового таксона.

Популяция	Аббревиатура	Широта	Долгота	Дата сбора
Мятлик альпийский				
о.Шокальского	SH	72° 55′	74° 20′	13.8.93
м.Дровяной	DR	72° 40′	72° 57′	5.8.95[1]
р.Тиутейяха	TI	71° 23′	68° 02′	10.8.95[1]
р.Сеяха	SE	70° 05′	73° 30′	18.8.96
м.Трехбугорный	TR	69° 12′	73° 50′	10.8.93
б.Чугорь	CH, CHs	69° 08′	75° 06′	20.8.94
б.Харвута	HA	68° 31′	77° 59′	18.8.94
р.Нурмаяха	NU	68° 41′	73° 11′	20.8.96
оз.Тенято	TE, TEs	68° 04′	68° 55′	25.7.91
пос.Ямбург	JA	67° 54′	74° 50′	24.8.96
р.Мессояха	ME, MEs	67° 55′	78° 10′	13.8.94
б.Новый Порт	NP, NPs	67° 43′	73° 00′	17.8.95
р.Пясядаяха	P, Ps	67° 43′	73° 00′	15.8.95
г.Воркута	VO	67° 40′	63° 40′	17.7.95
б.Находка	NA, NAs	67° 17′	73° 11′	8.8.96
р.Собь	SO	67° 08′	64° 55′	25.8.95
массив Рай-Из	RA	67° 00′	65° 14′	22.8.95
м.Ямсаля	JM, JMs	66° 54′	71° 45′	2.8.93
г.Салехард	SA	66° 36′	66° 40′	14.7.95
г.Лабытнанги	Ls	66° 34′	66° 35′	1.8.89[2]
п.Шурышкары	Ss	66° 00′	64° 50′	6.8.88[2]
Мятлик почтишерстистый				
м.Трехбугорный	T, Ts	69° 12′	73° 50′	10.8.93
р.Нурмаяха	N, Ns	68° 41′	73° 11′	20.8.96
пос.Мыс Каменный	MK	68° 29′	73° 36′	19.8.91
пос.Ямбург	J	67° 54′	74° 50′	24.8.96[3]
р. Ензоръяха	EN, ENs	67° 53′	68° 43′	12.7.95

[1] Гербарный материал был собран по моей просьбе М.А.Шершневым (ИИиА УрО РАН).

[2] Гербарный материал был предоставлен Ю.Ф.Рождественским

[3] Материал для изучения семенной продуктивности псевдовивипарного P. sublanata был собран 20.8.94..

пробу. В "Сеяхе" пробы собирали на маршруте. Объем выборки и длина трансект приведены в Таблице 2. Пропагулы с собранных побегов проращивали посемейно для аллозимного анализа.

Методика изоферментного анализа. Для анализа использовали свежие листья виргинильных растений, электрофорез проводили в полиакриламидном геле по стандартным методикам (Peackok et al., 1965; Harris, Hopkinson, 1976; Сарапульцев, Семериков, 1996). Удовлетворительные результаты получены в следующих системах: ADH (К.Ф.1.1.1.1), ACP (К.Ф.3.1.3.2), IDH (К.Ф.1. 1.1.42), PGI (К.Ф.5.3.1.9), GOT (К.Ф.2.6.1.1), EST (К.Ф.3.1.1.1), 6-PGD (К.Ф.1.1.1.43), SkDH (К.Ф.1.1.1.25), LAP (К.Ф.3.4.11.13), PGM (К.Ф.5.4.2.2), SOD (К.Ф.1.15.*.*), DIA (К.Ф.1.15.*.*). Все системы оказались полиморфными.

Мы рассматриваем изозимные спектры и составляющие их полосы как фены, т.е. дискретные морфологические признаки. Интерпретация результатов в терминах 'локус - аллель' невозможна из-за того, что мятлики альпигенный и почтишерстистый полиплоиды.

