ДАГЕСТАНСКИЙ ФИЛИАЛ АН СССР
Отдел биологии

Проблемы эволюционной и популяционной генетики

(Материалы выездной сессии
Секции эволюционной и популяционной генетики
Научного совета по проблемам
генетики и селекции АН СССР)

Махачкала 1978

Ответственный редактор
М. М. Магомедмирзаев

Проблемы эволюционной и популяционной генетики

(Материалы выездной сессии Секции эволюционной и популяционной генетики Научного совета по проблемам генетики и селекции АН СССР)

Редактор Е. И. Чернигова.
Технический редактор В. А. Махулова.

Сдано в набор 25/VII-78 г. Подписано в печать 6/XII-78 г.
Формат бумаги 70×108 1/16. Печ. л. 11. Уч.-изд. л. 12,53.
Цена 94 коп. Тираж 500. Заказ 499. СО 4598.

Типография Дагестанского филиала АН СССР,
Махачкала, 5-й жилгородок. корпус 10.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ДУБА ЧЕРЕШЧАТОГО (QUERCUS ROBUR L.) В ДАГЕСТАНЕ

Н. В. ГЛОТОВ, Л. Ф. СЕМЕРИКОВ

НИИ биологии при Ленинградском университете, Ленинград; Ин-т экологии растений и животных Уральского научного центра АН СССР, Свердловск

В течение ряда лет нами изучается популяционная структура дубов Дагестана. Настоящее сообщение посвящено описанию изменчивости дуба черешчатого (Quercus robur L.) в Дагестане.

По современным таксономическим представлениям, в Дагестане произрастают северный (ssp. robur Menits.) и южный (ssp. pedunculiflora (Koch) Menits) подвиды дуба черешчатого [1, 2]. Подробная геоботаническая характеристика дубовых лесов с господством черешчатого дуба приведена П. Л. Львовым [3], П. П. Соловьевой [4], В. З. Гулисашвили с соавторами [5]. В пределах равнинного Дагестана дубовые леса, широко распространенные в прошлом, в настоящее время сохранились в виде небольших участков, приуроченных к поймам рек, и отдельных деревьев среди сельскохозяйственных угодий. В Предгорном Дагестане в прошлом дубовые леса также занимали значительно бо́льшие площади. Сохранившиеся дубняки под влиянием постоянных бессистемных рубок и интенсивного выпаса скота превращены в сильно ксерофитизированные низкоствольники и шибляки. Дуб черешчатый в них уступает господство дубам сидячецветным, образуя насаждения на более увлажненных местах, по долинам рек и днищам балок. Во Внутреннегорном Дагестане черешчатый дуб очень редок и встречается как примесь в березово-грабовых лесах.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Нами обследованы пробные площади (популяции) во всех сколько-нибудь значительных массивах дубовых лесов, где черешчатый дуб господствует или встречается в виде примеси. Во Внутреннегорном Дагестане сборы проводили на западном склоне плато Гуниб (выборка № 8), в Предгорном Дагестане — близ селений Дылым, Манасаул, Сыртыч и на Буйнакском перевале. На Терско-Сулакской низменности — в Покровском лесу, на Приморской низменности — близ селения Герга, в долине реки Уллучай и в Самурском лесу. Популяционные сборы гербарного материала на каждой пробной площади включали от 11 до 55 деревьев. С каждого дерева было взято по 5—6 побегов, по возможности с желудями и нормально развитыми неповрежденными листьями весеннего прироста. На каждом дереве проводили измерения 5 листьев и 1—10 плодоносов. Признаки плюски оценивали качественно в целом для дерева. Всего было использовано 14 признаков, имеющих важное таксономическое значение.

