МИНИСТЕРСТВО ВЫСШЕГО И СРЕДНЕГО СПЕЦИАЛЬНОГО
ОБРАЗОВАНИЯ РСФСР

ПОПУЛЯЦИИ РАСТЕНИЙ

(генетическая и цитогенетическая структура)

Межвузовский сборник

ИЗДАТЕЛЬСТВО
ЛЕНИНГРАДСКОГО УНИВЕРСИТЕТА
ЛЕНИНГРАД 1979

Печатается по постановлению
Головного совета по биологии

Популяции растений (генетическая и цитогенетическая структура): Межвуз.сб. /Под ред. Т.С. Фадеевой. - Л.: Изд-во Ленингр.ун-та, 1979. - 288 с.

Сборник содержит статьи с изложением экспериментальных и теоретических исследований по проблемам популяции. В сборник вошли статьи по генетическому и цитогенетическому анализу популяций растений, а также исследования популяций с применением биометрии. Сборник предназначен для широкого круга биологов-ботаников, генетиков, селекционеров, научных сотрудников, преподавателей, аспирантов и студентов научных учреждений и вузов.

Редакционная коллегия:

Т.С.Фадеева (ответственный редактор), Н.М.Гладышева, С.Г.Инге-Вечтомов, Л.З.Кайданов, С.П.Соснихина, В.М.Шмидт

П $\frac{21003-098}{076(02)-79}$ 124-79. 2004000000

© Издательство Ленинградского университета, 1979 г.

Л.Ф.Семериков, Н.В.Глотов

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ДУБА ВОСТОЧНОГО (Quercus macranthera Fisch. et Mey) В ДАГЕСТАНЕ

Институт экологии растений и животных УНЦ АН СССР, Свердловск,
кафедра генетики и селекции ЛГУ

В течение нескольких лет нами изучается в ряде регионов страны, в том числе и Дагестане, популяционная структура дубов подсекции Quercus. Территория Дагестана, в силу исключительного разнообразия природных условий и рассеченности рельефа, по-видимому, представляет собой арену интенсивных микроэволюционных процессов. Произрастающие здесь близкородственные виды дубов подсекции Quercus [131, 173] - дуб скальный с подвидами типовым (Q. petraea Liebl. ssp. petraea Krassiln.) и грузинским (ssp. iberica (Stev.) Krassiln.) и дуб черешчатый с подвидами типовым (Q. robur L. ssp. robur Menits) и ножкоцветным (ssp. pedunculiflora (Koch.) Menits) - характеризуются разнообразием форм и огромной популяционной изменчивостью. Интерпретация популяционно-эволюционных связей видов Quercus чрезвычайно сложна и требует привлечения различных материалов и подходов. Одним из таких подходов является сопоставление изменчивости видов Quercus с изменчивостью таксономически обособленного, относящегося к подсекции Macranthera (Stef.) A.Camus дуба восточного (Q. macranthera Fisch. et Mey), также произрастающего на территории Дагестана.

Настоящая работа посвящена описанию и анализу изменчивости Q. macranthera в Дагестане. Отметим, что в отличие от видов подсекции Quercus изменчивость дуба восточного сколько-нибудь подробно не изучена.

Дуб восточный - дерево первой величины, высотой до 25 м, с приземистым стволом, покрытым продольно-трещиноватой высоко приподнятой темно-серой коркой. Крона грубоскелетная, шатровидная, состоит из немногих толстых ветвей. Однолетние и реже двухлетние побеги имеют густое желтовато-серое опушение 3-6-лучевными и простыми волосками длиной до 1 мм. Почки крупные,

длиной 4-6 мм, тупоовальные с рыхло расположенными густо опушенными чешуями. Прилистники неопадающие, длиной до 15 мм, сильно опушены. Листья длиной 7-15 см с 8-12 парами лопастей, часто снабженных вторичными зубцами, на черешках длиной 7-25 мм, обратнояйцевидные или эллиптические, у основания округлые, реже сердцевидные или выемчатые. Нижняя поверхность листьев покрыта очень плотным, почти жестким на ощупь, желтовато-серым опушением из 6-8-лучевых и простых волосков длиной 0,9-1 мм. Верхняя поверхность листьев имеет тонкое звездчатое опушение. Желуди крупные, длиной до 3 см, на коротких плодоносах или почти сидячие. Плюска полушаровидная, густо опушена. Чешуи плюски от треугольных до ланцетообразных, длиной до 3,5 мм, в нижней части плюски отстоящие, в верхней - прижатые.

