ISSN 0367—0597

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

# ЭКОЛОГИЯ

1

ЯНВАРЬ—ФЕВРАЛЬ

1984

Издательство «Наука»

*УДК 581.15 : 581.5*

# ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ ОВСЯНИЦЫ ВОРОНОВА (*FESTUCA WORONOWII* HACK.) В ДАГЕСТАНЕ

*В. В. Гриценко, Н. В. Глотов, Л. А. Животовский*

Изучена изменчивость овсяницы Воронова по количественным признакам генеративного и вегетативного побегов, а также длины семени в разных выборках с Гунибского плато и в шести других популяциях из разных районов Дагестана. Показана большая экологическая изменчивость, обусловленная пространственно-временной гетерогенностью условий произрастания, в пределах единой популяции Гуниба. Межпопуляционная изменчивость количественных признаков значительно превышает внутрипопуляционную, что свидетельствует, по-видимому, о важной роли генетических и устойчивых эколого-географических факторов в дифференциации популяций овсяницы.

Для разработки и решения основных теоретических и прикладных проблем популяционной биологии и генетики необходимы данные об из-

менчивости природных популяций (Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Левонтин, 1978; Магомедмирзаев, 1978). Популяционные исследования охватывают разнообразный круг объектов, представляющих интерес в качестве моделей, имеющих хозяйственную ценность, а также редких, нуждающихся в охране видов.

Настоящая работа посвящена изучению изменчивости по количественным признакам природных популяций овсяницы Воронова (*Festuca woronowii* Hack.) в Дагестане. Огромная экологическая пластичность, жизнестойкость и высокая эдификаторная способность (Буш, Буш, 1936; Гогина, 1961) делают этот вид интересным объектом эколого-генетического изучения. Значительная распространенность и массовость овсяницы Воронова, ее подчас определяющее влияние на растительный состав и качество горных лугов сами по себе вызывают практический интерес к данному растению (Магакьян, 1940; Шифферс, 1953).

До недавнего времени изучаемый вид рассматривали как овсяницу пеструю (*Festuca varia* Haenke), широко распространенную в горных системах центральной и южной Европы. Согласно современным представлениям систематиков, овсяница пестрая в традиционном понимании является агрегатным комплексом видов, из которого, в частности, следует выделять овсяницу Воронова, распространенную на Кавказе. Луга с доминированием овсяницы Воронова, как и других видов секции Variae, называют пестроовсяничниками.

Таблица 1

**Характеристика обследованных популяций овсяницы Воронова в Дагестане**

| Популяция | Геоморфологический район Дагестана | Высота над ур. м., м | Крутизна склона, град. | Экспозиция | Почва | Растительность (субальпийские луга) |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Гуниб, южный склон (Ю) | Северный известняковый, внутреннегорный | 1900 | 30—40 | Ю | Горнолуговая маломощная | Остепненный пестроовсяницевый луг с нагорными ксерофитами |
| Гуниб, северный склон (С) | То же | 1900 | 10—20 | С | Горнолуговая | Низкоосоково-пестроовсяницевый умеренно мезофитный луг |
| Гуниб, северные микросклоны южного склона (ЮС) | » » | 1900 | 30—40 | С | То же | То же |
| Гергебиль | » » | 2330 | 20—25 | С-З | Горнолуговая черноземовидная | Пестроовсяницево-разнотравный мезофитный луг |
| Тлимеэр | » » | 2450 | 5—10 | — | То же | Разнотравно-злаковый мезофитный луг |
| Гочоб | Центральный сланцевый, внутреннегорный | 2250 | 25—30 | Ю-В | Горнолуговая маломощная | Группировки овсяницы на щебнистой осыпи |
| Хнов | Южный сланцевый, внутреннегорный | 2200 | 15—20 | С | Горнолуговая | Низкоосоково-пестроовсяницевый умеренно мезофитный луг |
| Рутул | То же | 2200 | 25—30 | С | То же | Пестроовсяницево-разнотравный мезофитный луг |
| Куруш | Южный высокогорный известняковый массив | 2500 | 15—20 | С | Горнолуговая черноземовидная | Разнотравно-злаковый мезофитный луг |

Изучение овсяницы Воронова проводилось в различных районах Дагестана (табл. 1). Наиболее детально обследована популяция овсяницы на Гунибском плато. Здесь в течение 1976—1978 гг. получено семь выборок из трех пестроовсяничников, занимающих разные склоны плато и, по-видимому, представляющих экологически различные группировки единой популяции. Из остальных шести популяций получено по одной выборке в 1977 г.