Таблица 1

Средние значения признаков листа и длины плодоноса у дуба черешчатого в Дагестане

Популяция	Число деревьев	Длина листа, мм	Длина черешка, мм	Относительная высота вершины листа	Рассеченность листа	Количество лопастей	Относительная ширина листа	Длина плодоноса, мм
Покровский лес	11	93,0±2,72	5,4±0,52	0,38±0,02	0,50±0,03	13,4±0,52	0,52±0,02	32,5±3,43
Дылым	16	90,5±3,19	4,5±0,27	0,38±0,01	0,48±0,02	11,7±0,39	0,63±0,01	40,6±3,11
Буйнакский перевал	11	79,4±2,85	4,8±0,13	0,42±0,02	0,41±0,03	10,8±0,40	0,60±0,02	35,4±4,15
Манасаул	18	82,5±2,57	4,5±0,26	0,38±0,01	0,49±0,02	12,6±0,42	0,67±0,02	28,6±2,94
Герга	55	100,6±1,80	5,9±0,40	0,40±0,01	0,35±0,02	12,7±0,26	0,66±0,01	23,9±4,52
Уллучай	15	91,2±2,61	5,8±0,23	0,38±0,01	0,44±0,02	10,7±0,43	0,65±0,02	29,9±5,65
Самурский лес	46	106,5±2,48	7,6±0,34	0,41±0,01	0,52±0,02	12,6±0,34	0,69±0,01	26,0±3,24
Гуниб	16	98,4±2,65	7,4±0,48	0,39±0,01	0,44±0,02	12,0±0,56	0,59±0,01	29,1±3,14
Сыртыч	16	97,5±2,59	5,5±0,31	0,40±0,01	0,43±0,02	12,9±0,41	0,62±0,02	32,4±3,55

Таблица 2

Число деревьев с соответствующими качественными признаками

Популяция	Число деревьев	Листья без ушек	Сизоватые листья	Форма плюски			Сросшиеся чешуи плюски	Конические вздутия плюски	Кончики чешуй оттопырены
				блюдцевидная	полуша-ровидная	кони-ческая			
Покровский лес	11	1	0	6	5	0	4	6	0
Дылым	16	0	0	1	15	0	3	2	5
Буйнакский перевал*	11	4	1	—	—	—	—	—	—
Манасаул	18	0	2	9	8	1	5	6	4
Герга	55	0	0	9	39	7	37	30	24
Уллучай	15	2	0	6	6	3	5	11	6
Самурский лес	44	21	0	5	35	4	41	32	10
Гуниб**	16	0	0	3	2	0	1	1	3
Сыртыч	16	2	2	1	15	0	7	9	2

* На Буйнакском перевале не было плодоносящих деревьев.

** В Гунибе учтено 5 плодоносящих деревьев.

Для каждой популяции вычислялись средние значения количественных признаков и их ошибки. Для оценки различий между популяциями по качественным признакам применяли критерий хи-квадрат.

Сравнение между собой популяций по множеству отдельных признаков, часто скоррелированных, довольно затруднительно. Поэтому проводился также анализ одновременно по комплексу изученных признаков методом главных компонент [6]. При многомерном анализе использовали только количественные признаки. Оказалось, что первые две главные компоненты отображают 72%, а первые три — 86% всей изменчивости. Это делает эффективным сравнение относительного положения популяций в 7-мерном пространстве путем рассмотрения их проекции на плоскость первой—второй компонент.

Для выяснения структуры изменчивости по всем количественным признакам, кроме длины плодоноса, был проведен двухфакторный иерархический дисперсионный анализ [7]. В иерархической схеме на верхнем уровне изучали межпопуляционную гетерогенность, на следующем — внутрипопуляционную. На нижнем уровне выявлялась изменчивость в кроне дерева. 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 — «Манасаул», расположенной на отрогах Гимринского хребта в Предгорном Дагестане, и «Уллучай», расположенной в равнинном Дагестане. Сеянцы были выращены в Ботаническом саду Института экологии растений и животных из желудей от свободного опыления, собранных отдельно с каждого дерева. В Манасауле взято 18 деревьев, в Уллучае — 16. От каждого дерева выращено 50—200 сеянцев.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Средние значения количественных признаков приведены в таблице 1. Числа деревьев, имеющих соответствующие качественные признаки, даны в таблице 2. Можно видеть, что из всего материала выделяются две популяции — Буйнакского перевала и Самурского леса. Первая отличается наименьшими размерами листа, вторая — наибольшими, большой частотой листьев без ушек, наименьшей рассеченностью листьев и средней длиной плодоносов.