Дуб восточный произрастает в нескольких изолированных районах Кавказа и Юго-Западной Азии [168, 173] Ареал его занимает восточную, расширенную часть северного и южного макросклонов Главного Кавказского хребта, склоны Малого Кавказа, Армянское нагорье, Нагорный Карабах, Талыш и прилегающие к территории СССР районы северной Турции и Ирана. Дуб восточный - хорошо выраженный гемиксерофит, произрастающий на высотах от 800 до 2400 м над уровнем моря, где образует вместе с кленом Траутфеттера (Acer trautvetterii Medw.), березой Литвинова (Betula litvinovii Doluch.), рябиной (Sorbus caucasigena Kom.), ивой козьей (Salix caprea L.) изреженные леса паркового типа [59, 60]

В Дагестане популяции дуба восточного произрастают в двух природных районах - в предгорном и высокогорном [336] В предгорном Дагестане дуб восточный появляется в полосе высоких предгорий, образуя редкостойные насаждения и рединн на верхней сниженной границе леса; встречается на верхних опушках буково-грабовых лесов, а также группами и единичными деревьями в дубняках, образованных сидячецветными дубами [154] Во внутренногорном Дагестане дуб восточный отсутствует и вновь появляется в высокогорном Дагестане - отдельные деревья или группы деревьев на склонах южной экспозиции среди сильно ксерофитизированных и выбитых скотом послелесных лугов, а также парковые дубравы с сосной (Pinus silvestris L.), кленом, рябиной, ивой, березой, ясенем (Fraxinus excelsior L.)и другими.

Материал и методика. Для характеристики изменчивости дуба восточного были заложены пять пробных площадей в предгорном и две - в высокогорном Дагестане.

Пробная площадь 1 заложена у сел. Буртунай на высоте 1200 м над уровнем моря. Дуб имеет возраст 40-70 лет и представлен единичными деревьями и группами с буком (Fagus orientalis Lipsky), грабом (Carpinus caucasica Grossh), кленом, осиной (Populus tremula L.), вязом шершавым (Ulmus scarba Mill.), рябиной, ивой козьей, грушей (Pyrus caucasica Fed.) и алычой (Prunus divaricata Ledeb.) среди послелесных лугов.

Пробная площадь 2 расположена у сел. Манасаул на восточном склоне Гимринского хр. у верхней опушки буково-грабового леса на высоте около 1200 м над уровнем моря. Возраст дуба 80 лет, средняя высота 16 м, средний диаметр 28см.

Пробная площадь 3 заложена у сел. Ванашимахи (Ванашимахи 1) на высоте около 900 м над уровнем моря в дубняке злаковом У бонитета, образованном сидячецветными дубами. Дуб восточный представлен единичными деревьями в возрасте 30 лет.

Пробная площадь 4 расположена также близ сел. Ванашимахи (Ванашимахи П) в кустарникообразных зарослях дуба восточного на высоте около 1200 м над уровнем моря на крутом (до 30°) юго-восточном склоне хребта.

Пробная площадь 5 заложена у сел. Кубачи на высоте 1600 м над уровнем моря в кустарникообразных зарослях, образованных дубом восточным, ивой козьей, осиной, лещиной (Corylus avellana L.), мушмулой (Mespilus germanica L.).

Пробная площадь 6 расположена у сел. Гаквари на южном склоне Андийского хр. на высоте около 1900 м. Дуб восточный представлен единичными деревьями среди березового редколесья.