Были выбраны 4 ферментные системы: эстераза (1 зона активности, которая условно обозначена как локус Est), глутаматоксалоацетат трансаминаза (2 зоны Got1, Got2), фосфоглюкомутаза (1 зона Pgm), фосфоглюкоизомераза (1 зона Pgi). Выбор определялся тем, что в данных системах выявлено наибольшее количество хорошо различимых дискретных полос, так что высокая изменчивость сочеталась с воспроизводимостью и сравнимостью электрофоретических спектров.

Для надежной идентификации фенотипа пробы, показавшие сходный характер распределения полос, повторно ставили на соседних дорожках геля, различия в интенсивности окрашивания в расчет не принимались.

Поскольку вероятность совпадения результатов фореза у разных особей по нескольким высоко полиморфным ферментным системам достаточно мала, идентичность рисунка полос на электрофореграмме свидетельствует о принадлежности растений к одному клону. Однако корректнее говорить о мультилокусном фенотипе, понимая, что в большинстве случаев он соответствует генетическому клону. Оценка генотипического разнообразия, таким образом, оказывается несколько заниженной, а протяженности клона вдоль трансекты, наоборот, завышенной.

Методика полевого эксперимента. Участок для вегетационного опыта расположен на территории выработанного торфяника в 50 км севернее г.Екатеринбурга. Высаживали растения в виргинильном возрастном состоянии в мае - июне 1995 г. Из 430 растений к весне 1997 г. сохранилось 345, из них 161 генеративное растение было взято в анализ.

Глава 3. Клоновая структура популяций

В трех популяциях мятлика альпигенного было взято 62 пробы, в каждой из которых проанализировано от одного до пяти растений. Как и предполагалось, количество клонов коррелирует с количеством проб (r = 0.875). 63 % клонов в "Сеяхе" встрети-

лось однократно, в "Пясядаяхе" таких клонов было чуть менее половины, а в "Новом Порту" только 36 %.

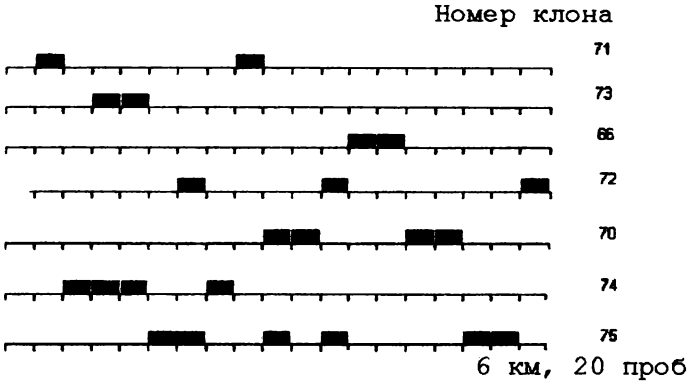

Рис. 1. Схема распределения расселенных клонов по трансекте вдоль русла р. Пясядаяхи

Во всех выборках имелись широко расселенные клоны, так, 17 растений клона N.75 в "Пясядаяхе" были найдены в 6 пробах (Рис. 1). Численность трех самых расселенных клонов в популяции "Пясядаяха" больше, чем всех остальных. В конкретном местообитании особи этих фенотипов зачастую оказываются доминирующими - из 13 пунктов, где имелся хоть один представитель данных клонов, только в 4 пробах отмечены иные клоны. Уникальные и локальные (найденные в двух соседних пробах) клоны обитают в луговых и кустарниковых сообществах, где обилие мятлика минимально, а также в пробах, взятых на значительном удалении от прирусловой части поймы, тогда как широко расселенные - на песчаных берегах р.Пясядаяхи у уреза воды в сообществах с высоким обилием P. alpigena.

В двух популяциях P. sublanata в 105 пробах у 240 растений был определен мультилокусный фенотип и установлено присутствие 61 клона (Табл. 2, Рис. 2). Популяции обитают в сходных условиях - на протяженных песчаных пляжах по

Таблица 2. Сводные данные о количестве проб, растений и клонов в популяциях мятликов альпигенного и почтишерстистого.