Резкие отличия этих двух популяций как друг от друга, так и от всех остальных, показывает и многомерный анализ (рис. 1). На рисунке 1 намечается также образование двух групп популяций. Первая из

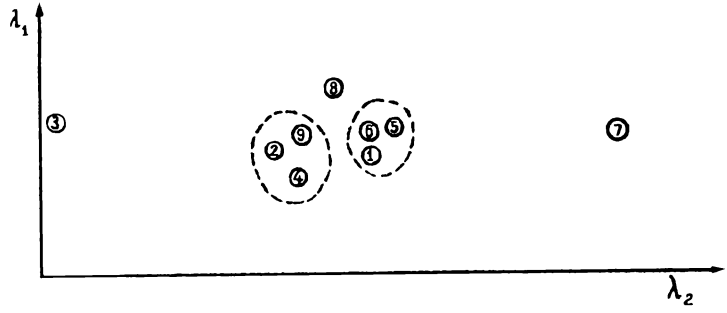

Рис. 1. Проекция популяций на плоскость первой—второй главных компонент. Видны резко обособленное положение популяций Буйнакского перевала (3) и Самурского леса (7), а также тенденция к группировке предгорных популяций — Дылым (2), Манасаул (4) и Сыртыч (9) — и популяций низменности — Покровский лес (1), Герга (5) и Уллучай (6).

них представлена Дылымом, Манасаулом и Сыртычом, расположенными в Предгорном Дагестане. Популяции второй группы — Покровский лес, Герга, Уллучай — расположены на Приморской низменности. Такая группировка может свидетельствовать о сходных путях приспособления популяций внутри каждой группы к физико-географическим условиям районов, где они расположены.

Таблица 3

Структура изменчивости признаков листа, %

Источник изменчивости	Длина листа	Длина черешка	Относительная высота вершины листа	Рассеченность листа	Количество лопастей	Относительная ширина листа
Разные популяции	26,45	30,76	5,56	23,07	11,07	35,27
Деревья в пределах одной популяции	38,67	57,92	36,11	54,92	59,54	30,86
Листья в кроне дерева	34,88	11,32	58,33	22,01	29,39	33,87

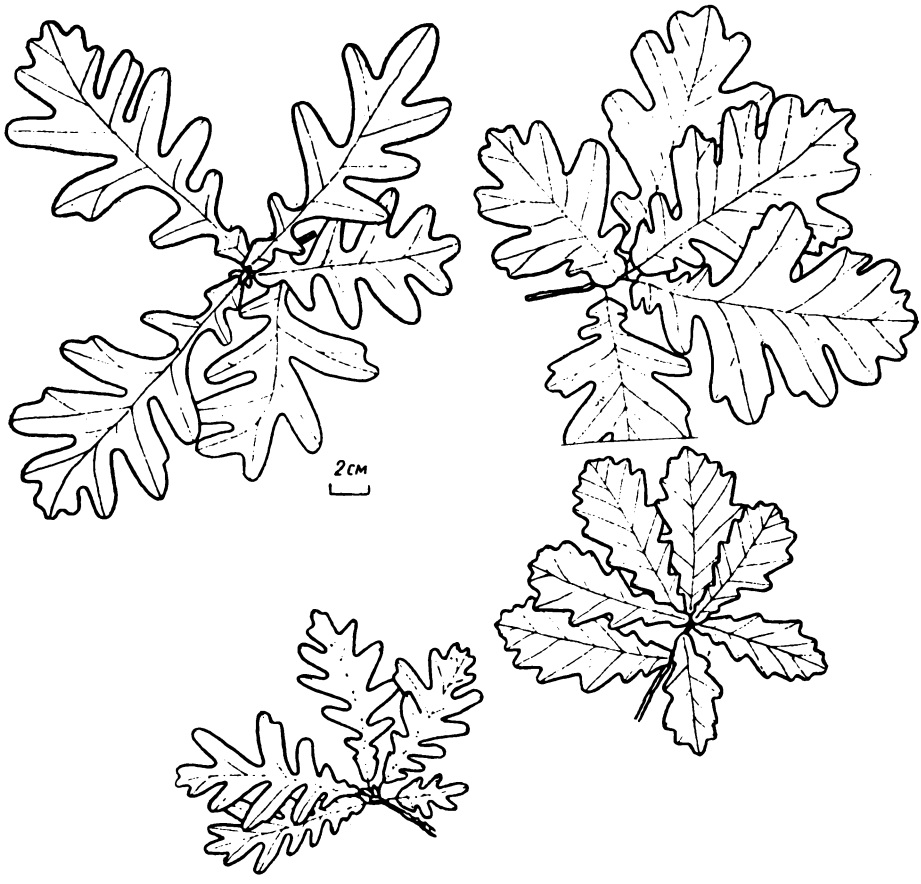

Рис. 2. Листья дуба черешчатого с отдельных деревьев.

