ISSN 0367—0597

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЭКОЛОГИЯ

4

Июль — август

1980

Издательство «Наука»

УДК 581.52+581.154+633.872.1

ИЗМЕНЧИВОСТЬ СИДЯЧЕЦВЕТНЫХ ДУБОВ В ДАГЕСТАНЕ

Л. Ф. Семериков, Н. В. Глотов

Изучена изменчивость морфологических признаков листьев, дискриминирующих дубы скальный и пушистый и их подвиды в Дагестане. Показано, что изменчивость таксономически важных признаков имеет непрерывный характер и тесно связана с градиентами экологических условий. Установлено, что оба вида в Дагестане образуют единую популяционную систему, ядром которой является грузинский подвид дуба скального.

Первые указания о произрастании сидячецветных дубов в Дагестане приведены Я. С. Медведевым (1908, 1919). По его мнению, в Дагестане наиболее распространен *Quercus sessiliflora* Salisb. и его многочисленные разновидности и формы, в том числе: *Q. iberica* Stev.; f. *typica* Med., идентичная западноевропейскому сидячецветному дубу; f. *mannifera* Boiss., идентичная дубу золотистому (*Q. hypochrisa* Stev.), описанному Х. Стевеном (Steven, 1857) из Восточного Закавказья; f. *pinnatipartita* Medw., обладающая густым, но быстро сходящим опушением. Одновременно Я. С. Медведев (1908) указывал на произрастание в Дагестане *Q. pubescens* Willd., который он идентифицировал с южноевропейским пушистым дубом, а в качестве формы пушистого дуба приводил *Q. crispata* Stev., описанный Х. Стевеном (Steven, 1857) из Крыма.

Ю. Н. Воронов (1930) и В. П. Малеев (1935, 1936) считали несомненным произрастание в Дагестане следующих видов: *Q. iberica* Stev.; *Q. petraea* Liebl. (-*Q. sessiliflora* Salisb., f. *typica* Medw.); *Q. hypchrysa* Stev.; *Q. pubescens* Willd. (*Q. sessiliflora* Salisb., f. *pinnatipartita* Medw.).

Видовая самостоятельность перечисленных таксонов в последующем признавалась большинством ботаников и лишь видовой статус дуба золотистого подвергался сомнению (Сосновский, 1943; Гроссгейм, 1945; Бандин, 1952; 1954; Матикашвили, 1961). Более того, для южного Дагестана и восточного Азербайджана, вероятно, под влиянием идей О. Шварца (Schwarz, 1937), был описан еще один вид *Q. anatolica* (Schwarz) Sosn. ex Bandin (Сосновский, 1943; Бандин, 1952, 1954).

По представлениям Д. И. Красильникова (1962, 1963), в Дагестане и прилегающих районах восточного Закавказья и Предкавказья произрастают два вида сидячецветных дубов: скальный дуб (*Q. petraea* Liebl.) с подвидами типовым (ssp. *petraea* Krassiln.) и грузинским (ssp. *iberica* (Stev.) Krassiln.); пушистый дуб (*Q. pubescens* Willd.) с подвидами типовым (ssp. *pubescens* Krassiln.) и курчавым (ssp. *crispata* (Stev.) Krassiln.). Ю. Л. Меницкий (1971) считает, что в Дагестане произрастают скальный дуб с подвидами грузинским и Медведева (*Q. petraea* Liebl. ssp. *medwediewii* (Camus) Menits.-*Q. pubescens* Willd. ssp. *pubescens* Krassiln.) и пушистый дуб, идентичный южноевропейскому пушистому дубу (*Q. pubescens* Willd. ssp. *pubescens* Menits.), по объему равный курчавому подвиду Д. И. Красильникова и типовому подвиду пушистого дуба (*Q. lanuginosa* (Lam.), ssp. *lanuginosa* Schwarz) О. Шварца (Schwarz, 1937).

Таксономические построения сидячецветных дубов Д. И. Красильникова и Ю. Л. Меницкого не оказали, однако, существенного вли-

яния на последующие представления; при характеристике сидячецветных дубов геоботаники и лесоведы продолжают (видимо, по традиции) придерживаться взглядов В. П. Малеева (1935, 1936) и А. А. Гроссгейма (1945) на номенклатуру этих видов, отраженных во «Флоре СССР» и «Флоре Кавказа» (Чиликина, Шифферс, 1962; Львов, 1964; Остапенко, 1968; Гулисашвили и др., 1975).

Краткий экскурс в систематику показывает ее сложности и нерешенные проблемы, а также свидетельствуют о высокой изменчивости сидячецветных дубов в Дагестане и о необходимости детального исследования их популяционной структуры.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ [1]

Основные массивы лесов в Дагестане, образованных сидячецветными дубами, сосредоточены в предгорной его части на высотах от 200—500 до 1100 *м* над ур. м., начиная от передовых хребтов, обращенных к приморской низменности, до склонов высоких хребтов, окаймляющих внутреннегорный Дагестан. Общая площадь лесов около 170 тыс. *га*. Они расположены прерывистой полосой с юго-востока на северо-запад и не образуют сплошного лесного пояса, перемежаясь с сообществами луговой, степной и нагорно-ксерофильной растительности (Чиликина, Шиффере, 1962). Подробная геоботаническая и типологическая характеристика дубовых лесов с господством сидячецветных дубов приведена П. Л. Львовым (1964) и Б. Ф. Остапенко (1968).

В прошлом предгорные дубовые леса занимали значительно большие площади, возможно, целиком одевая предгорный Дагестан (Львов, 1964); в настоящее время они сильно истреблены, а многие сохранившиеся участки под влиянием постоянных неконтролируемых выборочных рубок и пастьбы скота превращены в низкоствольники и шибляки.