Популяции	Сеяха	Н.Порт	Пясядаяха	Ямбург	Нурмаяха
Длина трансекты (км)	-	4.5	6	18	24
Количество проб	30	12	20	59	46
Количество особей	53	47	78	134	106
Объем выборки *	32	26	32	68	56
Количество клонов	16	11	15	36	25
Растений в пробе	1.8	3.9	3.9	2.3	4.2
Растений в клоне	3.3	4.3	5.2	3.7	4.2

* - несколько особей в пробе, принадлежащих к одному клону, при фенетическом анализе принимались на одно растение.

берегам Обской губы, поэтому удалось заложить очень длинные трансекты (18 и 24 км). Максимальная протяженность клона вдоль трансекты приближается к ее длине: 24 км в "Нурмаяхе", 12.8 км в "Ямбурге" (Рис. 2).

Значение вегетативного размножения пропагулами велико в условиях разреженной и постоянно нарушаемой растительности приморских песков, где возможен регулярный перенос диаспор на большие расстояния.

Фенотипическое разнообразие и изменчивость аллозимных спектров в популяциях псевдовивипарных мятликов. Две трети

элементарных фенотипов (т.е. фенотипов по каждой ферментной системе) уникальны для конкретных популяций (60 из 97), а общие для всех или хотя бы для 4 из 5 популяций составляют меньше 10 %. По частотам фенотипов были вычислены показатели разнообразия μ и сходства популяций г Животовского (1982) (Табл.3, Рис.3).

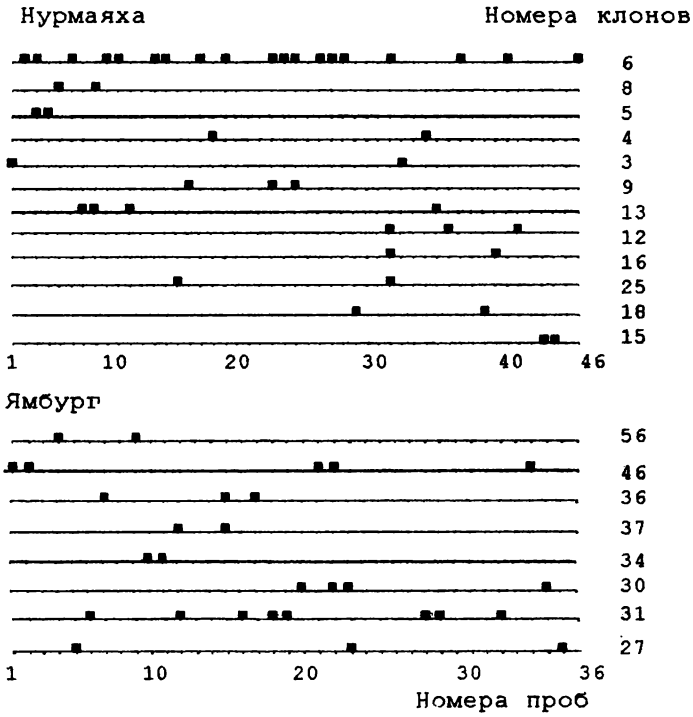

Рис. 2. Схема распределения расселенных клонов P. sublanata в "Нурмаяхе" и "Ямбурге"

Наблюдается высокая вариабельность числа фенотипов в разных "локусах", при этом средние значения различаются слабо.

Таблица 3. Средние значения показателей внутрипопуляционного разнообразия Животовского μ и соответствующие значения для отдельных систем (Est, Got1 и т.д), число элементарных фенотипов (m).

Популяция	m	μ	Est	Got1	Got2	Pgm	Pgi
Сеяха	31	5.5	8.1	4.5	1.9	8.0	5.2
Новый Порт	21	3.8	7.3	3.5	1.0	5.5	2.0
Пясядаяха	32	5.4	8.1	5.9	3.4	4.0	5.4
Нурмаяха	40	5.9	8.0	4.5	3.2	7.7	6.1
Ямбург	38	6.4	5.2	5.8	1.6	10.6	8.7

Во всех популяциях псевдовивипарных мятликов имеется значительное фенотипическое разнообразие, что показано даже на относительно небольших выборках. Количество элементарных фенотипов и клонов коррелирует с числом взятых в популяции проб. Виды близки по показателям разнообразия, высокие значения последних свидетельствуют о важной роли семенного размножения.