Все рассматриваемые пестроовсяничники находятся в субальпийском поясе, в нижней части распространения данной формации. В каждом районе выбирали пестроовсяничники с обилием взрослых плодоносящих растений. Растения отбирали через каждые 10—15 м вдоль маршрута, направленного поперек склона.

На гербарных образцах у каждой особи измеряли семь количественных признаков наибольшего генеративного побега и два признака наибольшего вегетативного побега. Длину генеративного побега (см) учитывали от узла кущения до основания верхнего колоска в соцветии. Измеряли размеры соцветия: его длину без учета верхнего колоска и длину наибольших нижних веточки метелки и междоузлия (мм). Подсчитывали количество колосков и узлов в метелке. С помощью бинокуляра измеряли толщину стебля над нижним узлом побега (деления окуляр-микрометра). У вегетативного побега измеряли общую длину (см) и толщину листовой пластинки у ее основания (деления окуляр-микрометра). У десяти семян с растения определяли длину семени: под лупой измеряли длину верхней цветочной чешуи (единицы окуляр-микрометра) — признак, тесно связанный с длиной самой зерновки. Вследствие большого процента пустоцветности овсяницы длину семени не удалось оценить для трех выборок Гуниба и у части особей в других популяциях.

В работе применяли следующие статистические методы: вычисляли средние, ошибки средних, коэффициенты корреляции между признаками. По 13 выборкам (семь из популяции Гуниб и шесть — из других) для признаков генеративного побега проведен многомерный статистический анализ, использовали метод главных компонент (Кендалл, Стьюарт, 1976); машинную обработку проводили на ЭВМ БЭСМ-6 и Hewlett-Pakkard-9830. Обработку данных по длине семени проводили с помощью двухфакторного иерархического дисперсионного анализа (Ahrens, 1967).

Сильное варьирование количественных признаков генеративного и вегетативного побегов отмечено у овсяницы на Гунибском плато (табл. 2). Растения северного и южного внутренних склонов плато существенно различаются по ряду признаков. У растений на южном склоне более крупные побеги, на северном несколько большее число колосков. Овсяница с северных микросклонов южного склона, экологически «промежуточного» участка, по большинству признаков занимает среднее положение относительно растений с контрастных участков. Вместе с тем обращает на себя внимание значительное варьирование признаков растений в пределах одного участка от года к году. Размах этих колебаний может не уступать величине различий между растениями разных склонов в один и тот же сезон. Характер варьирования количественных признаков указывает, по-видимому, на определяющую роль экологических факторов в наблюдаемых различиях и отражает высокую чувствительность овсяницы к гетерогенности условий среды в пространстве и во времени.

Характер межпопуляционных различий можно проследить по средним значениям признаков генеративного и вегетативного побегов в выборках из разных районов Дагестана (табл. 3). Из всех популяций особенно резко выделяется пестроовсяничник горы Тлимеэр, растения которого отличаются гигантизмом. Средние всех размерных признаков этой популяции намного превосходят остальные. Своеобразны растения популяции Гочоб: у них короткие, но толстые генеративные и вегетативные побеги, длинные метелки с наибольшим числом колосков и узлов. Остальные популяции различаются в меньшей степени: у растений Курушской популяции крупные генеративные и вегетативные побеги, что отражается на всех размерных признаках, колосков и узлов в метелках гораздо меньше, чем у предыдущих растений. У растений популяций Рутул и Хнов побеги средних размеров, короткие метелки, чему соответствуют короткие нижние веточки и междоузлия. Растения популяций Гергебиль и Гуниб в целом также имеют побеги умеренной длины, однако метелки длиннее, чем в двух предыдущих популяциях; колосков и узлов в них немного, характерны тонкие стебли и листья.