Для характеристики популяционной изменчивости видов и подвидов сидячецветных дубов нами были проведены популяционные сборы на 30 пробных площадях, заложенных по обычной методике. При этом мы попытались охватить все основные массивы и охарактеризовать весь спектр условий произрастания этих видов в Дагестане.

При сборе и анализе материала сразу же возникли серьезные затруднения в различении не только подвидов, но и видов дубов. Поэтому для идентификации деревьев на пробных площадях был проведен качественный анализ изменчивости. Использовали основные таксономические признаки, дискриминирующие скальный и пушистый дубы (Красильников, 1962; Меницкий, 1971). Признаки изучали в двух градациях: значения признаков, свойственных скальному дубу, обозначали прописными буквами, пушистому — строчными.

A. Листья крупные, длиной 8—14 *см*.

a). Листья менее 8 *см* длиной.

B. Лопасти короткие, тупые, часто (у грузинского подвида) почти треугольные, составляют менее 1/3 ширины полупластинки; вторичные зубцы отсутствуют или развиваются только на более крупных лопастях в средней части пластинки.

b). Лопасти длинные, более 1/3 ширины полупластинки, снабжены вторичными зубцами.

C. Промежуточные жилки отсутствуют или располагаются только у основания пластинки; жилки первого порядка почти параллельны.

c). Промежуточных жилок много, они располагаются по всей пластинке листа; жилки первого и второго порядков образуют грубую, неправильную сеть.

D. Количество лопастей составляет 7 пар и более.

d). Лопастей менее 7 пар.

E. Опушение листьев не заметно простым глазом.

e). Опушение листьев очень хорошо выражено. Нередко опушены годичные побеги.

K. Листовая пластинка плоская.

k). Листья по краю курчавые.

Таким образом, «морфотип» скального дуба обозначается как *ABCDEK;* морфотип пушистого — *abcdek*. Всего же можно выделить чисто качественно $2^6=64$ «формы», а каждое дерево на пробных площадях — отнести к одной из этих форм. Используя 64-польную таблицу, можно оценить частоты форм и их количество на пробных площадях.

---

[1] Выражаем благодарность И. Е. Бененсону за математическое обеспечение, М. М. Магомедмирзаеву за помощь в организации экспедиций по Дагестану и обсуждение результатов работы.

Для количественной оценки изменчивости на пробных площадях было взято от 11 до 84 деревьев. На каждом дереве брали по 5—6 побегов, на которых измеряли по пять листьев по восьми мерным признакам; четыре признака — форма лопастей, курчавость листьев, опушение листьев и побегов — оценивали качественно в целом для дерева. Для каждого дерева, а затем пробной площади вычисляли средние значения мерных и частоты качественных признаков.

Изучение популяционной структуры сидячецветных дубов проводилось путем сравнения выборок одновременно по комплексу признаков и использования многомерных оценок различия между выборками. Были получены матрицы 30×30 расстояний Махаланобиса (D^2) и средней дивергенции (J) между выборками и применены методы канонического анализа (Андерсон, 1963; Кульбак, 1967; Рао, 1968; Меницкий, 1971; Blackith, Reyment, 1971).

Канонический анализ позволяет редуцировать пространство признаков в пространство меньшей размерности путем нахождения канонических осей. В нашем материале первые два канонических вектора отображают 74%, а первые три — 88% всей изменчивости. Это дает возможность без существенного искажения расстояний Махаланобиса изобразить изученные выборки на плоскости, образованной первыми двумя каноническими векторами, для непосредственного исследования популяционной структуры сидячецветных дубов.

Оценка структуры изменчивости по всем изученным признакам осуществлялась с помощью трехфакторного иерархического дисперсионного анализа (Глотов и др., 1975). В иерархической схеме на верхнем уровне изучались различия между выделенными с помощью канонического анализа группами популяций (фактор A), затем — различия между популяциями (фактор B) и внутрипопуляционная гетерогенность (фактор C). На нижнем уровне выявлялась изменчивость в кроне дерева (фактор E). Путем разложения значений средних квадратов были получены дисперсии, обусловленные влиянием изучаемых факторов, и вычислены доли влияния этих факторов в структуре изменчивости признаков.

Для оценки степени генотипической обусловленности изменчивости признаков был проведен анализ полусибов по двум популяциям: Дубки (пробная площадь 8), расположенной в полосе нижних предгорий, и Манасаул (пробная площадь 11) — в высоких предгорьях. Сеянцы были выращены в Ботаническом саду Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР из желудей от свободного опыления, собранных отдельно с каждого дерева. В популяции Дубки было взято 22 дерева, в популяции Манасаул — 17 деревьев. От каждого дерева выращено 50—200 сеянцев.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ОБСУЖДЕНИЕ

Качественная оценка изменчивости показывает, что на пробных площадях 5, 6, 11, 17—20, 22, 23, 30, заложенных в полосе высоких предгорий, 60—90% деревьев приближаются к морфотипу грузинского подвида скального дуба, остальные — уклоняются в сторону пушистого дуба. Всего выделено от 5 до 15 форм. В качестве примера в табл. 1 приведено распределение деревьев на пр. пл. 11 (Манасаул).