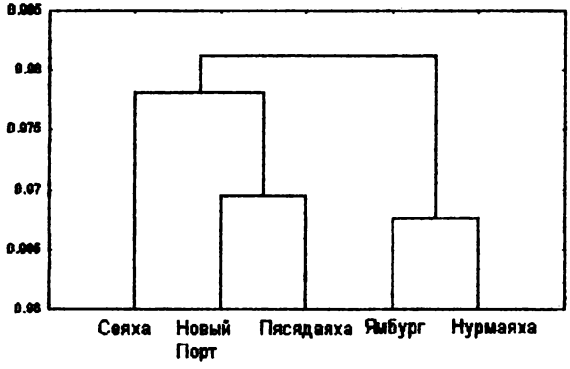

Рис. 3. Дендрограмма, построенная по коэффициенту сходства популяций по частотам элементарных фенотипов методом полной связи. Распределение выборок в кластеры соответствует разделению видов.

Глава 4. Семенная продуктивность и качество семян в популяциях мятликов альпигенного и почтиверстистого

Всхожесть семян, образованных псевдовивипарными растениями, варьирует у мятлика альпигенного в пределах 49.9 - 88.4 %, а у P. sublanata от 81.9 до 94.7 % (Табл. 4). Хорошее качество семян и их весьма заметные количест-ва, вполне сопоставимые с таковыми для растений типовых таксонов, свидетельствуют о возможности успешного семенного размножения растений псевдовивипарных таксонов.

Таблица 4. Всхожесть и показатели семенной продуктивности P.alpigena и P. sublanata. Обозначения: всхожесть семян (Е) в отдельных семьях (n); среднее количество выполненных семян (А), пропагул (Б) и колосков в соцветии (Г); общее количество зачатков в соцветии (В); количество цветков в колоске (Д). Аббревиатура популяционных названий приведена в Таблице 1.

Популяции	n	А	Б	В	Г	Д	Е, %
Мятлик почтиверстистый							
T	18	6.4	24.8	53.8	35.3	1.6	81.9
Ts	23	57.0		92.1	33.5	3.0	63.0
Js	7	91.4		210.1	95.6	2.3	64.6
J	22	3.8	24.1	41.2	29.6	2.2	94.7
Мятлик альпигенный							
TR	16	21.4	25.4	67.5	33.6	1.9	59.8
ME	31	26.0	45.9	78.3	58.6	2.1	49.9
MEs	10	55.9		122.4	51.1	2.4	72.8
NAs	9	34.7		66	32.9	2.1	63.6
NA	5	17.8	37.1	50	44.4	1.1	74.0
Ls	11	225.4		273.3	97.9	2.7	49.1
Ss	21	127.6		300.0	112.2	3.0	53.3
NPs	7	60.6		117.3	60.4	2.0	54.8
NP	10	8.5	15.9	41.8	43.8	1.0	88.4
CHs	13	75		108.3	48	2.5	54.8
JM	7	10.1	31.4	57.6	39.1	1.6	52.6
JMs	8	66.3		95.3	54.9	1.8	15.1

За то, что это действительно реализуется в природе, говорит высокая фенотипическая аллозимная изменчивость, обнаруженная во всех исследованных выборках (Табл. 3).

Многим мятликам в той или иной мере присущ апомиктический способ семенного размножения (Кордюм, 1970). Одна из наиболее простых и адекватных оценок значения апомиксиса для популяции - это процент полиэмбрионии (Солнцева и др., 1977). Установлено, что псевдовивипарные растения производят меньше двузародышевых семян, чем совместно обитающие типовые (Табл. 5.). Половой способ репродукции имеет важное значение для псевдовивипарных таксонов арктических мятликов, сочетающих семенной и вегетативный способы размножения.

Таблица 5. Процент полиэмбрионии в семенных и псевдовивипарных популяциях обоих видов мятлика. Аббревиатура популяционных названий приведена в Таблице 1.