Таблица 2

**Средние значения количественных признаков овсяницы Воронова на Гунибском плато**

| Признак | С | | | Ю | | ЮС | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1976 г. (84)* | 1977 г. (56) | 1978 г. (52) | 1976 г. (97) | 1978 г. (48) | 1977 г. (46) | 1978 г. (49) |
| Длина генеративного побега | 73,9±0,84 | 66,5±1,02 | 70,1±0,84 | 82,7±0,91 | 74,4±1,27 | 71,0±1,26 | 71,7±0,93 |
| Длина метелки | 74,9±1,38 | 69,9±1,68 | 70,5±1,53 | 79,0±1,48 | 78,5±1,48 | 78,4±2,28 | 71,7±1,51 |
| Длина нижней веточки метелки | 31,3±0,73 | 30,0±0,91 | 28,3±0,75 | 31,4±0,74 | 31,5±1,28 | 32,5±1,23 | 28,6±0,73 |
| Длина нижнего междоузлия метелки | 24,5±0,48 | 24,2±0,63 | 24,0±0,64 | 27,7±0,51 | 27,9±0,88 | 27,5±0,75 | 25,2±0,65 |
| Число колосков в метелке | 13,2±0,36 | 11,3±0,34 | 12,8±0,44 | 12,3±0,28 | 11,8±0,40 | 12,0±0,41 | 12,6±0,44 |
| Число узлов в метелке | 7,6±0,11 | 7,0±0,12 | 7,5±0,16 | 7,5±0,08 | 7,5±0,12 | 7,4±0,12 | 7,5±0,15 |
| Толщина стебля | 23,8±0,28 | 23,3±0,39 | 23,9±0,35 | 25,0±0,28 | 25,2±0,38 | 23,5±0,38 | 23,9±0,35 |
| Длина вегетативного побега | — | 46,4±1,14 | 46,2±1,01 | — | 57,5±1,30 | 58,8±1,56 | 53,7±1,37 |
| Толщина листа | — | 15,3±0,25 | 16,3±0,26 | — | 18,4±0,33 | 15,3±0,28 | 16,3±0,28 |
| Длина семени | — | — | 58,9±0,24 (45)** | 60,0±0,18 (88) | 61,3±0,22 (44) | — | 60,3±0,21 (49) |

* Число растений, у которых учитывали признаки генеративного и вегетативного побегов.
** Число растений, у которых учитывали длину семени.

Таблица 3

**Средние значения количественных признаков овсяницы Воронова в разных популяциях Дагестана**

| Признак | Гергебиль (98) | Тлимеэр (27) | Гочоб (39) | Хнов (58) | Рутул (39) | Куруш (97) |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Длина генеративного побега | 68,9±0,74 | 101,6±1,76 | 67,6±1,47 | 70,9±1,03 | 78,0±1,17 | 82,5±0,76 |
| Длина метелки | 71,9±1,20 | 90,2±2,53 | 79,2±2,48 | 67,3±1,66 | 68,3±2,27 | 79,1±1,28 |
| Длина нижней веточки метелки | 30,7±0,69 | 35,3±1,20 | 34,6±1,22 | 24,5±0,82 | 27,1±1,00 | 30,6±0,68 |
| Длина нижнего междоузлия метелки | 25,6±0,45 | 29,4±1,04 | 24,9±0,81 | 23,6±0,58 | 23,5±0,68 | 27,4±0,40 |
| Число колосков в метелке | 12,2±0,29 | 15,2±0,66 | 16,6±0,54 | 12,0±0,33 | 13,8±0,54 | 14,0±0,39 |
| Число узлов в метелке | 6,9±0,09 | 7,8±0,21 | 8,4±0,13 | 7,1±0,12 | 7,3±0,15 | 7,7±0,12 |
| Толщина стебля | 23,8±0,26 | 34,0±0,54 | 32,4±0,60 | 28,1±0,44 | 29,8±0,47 | 30,7±0,32 |
| Длина вегетативного побега | 56,5±0,67 | 68,4±1,46 | 44,6±1,67 | 46,0±1,76 | 54,1±1,32 | 61,7±1,13 |
| Толщина листа | 15,7±0,14 | 21,2±0,49 | 19,6±0,36 | 17,2±0,32 | 17,6±0,37 | 19,7±0,24 |
| Длина семени | 62,5±0,26 (46) | 71,8±0,37 (23) | 72,5±0,35 (36) | 64,4±0,24 (58) | 66,3±0,34 (38) | 69,3±0,17 (99) |

Примечание. В скобках те же величины, что в табл. 2.