Таблица 1

Распределение деревьев по «формам» на пробной площади 11 (Манасаул)

AbC	*ABC*	*Abc*	*abc*	*abC*	*aBC*	*ABc*	*aBc*	
1	0	0	0	0	0	0	0	*Dek*
1	5	2	0	0	0	2	1	*DeK*
0	0	0	0	0	0	0	0	*dek*
0	0	0	0	0	0	0	0	*deK*
5	34	3	0	1	6	2	2	*DEK*
0	2	0	0	0	1	0	0	*dEK*
0	1	0	0	0	0	0	0	*dEk*
1	7	0	0	0	0	0	0	*DEk*

На пробных площадях 1—4, 7, 8, 16, заложенных в полосе низких предгорий на высотах от 500 до 800 *м* над ур.м., в более сухих и теплых биотопах, количество форм возрастает до 30, например на пр. пл. 8 (табл. 2).

Хотя на перечисленных пробных площадях господствуют крупнолистные формы, они имеют порой весьма своеобразный морфологиче-

ский облик. Признаки грузинского подвида скального дуба и пушистого дуба комбинируются в разнообразных сочетаниях (рис. 1).

Еще более сильной изменчивостью обладают деревья на пробных площадях 9, 13—15, 24—29, расположенных на приморских хребтах в

Таблица 2

Распределение деревьев по «формам» на пробной площади 8 (Дубки)

AbC	*ABC*	*Abc*	*abc*	*abC*	*aBC*	*ABc*	*aBc*	
2	0	2	0	0	0	0	0	*Dek*
7	2	0	0	0	0	0	0	*DeK*
0	0	1	0	0	0	0	0	*dek*
6	0	0	0	1	1	0	0	*deK*
8	15	2	0	0	2	1	0	*DEK*
3	0	1	0	0	0	0	0	*dEk*
10	1	0	0	1	0	0	0	*dEK*
1	2	2	0	0	0	1	0	*DEk*

наиболее сухих условиях произрастания. В этом отношении характерна пр. пл. 14, расположенная близ пос. Талги: здесь выделяется 40 форм (табл. 3). На участке площадью 1—2 *га* с примерно равной частотой

Таблица 3

Распределение деревьев по «формам» на пробной площади 14 (Талги)

AbC	*ABC*	*Abc*	*abc*	*abC*	*aBC*	*ABc*	*aBc*	
0	1	3	1	0	0	1	1	*Dek*
2	4	2	2	3	0	1	2	*DeK*
2	2	5	5	4	3	2	1	*dek*
8	6	4	3	5	4	2	1	*deK*
0	6	3	0	0	2	1	1	*DEK*
1	0	0	1	0	0	0	0	*dEk*
1	0	0	0	0	0	0	1	*dEK*
0	0	0	0	0	0	0	0	*DEk*

встречаются деревья как с крупными, так и мелкими листьями разнообразной формы. Обнаружены деревья, число лопастей листьев которых достигает 12 пар, и в то же время — с почти цельнокрайными листьями. Единично встречены экземпляры с мелкими, яйцевидными листьями и короткими, направленными вперед лопастями, концы которых оттянуты в очень короткое острие, напоминающие дубы подсекции Gallifera (Spach.) Guerke (рис. 2).

Деревья различного морфологического облика, встречающиеся на одной и той же пробной площади, на расстоянии не более 100 *м* друг от друга, принадлежат одной и той же скрещивающейся совокупности: наблюдения показали, что между ними нет заметных фенологических и экологических различий. Поэтому пробные площади можно рассматривать как выборки из соответствующих популяций и вычислять средние значения и частоты признаков (табл. 4, 5).

Сборы гербарного материала на большинстве пробных площадей проведены в августе — сентябре 1975 г., а на пр. пл. 13 и 27 после очень влажной для Дагестана весны 1976 г. При этом пр. пл. 13 заложена в непосредственной близости от 14-й, а 27-я — от 25-й. В табл. 4, 5 можно видеть, что они мало отличаются друг от друга, поэтому пары пробных площадей 13—14 и 25—27 можно рассматривать как выборки из одних и тех же популяций.

Пробные площади 7, 8 (пос. Дубки), 10, 11, 12 (сел. Манасаул), 17, 18 (Губден), 19, 20 (сел. Ванашимахи), 21, 22 (сел. Алхаджикент), 28, 29 (сел. Магарамкент) заложены в смежных лесных участках, но на разноименных склонах долин рек и хребтов. Различия средних зна-

чений и частот признаков и приуроченность к орографически и литологически различным территориям заставляют предполагать, что перечисленные пробные площади, несмотря на их пространственную близость, представляют собой выборки из отдельных популяций.

Пространственно удаленные пробные площади, несомненно, относятся к разным популяциям, хотя некоторые из них, например 5-я и