Популяция	Процент полиэмбрионии	
	псевдовивипарный	типовой таксон
Мятлик луговой		
J / Js	1.5	4.2
Мятлик альпийский		
NA / Nas	1.6	7.0
Ps		5.7
NP / NPs	1.8	4.2
ME / Mes	0.3	2.6
CHs		2.7
Ss		7.8

Всхожесть "живородок" и показатели успеха вегетативного размножения

Различия в количестве и качестве пропагул у P. alpigena и P. sublanata связаны с разными стратегиями размножения:

Таблица 6. Показатели успеха вегетативного размножения пропагулами. P. alpigena с р. Мессояхи и P. sublanata из пос. Ямбург.

Признаки	P.alpigena	P.sublanata
Количество пропагул в метелке	45.9	24.1
Масса пропагулы, мг	1.3	3.7
Всхожесть, %	12.7	81.6
Количество генеративных побегов на 1 $м^2$	165.3	74.7
Количество всхожих пропагул на 1 $м^2$	1072.6	1475.1

множество мелких, быстро теряющих всхожесть "живородок" P. alpigena, образующихся в массе в сомкнутой злаковой синузии, более пригодны для интенсивного захвата небольших "окон" в растительном покрове, чем для расселения на значительные расстояния. Напротив, крупные, долго сохраняющие жизнеспособность пропагулы P. sublanata способны далеко переноситься вдоль берега Обской губы, тем более, что благоприятные условия для укоренения предоставляются повсеместно.

Глава 5. Характеристика количественных признаков

Первоначально анализ проводился по 12 признакам генеративного побега, из них были выбраны пять, коррелирующие с первыми четырьмя главными компонентами: длина верхнего междоузлия побега (ДВМ), длина метелки (ДМ), отношение длины метелки к длине верхнего междоузлия (ОТ1), отношение длины нижнего междоузлия метелки к длине метелки (ОТ3), количество колосков на веточках в нижнем узле метелки (ККВ).

Выборки из популяций мятлика альпигенного представляют почти все географические широтные зоны, занимаемые ареалом

Таблица 7. Признаки, по которым различаются совместно обитающие популяции семенного и псевдовивипарного таксонов P. alpigena и P. sublanata. В ячейках показаны значения уровня значимости, при котором различаются выборочные средние при проверке по критерию Стьюдента. Значения на темном фоне относятся к случаям, когда большее значение признака наблюдается у псевдовивипарного таксона. Аббревиатура популяционных названий приведена в таблице 1.

Вид	P. sublanata			P. alpigena				
Признаки	N	T	EN	JM	ME	NA	NP	P
ДВМ				P<.01		P<.001		
ДЛВ	P<.001		P<.01	P<.05		P<.001	P<.001	P<.05
ДЛ	P<.001		P<.001	P<.05			P<.001	P<.05
ДМ	P<.001							
НМ	P<.05	P<.05		P<.05			P<.05	
В								
ККВ					P<.05	P<.05		
ОТ1	P<.001							
ОТ2	P<.05		P<.05			P<.05	P<.001	P<.01
ОТ3		P<.01			P<.05	P<.01	P<.001	
ОТ4					P<.05			

вида, за исключением арктических пустынь.

Как можно было предположить, средние значения размерных признаков оказались значимо скоррелированы с широтой местности, а также со стандартным отклонением. С помощью логарифмирования удалось избавиться от большинства корреляций между средним и стандартным отклонением.

Сравнение семенных и псевдовивипарных таксонов

Из анализа Таблицы 7 можно сделать вывод о случайности различий между совместно произрастающимим растениями псевдовивипарных и типовых таксонов, поскольку ни по одному признаку не прослеживается закономерной однонаправленной изменчивости.

Внутри- и межвидовая изменчивость

Для трехфакторного иерархического дисперсионного анализа были выбраны популяции мятликов альпигенного и почтишерстистого из 6 пунктов: м. Трехбугорный, рр. Нурмаяха и Енэоръяха для P. sublanata; рр. Мессояха и Пясядаяха, б. Находка для P. alpigena. Критерием выбора было совместное произрастание растений типового и псевдовивипарного таксонов (смешанная популяция в одном экотопе).