Дагестанские популяции дуба черешчатого различаются также по ряду качественных признаков: частотам листьев без ушек, плюсок со сросшимися чешуями и плюсок с концентрическими вздутиями ($P<0,05$—$0,001$).

Необходимо отметить, что измерение количественных и учет качественных признаков листа и желудей с последующим статистическим анализом не дают, однако, полного представления об изменчивости деревьев и популяций. Взгляд натуралиста, охватывающий габитус листа и желудя, различает гораздо больше характерных черт, которые подчас трудно указать и тем более измерить. Отчасти это можно видеть и на рисунке 2. Наш опыт показывает, что даже не очень опытный исследователь, как правило, с легкостью идентифицирует листья и желуди, собранные с соседних деревьев и весьма сходные по учитываемым признакам. Это означает, что приводимые «количественные» описания изменчивости не отличаются совершенством и имеют в значительной мере предварительный характер.

Применение иерархического дисперсионного анализа вскрывает структуру изменчивости количественных признаков (табл. 3). Различия между деревьями в пределах одной популяции и между популяциями по всем признакам высоко достоверны ($P<0,001$). Доли влияния этих факторов суммарно составляют много более половины общей из-

менчивости, достигая по признаку длина черешка 88,7%, и лишь по признаку высота вершины листа — 41,7%. При этом различия между популяциями достигают трети общей изменчивости, например, по относительной ширине листа они составляют 35,3%.

Деревья из разных популяций и разные деревья из одной популяции находятся, конечно, в разных экологических условиях. Поэтому различия между ними имеют комплексную, эколого-генетическую природу. Измерение нескольких листьев в пределах кроны каждого дерева позволяет, однако, учесть паратипическую (средовую в узком смысле слова) изменчивость и вычесть ее из общей изменчивости. Поэтому мы склонны полагать, что при таком подходе «остаточные» различия между деревьями в одной популяции и в разных популяциях в значительной мере обусловлены генотипически.

Это подтверждают результаты посемейного анализа признаков листа у сеянцев, выращенных в одинаковых экологических условиях из желудей, собранных в Манасауле и долине Уллучая (табл. 4). Различия между сеянцами от разных материнских деревьев по всем признакам высоко достоверны ($P<0{,}001$), а их доля в общей изменчивости довольно высока (кроме признака «количество лопастей»). Похоже, что генетическая гетерогенность популяции Манасаул существенно выше, чем популяции Уллучай, по 5 признакам из семи изученных. Вероятно, это связано с более благоприятными условиями произрастания популяции «Манасаул», где могут выживать разнообразные генотипы, и значительно меньшей по сравнению с популяцией Уллучай расстроенностью насаждений рубками и выпасом скота.

Остановимся на вопросе о таксономической принадлежности дагестанского черешчатого дуба.

Таблица 4

Доля изменчивости признаков листа у сеянцев, обусловленная различиями между материнскими деревьями, %

Популяция	Признаки листа						
	длина	относительная высота вершины	длина черешка	рассеченность	тангенс угла наклона боковой жилки	количество лопастей	относительная ширина листа
Манасаул	44,7	77,5	21,2	70,9	16,2	3,7	72,0
Уллучай	15,0	42,5	14,8	19,9	34,6	7,5	23,4

Ни одно дерево, а тем более популяцию мы не можем отнести ни к Q. longipes и Q. pedunculiflora, приводимым для Дагестана [8—10], ни к южному подвиду в объеме Д. И. Красильникова [2]. Эти таксоны характеризуются более ксероморфными по сравнению с типичным дубом черешчатым структурами листа: большей плотностью и рассеченностью пластинки и устойчивым опушением нижней поверхности листа, причем последнему признаку придается решающее значение.

Дуб черешчатый в Дагестане имеет совершенно голые, лишенные какого бы то ни было опушения, листья. В течение пяти полевых сезонов нами не обнаружено ни одного дерева с опушенными листьями.