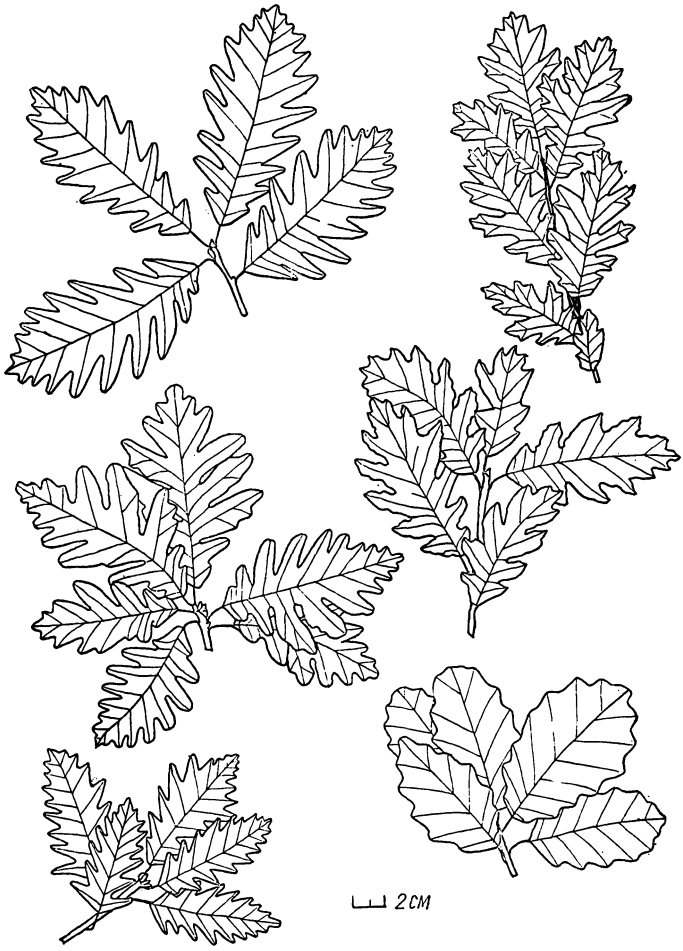

Рис. 1. Гербарные образцы с пробных площадей 8 и 11.

30-я, близки по средним значениям и частотам признаков. Поэтому в дальнейшем пробные площади мы называем для краткости популяциями.

При количественном анализе (табл. 4, 5), как и при качественном, с одной стороны, выделяются популяции 9, 13—14, 15, 25—27, 26, отличающиеся наиболее мелкими листьями и наиболее развитыми признаками ксероморфизма, а с другой — популяции 5, 10, 11, 19—23, 30 с крупными листьями более мезофильного облика. Остальные популяции имеют промежуточный характер признаков. Это согласуется с результатами канонического анализа.

На плоскости первого и второго канонических векторов популяции создают одно довольно дисперсное скопление (рис. 3). Первый кано-

нический вектор «растягивает» это скопление на три группы. В левой части выделяются популяции 9, 13—14, 15, 25—27, 26, которые можно отнести к курчавому подвиду пушистого дуба, в правой — 5, 10, 11, 19—23, по облику листа приближающиеся к грузинскому подвиду скального дуба; в центре располагаются популяции с промежуточными значениями признаков.

Второй канонический вектор разделяет промежуточные популяции на две группы. Первая из них содержит популяции 1, 2, 3, 4, 7, 8, 12, 16,

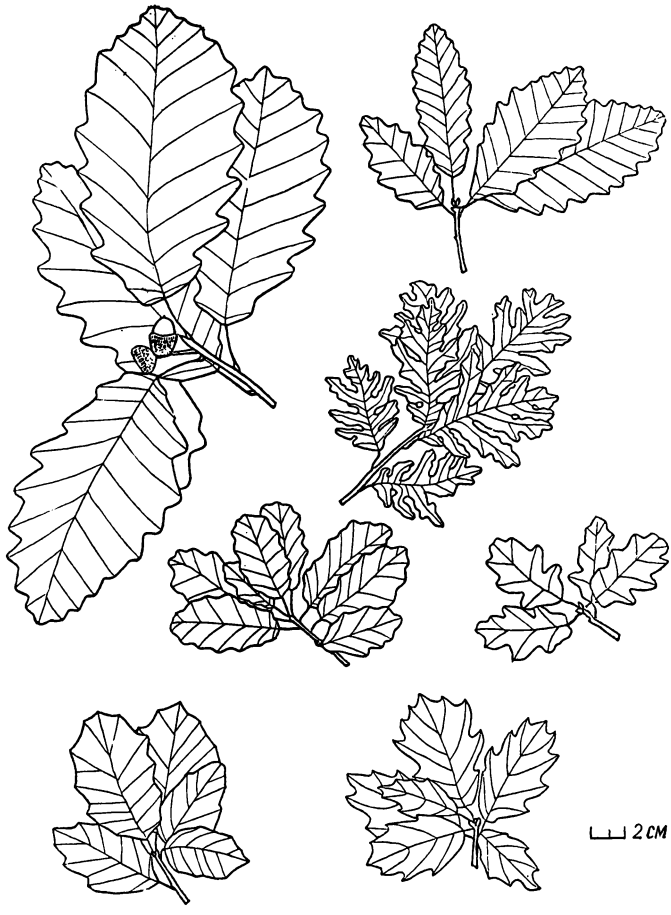

Рис. 2. Гербарные образцы с пробной площади 14.

которые характеризуются относительно крупными листьями, сильной их рассеченностью и развитием вторичных зубцов. По морфологическому облику популяции этой группы можно отнести к типовому подвиду пушистого дуба. Вторая группа включает популяции 6, 17, 18, 24, 28, 29, по комплексу признаков занимающие промежуточное положение между курчавым подвидом пушистого дуба и грузинским подвидом скального.

Применение иерархического дисперсионного анализа вскрывает структуру изменчивости признаков групп популяций, выделенных с помощью канонического анализа (табл. 6). Различия между группами популяций высоко достоверны по большинству изученных признаков ($p<0{,}01 \div 0{,}001$), кроме тангенса угла отхождения боковых жилок. По

относительному вкладу в общую изменчивость различия между группами популяций, как правило, превосходят различия между популяциями. Хотя различия между популяциями внутри групп высоко достоверны ($p<0{,}001$), они ближе друг другу, чем из разных групп. Это показывает правомерность выделения групп популяций.