Таблица 8. Результаты трехфакторного дисперсионного анализа иерархического неравномерного комплекса по пяти признакам. Аббревиатура названий признаков на стр. 17.

ДВМ

Источник изменчивости	Степень свободы	Средний квадрат	F	Уровень значимости
Виды	1	4.938	6.20	0.068
Популяции	4	0.798	9.27	0.0097
Тип цветения	6	0.086	2.01	0.064
Ошибка	340	0.043		

ОТ1

Виды	1	8.235	10.67	0.031
Популяции	4	0.772	4.52	0.050
Тип цветения	6	0.171	3.77	0.001
Ошибка	340	0.045		

ОТ3

Виды	1	0.170	0.40	0.562
Популяции	4	0.426	4.15	0.060
Тип цветения	6	0.103	5.25	0.000034
Ошибка	340	0.020		

ККВ

Виды	1	6.518	2.74	0.174
Популяции	4	2.383	3.59	0.080
Тип цветения	6	0.664	2.15	0.047
Ошибка	340	0.308		

ДМ

Виды	1	0.419	19.60	0.011
Популяции	4	0.021	0.11	0.973
Тип цветения	6	0.187	3.06	0.006
Ошибка	340	0.061		

Первый фактор - "Виды" имеет 2 уровня, второй - "Популяции" -3, третий - "Тип цветения - нормальный и псевдовивипарный" - 2. (Табл. 8). Во всех случаях, кроме популяции типового таксона из б. Находка (n=22), было взято по 30 генеративных побегов (N=352).

Популяции псевдовивипарного и семенного таксонов, обитающие совместно, достоверно различаются по четырем из пяти выбранных признаков, кроме длины верхнего междоузлия побега (Табл. 8). По последнему наблюдаются различия между выборками (единственная достоверная разница, P=0.0097). Это может быть связано с тем, что признак наиболее чувствителен к модифицирующему воздействию микроэкотопических условий, а растения типовой и псевдовивипарной разновидности реагируют на них одинаковым образом.

P. alpigena и P. sublanata достоверно различаются лишь по двум признакам: по длине метелки и по отношению длины метелки к длине междоузлия под ней (P=0.011 и P=0.031). Просмотр большого гербарного материала позволяет заключить, что между ними нет резких отличий в вегетативной сфере, так что найденные признаки - одни из немногих легко формализуемых признаков для видовой диагностики.

Изменчивость морфологических признаков в условиях экспериментальных посадок

Весной 1995 г. на участке на ст. Ять было высажено 55 псевдовивипарных растений P. alpigena с р. Мессояхи

и 45 - P. sublanata с берега Обской губы у пос. Ямбург. За два вегетационных периода в генеративное состояние вступили соответственно 14 и 33 растения, все они сохранили родительский тип цветения и морфологические особенности видов.

Семенное потомство типового и псевдовивипарного таксонов обоих видов мятлика происходило от растений из 7 популяций (Табл. 9). Образцы сильно различаются по количеству растений, достигших генеративного состояния. Хорошо развивались потомки типового P. alpigena из популяций "Чугорь" и "Лабытнанги", псевдовивипарного - с мыса Трехбугорный. В обоих популяциях P. sublanata независимо от внутривидового

Таблица 9. Результаты опыта по выращиванию семенного потомства растений типового и псевдовивипарного таксонов. Приведено количество всех высаженных растений, а также перешедших к цветению в 1996 и 1997 гг. В скобках - количество растений, образовавших псевдовивипарные генеративные побеги, остальные значения относятся к нормальноцветущим особям.