Пробная площадь 7 расположена на южном склоне Богосского хр. крутизной около 30° у сел. Тлядал на высоте около 1600 м над уровнем моря. Чистый дубняк, возраст деревьев 30-50 лет. Высота древостоя 8 м, средний диаметр 16 см.

На каждой пробной площади были взяты гербарные образцы с 13-30 деревьев. Методика сбора гербарного материала описана ранее [240]. На каждом дереве изучали 5 листьев по следующим признакам: 1) длина листа, мм; 2) длина черешка, мм; 3) относительная ширина листа (отношение ширины к длине листа); 4) относительная длина вершины листа (отношение длины вершины к длине листа); 5) рассеченность листа (отношение ширины листа по бухтам к ширине по лопастям); 6) количество лопастей; 7) тангенс угла отхождения боковых жилок; частота листьев: 8) с вторичными лопастями, 9) с острыми лопастями, 10) с узкими лопастями; 11) частота курчавых листьев и 12) частота листьев с промежуточными жилками. На пробной площади Тлядал с каждого из 30 деревьев было собрано по 10-12 желудей, измеренных по длине (13) и диаметру (14), и по 10-12 плюсок, измеренных по диаметру (15) и высоте плюски (16).

Для характеристики генотипической изменчивости признаков листа проведен анализ полусибсов от 18 деревьев с пробной площади Тлядал. Сеянцы были выращены в Ботаническом саду Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР (Свердловск) по схеме четырех блоков с полной рендомизацией потомства деревьев внутри блока. В потомстве каждого дерева у 80-120 однолетних сеянцев были измерены перечисленные выше признаки листа.

При анализе материала для каждой пробной площади (популяции) вычислены средние значения количественных и частоты качественных признаков. Структура изменчивости количественных признаков листа изучалась с помощью двухфакторного иерархического дисперсионного анализа [224]: оценивался вклад в общую изменчивость различий между популяциями, между деревьями в пределах популяций, между листьями в кроне дерева. При обнаружении различий между популяциями анализ контрастов проводился по S-методу [47]. Частоты качественных признаков сравнивались с помощью обычного критерия хи-квадрат.

Результаты и обсуждение. В табл. 1 приведены средние значения (с ошибками) количественных признаков листа в разных популяциях.

На общем фоне обычных для Q. macranthera крупных листьев с относительно длинными черешками выделяется мелколистная