Таблица 4

Средние значения признаков листьев сидячецветных дубов в Дагестане

№ пробы	*n*	Длина листа, *мм*	Длина черешка, *мм*	Относит. длина вершинки, %	Относит. ширина листа, %	Рассеченность, %	Кол. лопастей	Тангенс угла жилок, ×10	Вторичные зубцы
1	12	105,1	13,1	37,8	57,9	51,1	15,4	9,2	3,73
2	30	98,6	15,6	42,7	62,1	52,8	16,4	13,3	4,72
3	27	101,8	12,4	44,1	60,5	51,9	15,1	12,3	3,44
4	15	101,9	12,7	40,2	61,6	52,3	15,6	12,9	4,57
5	45	103,6	14,5	40,5	60,4	62,3	16,2	10,5	1,50
6	12	87,4	13,9	45,7	61,4	62,2	15,2	11,6	1,27
7	39	95,0	14,8	49,4	62,2	47,2	14,9	12,6	3,95
8	49	90,0	14,2	48,3	62,1	38,4	13,2	13,1	3,49
9	32	75,8	9,1	47,2	58,2	59,0	12,8	11,9	0,63
10	30	111,6	15,7	45,7	61,7	58,0	17,0	11,9	4,83
11	21	127,2	17,5	44,5	63,0	67,1	18,4	13,2	3,91
12	48	103,7	14,8	43,2	61,2	54,4	14,8	10,3	3,57
13	21	73,2	8,5	41,7	60,5	56,4	12,9	12,0	1,14
14	84	83,0	11,9	45,9	62,3	54,6	12,5	10,9	1,50
15	15	83,4	12,7	46,2	63,7	50,7	14,4	13,2	2,03
16	32	99,2	12,7	36,8	53,3	38,8	16,2	8,6	3,90
17	25	93,6	13,9	37,2	57,5	61,2	16,5	7,8	0,16
18	33	90,3	13,2	40,2	54,5	51,7	15,8	9,8	1,09
19	33	108,3	18,2	41,8	64,0	64,3	17,4	11,9	1,65
20	32	112,2	17,4	40,8	63,9	67,9	19,0	11,9	2,11
21	31	104,1	16,2	43,3	59,8	61,8	15,1	9,3	0,99
22	26	109,3	16,1	49,2	57,5	38,4	15,1	11,9	0,62
23	32	106,4	15,2	41,0	60,4	69,3	19,0	11,5	1,27
24	43	86,9	12,2	42,6	61,9	63,9	16,2	13,3	1,70
25	24	50,1	4,2	42,5	60,7	59,9	12,5	12,4	1,31
26	25	52,1	3,8	45,3	60,2	61,4	12,7	9,7	2,29
27	11	57,6	5,8	38,6	64,5	63,5	11,5	11,6	0,26
28	43	88,9	14,1	42,4	59,6	58,3	13,9	8,5	1,66
29	41	102,6	15,6	37,4	54,7	63,7	15,4	8,6	1,52
30	21	96,2	13,4	46,8	63,7	66,4	16,5	12,8	1,60

Высоко достоверные различия между деревьями ($p<0{,}001$) составляют около трети общей изменчивости и имеют, по-видимому, комплексную эколого-генетическую природу. Оценка изменчивости в пределах кроны дерева (фактор *E*) позволяет, однако, учесть паратипическую (средовую в узком смысле слова) компоненту и вычесть ее из общей изменчивости. Поэтому мы считаем, что различия между деревьями одной популяции и разных популяций в значительной мере обусловлены генотипически.

Это подтверждают результаты посемейного анализа признаков листьев, выращенных из желудей, собранных в популяциях Дубки (8) и Манасаул (11). Они приведены в табл. 6 в виде доли изменчивости признаков листьев у сеянцев, обусловленных различиями между материнскими деревьями.

Для 8-й популяции характерны низкие или недостоверные доли влияния материнских деревьев; лишь признаки формы лопасти и опушения листьев имеют высокие оценки наследуемости. В 11-й популяции доли влияния материнских деревьев значительно выше и приближаются к оценкам внутрипопуляционной изменчивости (фактор *C*,

табл. 6); наследуемость же формы лопастей и опушения недостоверна. Похоже, что генетическая гетерогенность этой популяции в целом выше. Однако фенотипическая изменчивость 8-й популяции, как уже отмечалось (см. табл. 1, 2), существенно выше, чем манасаульской; по-видимому, значительная часть фенотипической изменчивости в популяции Дубки определяется модификациями.

Таблица 5

Частоты качественных признаков сидячецветных дубов в Дагестане, %

№ пробы	*n*	Форма лопасти	Курчавость	Опушение листьев			Опушение побегов
				звездчатое	клочковатое	бархатистое	
1	12	7,8	0,0	0,0	84,5	15,5	15,5
2	30	20,0	30,0	10,0	86,7	3,3	33,3
3	27	48,2	11,1	7,4	92,6	0,0	3,7
4	15	0,0	0,0	13,3	80,0	6,7	6,7
5	45	20,0	35,6	100,0	0,0	0,0	0,0
6	12	25,0	8,3	100,0	0,0	0,0	0,0
7	39	7,7	0,0	30,8	64,1	5,1	5,1
8	49	0,0	2,0	20,4	63,3	16,3	26,6
9	32	71,8	25,0	40,6	0,0	59,4	40,6
10	30	3,3	3,3	31,0	65,5	3,5	13,8
11	21	9,5	14,3	95,3	0,0	4,7	4,7
12	48	0,0	39,6	20,8	79,2	0,0	0,0
13	21	28,6	33,4	42,8	0,0	57,2	57,2
14	84	79,8	36,9	14,3	0,0	85,7	78,6
15	15	26,7	33,3	46,7	0,0	53,3	53,3
16	32	12,5	65,6	37,5	62,5	0,0	0,0
17	25	16,0	56,0	72,0	0,0	28,0	8,0
18	33	39,4	30,3	97,0	0,0	3,0	0,0
19	33	3,0	3,0	100,0	0,0	0,0	0,0
20	32	6,3	12,5	90,6	0,0	9,4	3,1
21	31	6,4	96,8	67,8	0,0	32.2	6,4
22	26	11,5	11,5	73,1	0,0	26,9	11,5
23	32	18,8	0,0	100,0	0,0	0,0	0,0
24	43	32,6	41,8	37,2	0,0	62,8	46,5
25	24	20,8	12,5	0,0	0,0	100,0	100,0
26	25	52,0	100,0	20,0	0,0	80,0	72,0
27	11	36,3	81,8	0,0	0,0	100,0	100,0
28	43	37,2	72,0	30,2	0,0	69,8	53.5
29	41	34,2	90,2	17,1	0,0	82,9	68,4
30	21	14,3	4,8	85,6	0,0	14,4	4,8