Популяция	Материнское растение	Количество растений		
		Высажено	Перешли к цветению	
		1995	1996	1997
Мятлик альпигенный				
г. Лабытнанги	сем.	23	16	5
б. Чугорь	сем.	45	27	10
м. Ямсаля	сем.	25	15	6
м. Ямсаля	псевдов.	17	5	1
р. Мессояха	псевдов.	58	- (2)	3
м. Трехбугорный	псевдов.	33	3 (11)	1 (6)
Мятлик почтиперистый				
м. Трехбугорный	псевдов.	39	1 (2)	1 (3)
м. Трехбугорный	сем.	33	2 (5)	2 (1)
пос. Ямбург	псевдов.	50	3 (1)	2 (3)

таксона, к которому принадлежало родительское растение, были как семенные, так и псевдовивипарные потомки. Напротив, у мятлика альпигенного в трех популяциях семенное потомство развивало только нормальные соцветия - "Лабытнанги", "Чугорь" и "Ямсаля". В двух других были и растения, унаследовавшие материнский тип цветения - псевдовивипарный, и нормально цветущие растения (Табл. 9). Типовой таксон P. alpigena производил только семенных потомков, в отличие от второго вида, где оба внутривидовых таксона давали как семенные, так и псевдовивипарные растения в первом поколении.

Для изучения морфологических признаков и сравнения показателей в природе и в опыте были взяты а). псевдовивипарные растения из популяций "Мессояха" и "Трехбугорный", а также их потомки - клон из первой популяции и семенные потомки другой, унаследовавшие способность к вегетативной пролиферации соцветий; б). семенные растения из популяций "Чугорь" и "Ямсаля" и их потомки.

Дисперсионный анализ выбранных признаков показал, что внутривидовые таксоны - первый фактор - не различаются по морфологическим признакам - длинам верхнего междоузлия побега и метелки и отношению длины метелки к длине междоузлия под ней (ДВМ, ДМ и ОТ1). Есть различия между ними по количеству колосков и по индексу ОТ3, хотя достоверность этого невысока (P=0.023 и P=0.018) (Табл. 10).

Таблица 10. Результаты дисперсионного анализа неравномерного трехфакторного иерархического комплекса. Фактор 1 - тип цветения (2 уровня - нормальный и псевдовивипарный), фактор 2 - популяции (2 уровня - "Чугорь" и "Ямсаля", "Мессояха" и "Трехбугорный" соответственно для двух уровней фактора 1), фактор 3 - условия произрастания (2 уровня - растения из природных популяций и их потомки в опытном посеве).

Источник изменчивости	Степень свободы	Средний квадрат	F	Уровень значимости
ОТ1				
Тип цветения	1	0.077	0.39	0.598
Популяции	2	0.199	0.10	0.909
Условия произрастания	4	2.037	26.96	0.000
Ошибка	212	0.076		
ОТ3				
Тип цветения	1	3.490	54.57	0.018
Популяции	2	0.064	0.02	0.984
Условия произрастания	4	3.864	34.19	0.000
Ошибка	212	0.113		
ККВ				
Тип цветения	1	8.789	42.17	0.023
Популяции	2	0.208	0.03	0.976
Условия произрастания	4	8.462	29.84	0.000
Ошибка	212	0.284		
ДМ				
Тип цветения	1	3.767	0.84	0.457
Популяции	2	4.504	21.68	0.007
Условия произрастания	4	0.208	3.23	0.013
Ошибка	212	0.064		
ДВМ				
Тип цветения	1	2.769	0.89	0.446
Популяции	2	3.123	1.28	0.373
Условия произрастания	4	2.450	31.33	0.000
Ошибка	212	0.078		

Только по одному признаку - длине метелки - имеются достоверные различия между популяциями.

Выводы

1. Виды P.sublanata и P.alpigena слабо различаются по изученным морфологическим признакам. Однако уровень различий доста-

точен для выделения их в ранге видов. Систематические различия между ними обнаруживаются по длине метелки и по отношению ДМ к длине междоузлия побега, что проявляется при выращивании в экспериментальных посадках.

2. Виды P.sublanata и P.alpigena незначительно различаются по частотам аллозимных фенотипов, межпопуляционные различия у мятлика альпигенного по частотам отдельных полос электрофоретического спектра имеют тот же порядок, что и межвидовые.