По отсутствию опушения и сильной рассеченности пластинки изученные популяции напоминают, скорее, западнозакавказский Q. imeretina Stev. в объеме В. П. Малеева [9].

Ю. Л. Меницкий [1] выделяет следующие признаки южного подвида (Q. robur L. ssp. pedunculiflora Menits), приводимого им наряду с северным подвидом для Дагестана: отношение длины к ширине листа 1,7 и менее, длина лопастей составляет 1/2 ширины полупластинки и более, лопасти отходят под углом 60—80°; ушки выражены сильнее, чем у северного подвида. Дополнительными признаками являются форма плюски («...плюска толстостенная, со сросшимися в кольца чешуями...», стр. 185) и более сильная по сравнению с северным подвидом опушенность листьев. По мнению Ю. Л. Меницкого [1], признаки южного подвида возникли в результате интрогрессивной гибридизации Q. pubescens Willd. × Q. robur L. в условиях их совместного произрастания. Опушенные дубы широко распространены в Дагестане, однако отсутствие опушения у дуба черешчатого не подтверждает гипотезу Ю. Л. Меницкого о гибридизационных процессах между этими видами.

Выделенные Ю. Л. Меницким диагностические признаки южного подвида не соответствуют ни одному из комплексов признаков, на основе которых осуществляется группировка популяций дуба черешчатого в Дагестане. Более того, ни одна популяция не обладает всеми признаками южного подвида в диагнозе Ю. Л. Меницкого. На территории Дагестана наблюдается причудливая мозаика признаков северного и южного подвидов.

В то же время мы не можем возводить дагестанские популяции в ранг подвида: различия между ними чисто статистические, и качественно идентифицировать их нельзя.

ВЫВОДЫ

1. По признакам листа и желудей у дуба черешчатого в Дагестане особенно выделяются популяции Буйнакского перевала и Самурского леса. Намечается группировка предгорных популяций (Дылым, Манас-аул, Сыртыч) и популяций Приморской низменности (Покровский лес, Герга, Уллучай).

2. Внутри- и межпопуляционная изменчивость по количественным признакам листа в значительной мере генетически обусловлена, что подтверждается результатами посемейного анализа.

3. Дуб черешчатый в Дагестане не имеет опушения листовой пластинки.

4. Дуб черешчатый Дагестана не может быть идентифицирован ни с ножкоцветным и длинноножковым дубами в диагнозе В. П. Малеева, ни с южным подвидом в диагнозе Д. И. Красильникова и Ю. Л. Меницкого.

Авторы выражают сердечную благодарность коллективу Лаборатории генетики растений Дагестанского филиала АН СССР и особенно ее руководителю М. М. Магомедмирзаеву за постоянную дружескую помощь, создание условий для экспедиционной работы и всестороннее обсуждение вопросов, затронутых в настоящей работе.

Литература

1. **Ю. Л. Меницкий.** Дубы Кавказа. Л., «Наука», 1971.
2. **Д. И. Красильников.** Изменчивость дубов Западного Кавказа и ее значение в таксономии. Автореф. докт. дисс., 1962.

3. **П. Л. Львов.** Леса Дагестана. Дагест. книжн. изд., Махачкала, 1964.
4. **П. П. Соловьева.** Леса низменного Дагестана и их хозяйственное значение. В сб.: Ботаника и физиология растений. Махачкала, Изд-во ДГУ, 1965.
5. **В. З. Гулисашвили, Л. Б. Махатадзе, Л. И. Прилипко.** Растительность Кавказа. М., «Наука», 1975.
6. **С. Р. Рао.** Линейные статистические методы и их применение. М., «Наука», 1968.
7. **H. Ahrens.** Varianzanalyse. Berlin, Akademie-Verlag, 1967.
8. **Ю. Н. Воронов.** Краткий обзор закавказских дубов в связи с проблемой пробки. Ежегодник экзот. леса, М.-Л., 1930.
9. **В. П. Малеев.** Обзор дубов Кавказа в их систематических и географических отношениях и в связи с эволюцией группы Robur. Бот. ж. СССР, т. 20, № 3, 1964.
10. **А. А. Гроссгейм.** Флора Кавказа, т. 3. Изд. 2, Баку, 1945.