Особый интерес представляет характер наследования опушения листьев, которое подразделяется на четыре типа: 1) рассеянное опушение простыми, звездчатыми и редуцированными волосками, свойственное типовому подвиду скального дуба; 2) рассеянное или густое опушение звездчатыми 3—6-лучевыми волосками длиной 50—100 *мк*, свойственное грузинскому подвиду скального дуба; 3) плотное, бархатистое на ощупь опушение прямыми звездчатыми волосками длиной 300—500 *мк*, характерное для курчавого подвида пушистого дуба; 4) густое войлочное, легко стирающееся пальцами, сбивающееся в комки и опадающее к концу сезона вегетации опушение, образованное звездчатыми, сильно извитыми волосками длиной до 1 *мм*, характерное для типового подвида пушистого дуба.

Деревья с опушением листьев первого типа очень редки на территории Дагестана. В потомстве деревьев с тонким звездчатым опушением появляются два класса сеянцев. Преобладают сеянцы с опушением листьев материнского типа, изредка встречаются сеянцы с плотным бар-

хатистым опушением. Для потомства деревьев с плотным бархатистым опушением листьев характерны три класса сеянцев: с опушением материнского типа; с тонким звездчатым опушением; с густым войлочным опушением. В потомстве деревьев с густым войлочным опушением также обнаружено три класса сеянцев: с опушением материнского типа (преобладает); с бархатистым опушением; с небольшой частотой встречены сеянцы с опушением листьев, характерным для типового подвида скального дуба.

У нас еще недостаточно материала для точной генетической интерпретации этого признака, дискриминирующего виды сидячецветных дубов в систематике, однако мы полагаем, что опушение — довольно просто наследующийся признак, который у видов и подвидов сидячецветных дубов имеет одну и ту же природу.

На рис. 4 показано географическое распределение частот опушения листьев и побегов сидячецветных дубов в Дагестане. Обращает на се-

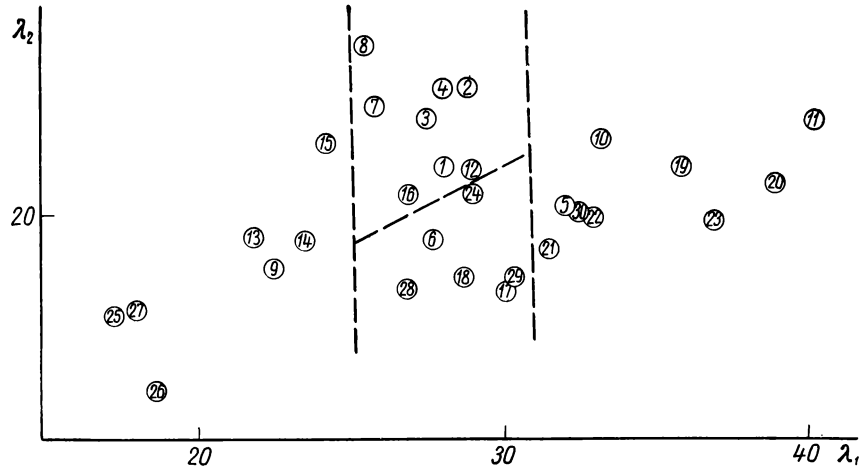

Рис. 3. Размещение популяций сидячецветных дубов Дагестана в плоскости первых двух канонических векторов.

бя внимание клинальный характер изменчивости типов опушения: частоты бархатистого опушения листьев нарастают в градиенте сухости биотопов от высоких предгорьев к низким; войлочное опушение преобладает на севере Дагестана. Аналогичным образом в градиенте экологических условий изменяются другие качественные признаки (см. табл. 5).

«Поведение» мерных признаков можно оценить по результатам канонического анализа (рис. 3). Координаты популяций по первому каноническому вектору весьма тесно связаны с градиентом сухости местообитаний и высотой над уровнем моря. В градиенте экологических условий от относительно влажных и прохладных биотопов полосы высоких предгорий до наиболее сухих и теплых — в полосе низких предгорий, особенно на передовых хребтах, в популяциях происходит постепенное замещение деревьев морфологического облика грузинского подвида скального дуба деревьями с развитыми признаками ксероморфизма, приближающимися к морфологическому облику дуба пушистого.

Дифференциация популяций по второму каноническому вектору тесно связана с характером почв. В северной части Дагестана, в условиях широкого распространения известняков (Известняковый Даге-

стан), на карбонатных почвах формируются популяции с преобладанием признаков типового подвида дуба пушистого; на юге, в Сланцевом Дагестане, на силикатных почвах формируются популяции с преобладанием признаков грузинского и курчавого подвидов.