Таблица 1

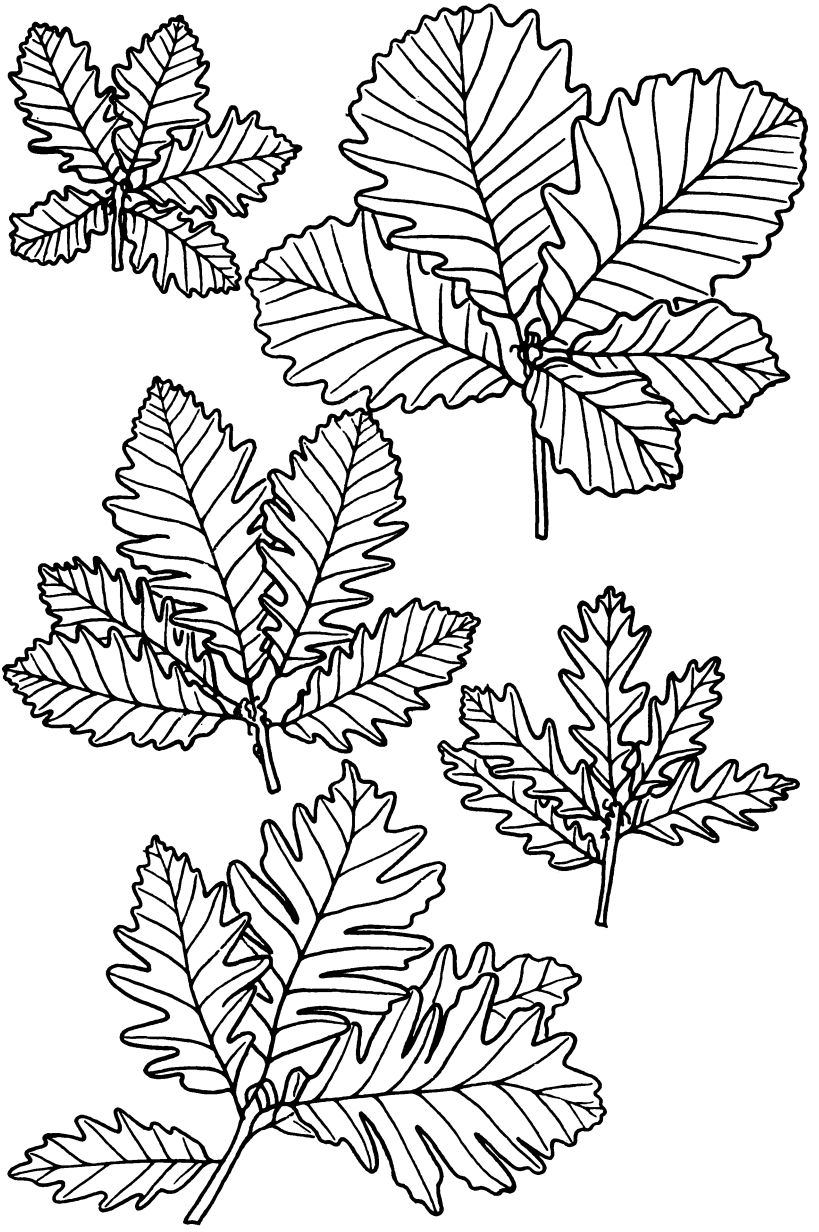
Средние значения количественных признаков листа

Популяция	Длина листа, мм	Длина черешка, мм	Относительная ширина листа, %	Относительная длина вершины листа, %
Буртунай	93,9±4,34	10,9±1,07	65,0±1,90	37,0±0,85
Манасаул	106,7±2,46	13,3±0,51	63,0±1,34	38,0±0,58
Ванашимахи I	108,9±1,79	11,8±0,49	62,5±1,23	28,1±0,29
Ванашимахи II	70,7±1,50	4,9±0,31	65,0±1,25	40,2±0,85
Кубачи	78,4±1,65	7,6±0,49	59,5±1,34	36,2±0,89
Гаквари	110,8±5,39	8,7±0,69	56,2±1,65	41,0±1,10
Тлядал	108,5±2,06	8,5±0,54	58,4±1,45	41,3±0,96

Продолжение табл. 1

Популяция	Рассеченность листа, %	Количество лопастей	Тангенс угла отклонения боковых жилок, x 10
Буртунай	61,1±2,68	14,3±0,69	10,7±0,51
Манасаул	66,0±1,12	17,5±0,27	10,6±0,27
Ванашимахи I	60,2±2,03	19,5±0,42	12,2±0,34
Ванашимахи II	58,3±2,32	16,9±0,49	11,3±0,34
Кубачи	66,2±1,03	17,2±0,45	11,6±0,36
Гаквари	61,4±1,65	15,5±0,42	9,4±0,34
Тлядал	59,2±1,52	16,8±0,45	9,7±0,34

форма (см. рисунок) популяций Ванашимахи II и Кубачи. Ей соответствует и относительно короткий черешок, особенно в популяции Ванашимахи II. Контраст этих двух популяций против остальных по обоим признакам высоко достоверен ($P < 0,01$). По-видимому, именно он создает характерную картину структуры изменчивости этих двух признаков (табл. 2): основной вклад в общую дисперсию приходится на изменчивость внутри кроны и между популяциями при относительно небольшой доле внутрипопуляционной изменчивости. Популяции Ванашимахи II и Кубачи пространственно



Изменчивость листьев в популяциях дуба восточного в Дагестане.