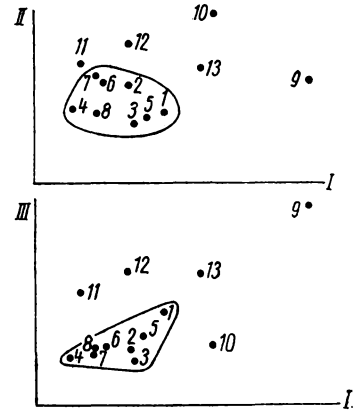
Сопоставим характер внутри- и межпопуляционной изменчивости (ср. табл. 2 и 3). Рассматриваемые количественные признаки овсяницы Воронова различаются по характеру изменчивости. По длине генеративного и вегетативного побегов, длине нижней веточки метелки и толщине листа общий размах межпопуляционных различий примерно в 1,5—2 раза больше, чем изменчивость в пределах популяции Гуниб. По-видимому, эти признаки более лабильны, их изменчивость определяется внешними факторами, сильно колеблющимися условиями среды. Растения двух смежных, экологически контрастных склонов могут различаться по этим признакам не менее, чем особи из разных концов Горного Дагестана. По длине метелки, ее нижнего междоузлия, числу колосков и узлов в метелке диапазон расхождения популяций в 2,5 раза и более превышает варьирование выборочных средних одной популяции. Наконец, по двум признакам — толщине стебля и длине семян — популяции заметно дифференцируются, межпопуляционная изменчивость превосходит внутрипопуляционную примерно в 5,5 раза. По-видимому, изменчивость этих признаков определяется главным образом генетической структурой популяции и долговременно действующими эколого-географическими факторами. Наиболее выделяются по ним популяции Тлимеэр и Гочоб, а популяция Гергебиль почти всегда попадает в пределы изменчивости популяции Гуниб, что свидетельствует о сильном сходстве этих популяций.

Анализ по отдельным количественным признакам не дает точной картины изменчивости. Как было показано выше, по разным признакам могут наблюдаться весьма несходные ситуации. Признаки рассматриваются независимо, без учета их скоррелированности, что может приводить к искаженному представлению о различиях и сходстве популяций. Результаты такого анализа даже при сравнительно небольшом числе признаков и нескольких выборках громоздки и неудобны для интерпретации. Эти недостатки в значительной мере позволяют устранить методы многомерной статистики (Кендалл, Стьюарт, 1976). Для получения более полной, целостной информации об изменчивости количественных признаков генеративного побега материалы были обработаны по методу главных компонент. При этом учитывается изменчивость, обусловленная корреляцией между признаками. Характеристика изменчивости дается не по отдельным признакам, а по всей их совокупности, в виде преобразованных обобщенных показателей — компонент изменчивости, ведущих себя как независимые признаки, ортогональные по отношению друг к другу. По нашим данным, в комплексе из семи количественных признаков генеративного побега I компонента определяет 42,4% общей изменчивости, II компонента — 24,7%, III компонента — 14,1% и IV компонента — 8,1%.

Для интерпретации главных компонент рассмотрим их корреляции с первичными признаками: I компонента положительно коррелирует со всеми признаками (коэффициенты корреляции от +0,56 до +0,88) и, по-видимому, отражает общие размеры генеративного побега; II компонента обнаруживает существенную положительную корреляцию с числом колосков (+0,65) и узлов (+0,68), но отрицательно скоррелирована с длиной нижнего междоузлия (—0,67) и длиной нижней веточки метелки (—0,44). По этой зависимости компоненту можно интерпретировать как показатель степени скученности, «густоты» метелки. III компонента наиболее скоррелирована с длиной генеративного побега (+0,62) и толщиной стебля (+0,54) и в меньшей степени — с признаками метелки (от —0,17 до —0,32), т. е. показывает изменчивость размеров стебля. По IV компоненте также обнаруживается положительная корреляция с длиной побега (+0,50), но вместе с тем отрицательная корреляция с толщиной стебля (—0,49), что указывает на связь компоненты с пропорциями стебля, с его «относительной тонкостью».

Рассмотрим проекции выборок из различных популяций на плоскости I—II и I—III главных компонент (см. рисунок). Видно, что популяция Тлимеэр четко выделяется по значениям I и III компонент, а популяция Гочоб — по II. Относительно компактную группу образуют выборки из популяции Гуниб, явно в эту группу входит и популяция Гергебиль.