Таблица 6

Структура изменчивости признаков листьев сидячецветных дубов в Дагестане, % (длина черешка и тангенс в посемейном анализе не оценивались)

Факторы	Длина листа	Длина черешка	Относительная длина вершинки	Относительная ширина листа	Рассеченность листа	Количество лопастей
A. Различия между группами популяций	35,9***	26,1***	19,0***	31,9***	37,7***	23,3***
B. Различия между популяциями	11,3***	13,1***	22,7***	11,7***	9,1***	8,7***
C. Внутрипопуляционная изменчивость	23,1***	33,1***	21,7***	25,6***	34,4***	30,4***
E. Изменчивость в кроне дерева	29,7	27,7	36,6	30,8	18,5	37,6
Различия между сеянцами по матерям						
Дубки (8)	14,4***	—	—	3,5*	—	18,8***
Манасаул (11)	22,4***	—	21,1***	10,3***	31,3***	25,3***

Факторы	Тангенс	Вторичные лопасти	Форма лопасти	Курчавость	Опушение листьев	Опушение побегов
A. Различия между группами популяций	2,4	8,4**	29,4***	10,9*	34,1***	37,4***
B. Различия между популяциями	29,6***	11,3***	8,2***	29,8***	16,8***	12,6***
C. Внутрипопуляционнизменчивость	29,5***	48,9***	62,4	59,3	49,1	50,0
E. Изменчивость в кроне дерева	38,5	31,4	—	—	—	—
Различия между сеянцами по матерям						
Дубки (8)	—	4,2***	41,3***	6,8***	54,9***	—
Мансаул (11)	—	16,2***	—	27,2***	—	

* $p<0,05$.
** $p<0,01$.
*** $p<0,001$.

Существование переходного генетического полиморфизма по типам опушения и корреляции других таксономически важных и, очевидно, генотипически обусловленных признаков с градиентами экологических условий заставляют полагать, что дифференциация популяций сидячецветных дубов является результатом естественного отбора. Это не противоречит большому числу фактов о ведущей роли естественного отбора в дифференциации популяций растений, которая может быть весьма значительной в контрастных экологических условиях, даже несмотря на сильное давление миграции.

Таким образом, виды и подвиды сидячецветных дубов в Дагестане представляют собой единую популяционную систему. Ядром этой системы является грузинский подвид дуба скального — у него наиболее выражены анцестральные признаки. Они ставят его в ряд наиболее

древних представителей сидячецветных дубов. На приморских хребтах Дагестана грузинский подвид является непосредственным предшественником курчавого подвида дуба пушистого. На севере Дагестана курчавый подвид, в свою очередь, интерградирует с типовым подвидом дуба пушистого.

Перечисленные подвиды выделились в результате дифференциации популяций грузинского подвида на своеобразном «анализирующем»

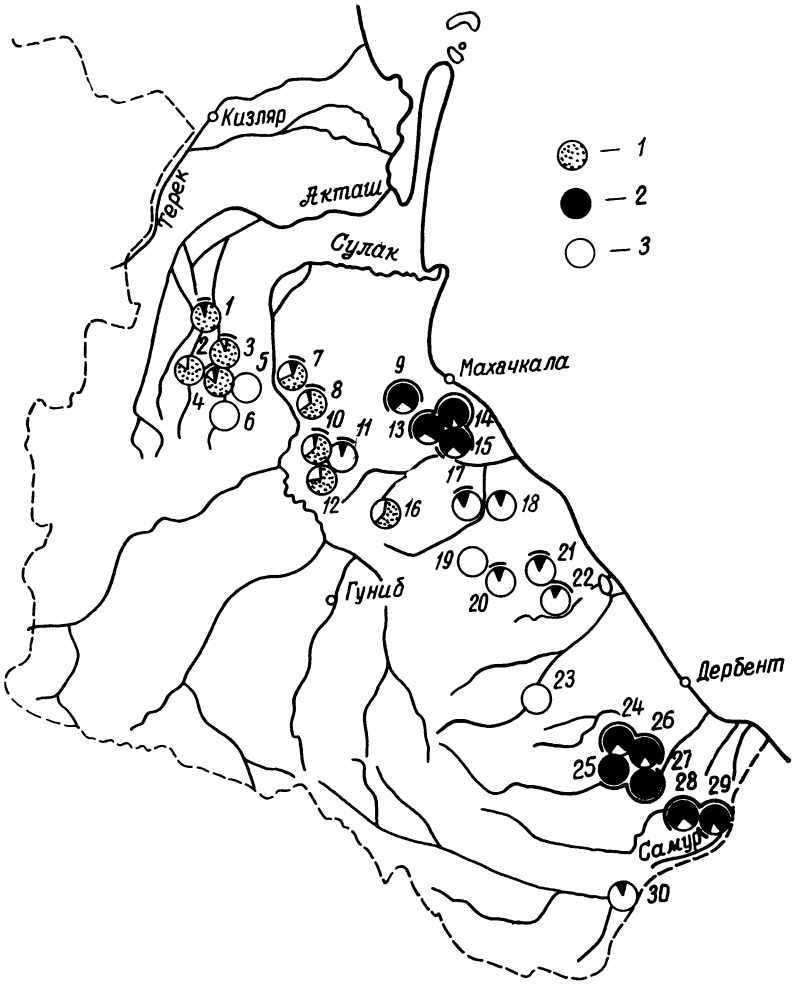

Рис. 4. Распределение частот опушения листьев и побегов в популяциях сидячецветных дубов Дагестана:

1 — войлочное опушение; *2* — плотное бархатистое опушение; *3* — тонкое звездчатое опушение. Длина внешней дуги соответствует частоте опушения побегов.