разобщенн, но обе приурочены к локально очень сухим лесорастительным условиям. Мелколистная форма соответствует диагнозу выделенного Ю.Л.Меницким [173] подвида Q. macranthera ssp. syspiriensis (Koch) Menits.

Таблица 2

Структура изменчивости количественных признаков листа (в процентах от общей дисперсии)

Уровни изменчивости	Между популяциями	Внутри популяций	В пределах кроны
Длина листа, мм	38,6**	9,6**	51,8
Длина черешка, мм	41,2***	15,1**	43,7
Относительная ширина листа, %	7,3*	32,8***	59,9
Относительная длина вершины листа, %	21,4**	61,4***	17,2
Рассеченность листа, %	9,9**	80,5***	9,6
Количество лопастей	19,4**	35,0***	45,6
Тангенс угла отхождения боковых жилок, х 10	12,8***	32,1**	55,1

* $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$.

Два следующих признака - ширина листа и длина вершины листа - характеризуются возрастанием внутрипопуляционной изменчивости (табл. 2). Намечаются региональные различия - меньшая ширина и большая высота вершины у высокогорных популяций Гаквари и Тлядал по сравнению с популяциями предгорий. Малым значением длины вершины особенно выделяется популяция Ванашимахи 1 (табл. 1).

Довольно близки разные популяции (хотя некоторые средние и различаются достоверно) по рассеченности листа. По-видимому, это связано с большим вкладом внутрипопуляционной изменчивости (табл. 2). Сочетание большой внутрипопуляционной изменчивости и относительно малой изменчивости листьев внутри кроны по приз-

наку рассеченность листа и, возможно, по признаку длина вершины листа приводит, по-видимому, к тому, что в пределах популяции листья с разных деревьев легко различаются глазомерно.

Велики различия между популяциями по количеству лопастей, крайние значения наблюдаются в предгорных популяциях - 14,3 в Буртунае и 19,5 в Ванашимахи 1.

По тангенсу угла отхождения боковых жилок очень четки региональные различия: контраст предгорные - высокогорные популяции высоко достоверен ($P < 0,01$), в то время как популяции внутри каждой из этих групп более сходны.

Резкие региональные различия между предгорными и высокогорными популяциями прослеживаются по всем качественным признакам (табл. 3). При сравнении частот соответствующих призна-

Таблица 3

Качественные признаки листа (приведены проценты листьев с определенным признаком)

Популяция	Количество листьев	Вторичные лопасти	Острые лопасти	Узкие лопасти	Курчавые листья	Промежуточные жилки
Буртунай	65	12,3	59,8	18,5	16,9	15,4
Манасаул	140	15,0	35,0	28,6	14,3	20,7
Ванашимахи 1	125	12,8	32,0	12,0	14,4	17,6
Ванашимахи II	80	11,2	75,0	10,0	16,2	11,2
Кубачи	100	11,0	35,0	15,0	10,0	12,0
Гаквари	65	3,1	9,2	9,2	0,0	4,6
Тлядал	150	9,0	20,7	0,0	2,0	6,0

ков в этих двух группах различия высоко достоверны ($P \sim 0,001$) лишь для частоты листьев с вторичными лопастями $P \sim 0,05$. Более подробный и точный анализ, к сожалению, невозможен ввиду существенных внутригрупповых различий, что особенно четко видно для признака частота листьев с острыми лопастями.

В табл. 4 приведена характеристика изменчивости признаков желудей и плюсок в популяции Тлядал. Внутрипопуляционная доля дисперсии довольно велика, достигая для высоты плюски почти 80%. Это объясняет, по-видимому, легкость глазомерного разли-

чения желудей и плюсок с разных деревьев в пределах популяции.