3. Внутривидовые псевдовивипарные формы обоих видов морфологически не отличаются от типовых. Признак вивипарности воспроизводится у части семенного потомства, не наблюдается существенных изменений его проявления при выращивании клонированных растений в таежной зоне. Псевдовивипарные и семенные растения как P.sublanata, так и P.alpigena, произрастают совместно, образуя единые популяции. Вивипарность, по-видимому, следует рассматривать как форму генетического полиморфизма.

4. Установлено регулярное образование полноценных семян растениями псевдовивипарных таксонов P.alpigena и P.sublanata, количество семян сопоставимо с таковым у типовых форм, а всхожесть даже выше.

5. Во всех популяциях псевдовивипарных мятликов выявлено значительное генотипическое разнообразие. По количеству растений преобладают немногие широко расселенные клоны (особи, идентичные по множеству полос пяти ферментов). Различия в клоновой структуре связаны с произрастанием в контрастных экотопах.

6. Показано большое значение вегетативного размножения пропагулами и корневищами в популяциях псевдовивипарных мятликов. Один и тот же клон обнаруживается как в непосредственной близости, так и на расстоянии 3,7 - 24 км.

Список работ по материалам диссертации

1. Сарапульцев И.Е. Исследование популяционной структуры арктических мятликов // Программа и тезисы IV молодежной научной конференции. Сыктывкар: 1996. С.108

2. Сарапульцев И.Е. Размер клона у ложноживородящих арктических мятликов Poa alpigena (Blytt) Lindman и Poa sublanata Reverd. // Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока. Чтения памяти Л.М. Черепнина. Тезисы докладов Второй Всероссийской конференции. Красноярск: КГПУ. 1996. С.348-349.

3. Сарапульцев И.Е. Репродуктивная биология арктических живородящих злаков Poa alpigena (Blytt) Lindm. и P. sublanata Reverd. // III Международная конференция "Освоение Севера и проблемы рекультивации". Тезисы докладов. СПб, Россия 28-31 мая, 1996. Сыктывкар. 1996. С.171-173.

4. Сарапульцев И.Е. О семеношении вивипарных разновидностей мятликов альпигенного и почтишерстистого в тундрах Западной Сибири // Популяции и сообщества растений: экология, биоразнообразие, мониторинг. Тезисы V научн. конф. памяти проф. А.А.Уранова, 16-19 окт. 1996, Ч.2, Кострома, 1996. С.161 - 162.

5. Сарапульцев И.Е. Репродуктивная биология двух арктических видов мятлика // Экология. 1996. № 5. С. 345-349.

6. Сарапульцев И.Е., Семериков В.Л. Генотипическая изменчи-вость и клональная структура популяций мятлика альпигенного на Ямале (Poa alpigena ssp. colpodea (Th.Fries) Jurtz.& Petrovsky) // Проблемы общей и прикладной экологии. Матер. молод. конф. Екатеринбург: Изд. "Екатеринбург". 1996. С.214-222.

7. Рождественский Ю.Ф., Сарапульцев И.Е. Результаты опытов по испытанию растений для рекультивации земель на полуострове Ямал // Экология. 1997. № 5. С.28-32.

8. Сарапульцев И.Е. Фенетика вивипарных таксонов мятликов Poa alpigena и P.sublanata. Результаты аллозимного анализа / Тезисы VI Молодежной конф. ботаников в Санкт-Петербурге. СПб., 1997. С.13.

9. Сарапульцев И.Е. Перспективы применения живородящих злаков для рекультивации: репродуктивная биология и интродукция // Труды III Международной конференции "Освоение Севера и проблемы рекультивации". Сыктывкар. 1997. С.384-392.

10. Сарапульцев И.Е. Фенетические подходы к изучению структуры популяций арктических мятликов / Проблемы изучения биоразнообразия на популяционном и экосистемном уровне. Матер. конф. Екатеринбург, 1997. С. 193-199.

11. Сарапульцев И.Е. Пространственная структура популяций двух ложноживородящих арктических мятликов / Экология и генетика популяций. Йошкар-Ола: Периодика, 1998. С. 154-156.