фоне, каким является территория Дагестана. На особый характер этого региона, как арену интенсивных микроэволюционных процессов, обращали внимание многие исследователи (Гроссгейм, 1936; Магомедмирзаев, 1975, и др.).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сидячецветные дубы Дагестана представляют собой единую популяционную систему. Признаки скального и пушистого дубов и их под-

видов комбинируются в разнообразных сочетаниях, так что их идентификация затруднена. С помощью канонического анализа популяции сидячецветных дубов удается разделить на четыре группы: популяции полосы высоких предгорий, по морфологическому облику и опушению листьев соответствующие грузинскому подвиду скального дуба; популяции передовых хребтов и возвышенностей полосы низких предгорий, относящиеся к курчавому подвиду пушистого дуба; группа популяций полосы низких предгорий с промежуточными между этими таксонами значениями признаков; наконец, на севере Дагестана обособляется группа популяций, приближающаяся к типовому подвиду дуба пушистого.

Изучение структуры изменчивости признаков и анализ посемейных посевов показали, что внутри- и межпопуляционная изменчивость признаков листьев генотипически обусловлена. Особенно четко проявляется генетический характер опушения листьев. Изменчивость признаков тесно скоррелирована, с одной стороны, с градиентом сухости биотопов от высоких предгорий к низким, а с другой — с карбонатными и силикатными типами почв.

Это позволяет полагать, что дифференциация популяций сидячецветных дубов в Дагестане определяется естественным отбором. Типовой и курчавый подвиды дуба пушистого и грузинский подвид дуба скального выступают как сформированные отбором экологические расы единого комплекса — понимаемого в широком смысле сидячецветного дуба.

Институт экологии растений и животных
УНЦ АН СССР

Поступила в редакцию
31 октября 1979 г.

ЛИТЕРАТУРА

Андерсон Т. Введение в многомерный статистический анализ. М., Физматгиз, 1963, 500 с.

Бандин А. П. Род *Quercus*. Флора Азербайджанской ССР. Баку, Изд-во АН АзССР, 1952, т. 3, 407 с.

Бандин А. П. Дубравы Азербайджанской ССР. Баку, Изд-во АН АзССР, 1954, 316 с.

Воронов Ю. Н. Краткий обзор закавказских дубов в связи с проблемой пробки. — Ежегодник экзотлеса, 1930, № 1, с. 3—39.

Вульф Е. В. Флора Крыма, т. 2, вып. 1. М., Сельхозгиз, 1947, 158 с.

Глотов Н. В., Семериков Л. Ф., Верещагин А. В. Естественно-историческое и популяционное исследование скального дуба (*Quercus petraea* Liebl.) на Северо-Западном Кавказе. — Журнал общ. биол., 1975, **36**, № 4, с. 537—552.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа, т. 3. Баку, Изд-во АН АзССР, 1945, 453 с.

Гулисашвили В. З., Махатадзе Л. Б., Прилипко Л. И. Растительность Кавказа. М., «Наука», 1975, 233 с.

Красильников Д. И. Изменчивость дубов Западного Кавказа и ее значение в таксономии. Автореф. докт. дисс. Л., БИН, 1962, с. 40.

Красильников Д. И. Дуб пушистый *Quercus pubescens* Willd. в лесах Западного Кавказа. — Бот. журн., 1963, **48**, № 5, с. 660—671.

Кульбак С. Теория информации и статистика. М., «Наука», 1967, 408 с.

Львов П. С. Леса Дагестана. Махачкала, 1964, 240 с.

Малеев В. П. Обзор дубов Кавказа в их систематических и географических отношениях и в связи с эволюцией группы *Robur*. — Бот. журн., 1935, **20**, № 2—3, с. 292—321.

Малеев В. П. Род *Quercus*. — В кн. Флора СССР, т. 5. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1936, с. 795.

Матикашвили В. Ч. Род *Quercus*. — В кн. Дендрофлора Кавказа, т. 2. Тбилиси, 1961, 560 с.

Медведев Я. С. Дубы Кавказа (критико-систематический обзор). — Вестн. Тифлисского бот. сада, 1908, вып. 2.

Медведев Я. С. Деревья и кустарники Кавказа, т. 3. Тифлис, Тифлисский ботанический сад, 1919.

Меницкий Ю. Л. Дубы Кавказа. Л., «Наука», 1971, 196 с.
Остапенко Б. Ф. К типологии лесов северного склона Большого Кавказа. — В сб. Лесотипологические исследования. Труды Харьковского сельхозинститута, 1968, т. 72, с. 62—185.
Рао С. Р. Линейные статистические методы и их применение. М., «Наука», 1968, 548 с.
Сосновский Д. И. Оригиналы и аутентики представителей флоры Кавказа. — Известия Гос. музея Грузии, 1944, № 12.
Чиликина Л. Н., Шифферс Е. В. Карта растительности Дагестанской АССР. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1962, 95 с.
Blackith R. E., Reyment R. A. Multivariate morphometrics. L.—N. Y., Acad. Press. 1971, 412 p.
Schwarz O. Monographie der Eichen Europas und Mittelmeergebietes. — Textband. Fedde's Repert., Sonderbeih. D., 1937, v. 5.
Steven Ch. Verzeichniss der auf der Taurischen Halbinsel wildwachsenden Pflanzen. — Bull. Soc. Nat., Mosc., 1857, 30, № 2, S. 325—398, № 3, S. 65—160.