То, что выборки из разных мест произрастания в пределах Гунибского плато представляют единую популяцию, подтверждает и анализ размеров семян. Поскольку измеряли по десять семян с каждого растения, общую изменчивость можно разложить на компоненты. Для выборок с Гунибского плато будем иметь: дисперсия между выборками — дисперсия между растениями в пределах выборки — дисперсия в пределах материнского растения. Соответственно и для других популяций Дагестана: дисперсия между популяциями — дисперсия между растениями в пределах популяции — дисперсия в пределах материнского растения. Последнюю компоненту в обоих случаях можно интерпретировать как паратипическую (Глотов, 1983). Она примерно одинакова как для выборок из Гуниба (39,4% от общей изменчивости), так и для популяций из других районов (32,9%). Однако изменчивость между гунибскими выборками незначима, и вся оставшаяся часть дисперсии (60,6%) приходится на различия между растениями, в то время как различия между популяциями статистически высоко значимы и составляют 27,4%, а на различия между особями в популяции приходится 39,7%.




Проекции на плоскости главных компонент выборок из разных районов Дагестана:

*1—7* — популяция Гуниб; *8* — Гергебиль; *9* — Тлимеэр; *10* — Гочоб; *11* — Хнов; *12* — Рутул; *13* — Куруш.

Таким образом, наряду с большой внутрипопуляционной изменчивостью в пределах Дагестана действительно идет четкая межпопуляционная дифференциация.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ изменчивости количественных признаков овсяницы Воронова позволяет представить основные черты популяционной организации этого вида. На Гунибском плато в неоднородных, колеблющихся условиях среды внутрипопуляционная изменчивость достигает большого размаха. В популяции выделяются экологические группировки особей, расположенные на северном и южном склонах. Они существенно различаются по ряду признаков, а экологически «промежуточная» группировка занимает среднее положение. В пределах группировок велика разногодичная изменчивость, диапазон которой может не уступать по величине различиям между ними. Очевидно, общий характер внутрипопуляционной изменчивости определяется экологическими факторами.

Изучение популяций овсяницы в других районах Дагестана показало, что в целом межпопуляционная изменчивость значительно превышает внутрипопуляционную. Этот результат, по нашему мнению, свидетельствует о важной роли генетических и устойчивых эколого-географических факторов в дифференциации популяций *Festuca woronowii*. Любопытно, что аналогичный результат был получен при изучении дуба черешчатого (*Quercus robur*) на Кавказе (Глотов и др., 1981). Среди обследованных популяций наибольшим своеобразием отличается не-

большая, сильно изолированная популяция Тлимеэр и популяция Гочоб, расположенная на границе сланцевых и известняковых пород на переходе от внутреннегорного района к высокогорному.

Авторы выражают признательность М. М. Магомедмирзаеву за организацию экспериментальной работы и многие полезные советы и замечания, О. В. Гриценко — за помощь в машинной обработке материалов, Е. Б. Алексееву — за ценную консультацию.

Московский госуниверситет
имени М. В. Ломоносова

Поступила в редакцию
6 апреля 1983 г.

## ЛИТЕРАТУРА

Буш Н. А., Буш Е. А. Растительный покров Восточной Юго-Осетии и его динамика. М. — Л.: Изд-во АН СССР, 1936, 263 с.

Глотов Н. В. Оценка генетической гетерогенности природных популяций: количественные признаки. — Экология, 1983, № 1, с. 3—10.

Глотов Н. В., Семериков Л. Ф., Казанцев В. С., Шутилов В. А. Популяционная структура *Quercus robur* (Fagaceae) на Кавказе. — Бот. журнал, 1981, **66**, № 10, с. 1407—1418.

Гогина Е. Е. К биоморфологии *Festuca varia* Haenke. — Бот. журнал, 1961, **46**, № 6, с. 824—841.

Кендалл М. Дж., Стьюарт А. Многомерный статистический анализ и временные ряды, М.: Наука, 1976, 736 с.

Левонтин Р. Генетические основы эволюции. М.: Мир, 1978, 351 с.

Магакьян А. К. К характеристике биологии, экологии и хозяйственной ценности *Festuca varia* Haenke. — Бюлл. Ереванского бот. сада, 1940, № 1, с. 38—50.

Магомедмирзаев М. М. Пути выявления и использования генетических ресурсов высших растений. — В кн.: Общая генетика. Т. 3. Эволюционная и популяционная генетика. М.: ВИНИТИ, 1978, с. 130—168.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973, 277 с.

Шифферс Е. В. Растительность Северного Кавказа и его природные кормовые угодья. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1953, 400 с.

Ahrens H. Varianzanalyse. Berlin: Akademieverlag, 1967, 198 S.