Таблица 4

Изменчивость признаков желудей и плюсок в популяции Тлядал

Признаки	Средние значения, мм	Доли влияния изменчивости	
		внутри популяции	в пределах кроны
Длина желудей	22,8±0,75	61,4***	38,6
Диаметр желудей	14,8±0,49	38,9**	61,1
Диаметр плюски	16,7±1,50	44,5**	55,5
Высота плюски	6,9±0,47	76,6***	23,4

** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$.

Таким образом, изученные признаки дуба восточного в Дагестане весьма изменчивы. При этом по ряду признаков можно выделить группы популяций, основываясь на физико-географических, в том числе климатических, особенностях предгорного и высокогорного Дагестана и конкретных лесорастительных условиях. Предгорные популяции (Буртунай, Манасаул, Ванашимахи 1) отличаются от высокогорных (Гаквари, Тлядал) большим углом отхождения боковых жилок, несколько большей относительной шириной листа, несколько меньшей высотой вершины листа, заметно большей частотой листьев с вторичными, острыми и узкими лопастями, большей частотой курчавых листьев и листьев с промежуточными жилками. Особо выделяется приуроченная к сухим лесорастительным условиям мелколистная форма (популяции Ванашимахи II, Кубачи), по другим признакам сходная с предгорными популяциями (табл.5). Указанные группы популяций (высокогорная, предгорная, мелколистная) имеют, скорее всего, ранг экологических рас (экотипов)

Для оценки вклада генотипа во внутрипопуляционную изменчивость были вычислены коэффициенты наследуемости по данным о полусибсах из популяции Тлядал [224] Для признаков длина листа, длина черешка и количество лопастей получены очень высокие значения показателей наследуемости (табл. 6). Несомненно,

что с возрастом сеянцев эти показатели могут измениться, тем не менее они свидетельствуют о высокой генетической обусловленности различий между деревьями и, следовательно, о большой генетической гетерогенности популяций.

Таблица 5

Относительная характеристика групп популяций дуба восточного в Дагестане

Признаки \ Экотип	Высокогорный	Предгорный	Мелколистный
Длина листа	Большая		Малая
Длина черешка	"		"
Относительная ширина листа	Меньше	Больше	
Относительная длина вершины листа	Больше	Меньше	
Тангенс угла отхождения боковых жилок	Малый	Большой	
Вторичные лопасти	Реже	Чаще	
Острые лопасти	"	"	
Узкие лопасти			
Курчавые листья			
Промежуточные жилки			

Таблица 6

Коэффициенты наследуемости признаков листа по данным анализа полусибсов (популяция Тлядал)

Признаки	Коэффициенты наследуемости
Длина листа	0,90
Длина черешка	0,79
Относительная ширина листа	0,22
Относительная длина вершины листа	0,16
Рассеченность листа	0,09
Количество лопастей	0,89
Тангенс угла отхождения боковых жилок	0,29

Обращает на себя внимание сходство эколого-морфологических адаптаций популяций дуба восточного и видов сидячецветных дубов подсекции Quercus. В сухих и теплых лесорастительных условиях популяциям предгорного и мелколистного экотипов свойственны признаки листа, характерные для дуба пушистого (Q.pubescens Willd.). Популяции высокогорного экотипа проявляют признаки, свойственные дубу скальному (Q. petraea Liebl.), произрастающему в более прохладных и влажных условиях.

Выводы

1. Популяции дуба восточного в Дагестане дифференцируются на три группы - предгорную, мелколистную и высокогорную, имеющие ранг экотипов.

2. Внутрипопуляционная изменчивость признаков листа, желудей и плюсок высоко достоверна и составляет десятки процентов от общей изменчивости. Внутрипопуляционная изменчивость признаков листа в значительной мере генетически обусловлена и отражает большую генетическую гетерогенность популяций дуба восточного в Дагестане.

3. Показано сходство эколого-морфологических адаптаций популяций дуба восточного и видов сидячецветных дубов.

Авторы выражают сердечную признательность за повседневное дружеское участие и помощь в экспедиционной работе коллективу Лаборатории генетики растений Дагестанского филиала АН СССР, в особенности ее руководителю М.М.Магомедмирзаеву и А.Д.Хабибову, собравшему часть материала.