

ПОЛИМОРФИЗМ ПО ОКРАСКЕ ЦВЕТКА В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ *Primula sibthorpii* Hoffm.

Н. В. ГЛОТОВ, Г. И. АРНАУТОВА

Ленинградский государственный университет им. А. А. Жданова,
Отдел биологии Дагестанского филиала АН СССР

Изучение генетического полиморфизма является эффективным путем анализа популяционной структуры вида и механизмов микроэволюционного процесса (Тимофеев-Ресовский, Яблоков, Глотов, 1973; Тимофеев-Ресовский, Воронцов, Яблоков, 1977). Детально разработанных моделей полиморфных систем в природе, особенно у растений, очень немного (Тимофеев-Ресовский, Яблоков, Глотов, 1973; Ford, 1964, Грант, 1980). Поэтому подключение к исследованию новых примеров полиморфизма, пусть детально генетически еще не отработанных и сегодня трактуемых, скорее, в терминах фенетики (Тимофеев-Ресовский, Яблоков, Глотов, 1973), крайне полезно.

Настоящая работа посвящена изучению полиморфизма по окраске цветка в природных популяциях *Primula sibthorpii* Hoffm. Дагестана. Этот вид нередко рассматривается в качестве подвида (географической расы), замещающего европейскую *P. vulgaris* ssp. *vulgaris* Huds. начиная с северо-западного Кавказа (Valentine, 1961). *P. sibthorpii* встречается в ниже-предгорных буковых, дубовых и грабовых лесах, поднимаясь до 1200—1400 м над ур. м.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Окраска цветков у *P. sibthorpii* варьирует от белой (неокрашенные цветки) до фиолетовой. При этом четко выделяются четыре дискретных класса окраски: растения с белыми, светло-сиреневыми, сиреневыми и фиолетовыми цветками. В пределах особи окраска разных цветков одинакова. За три года работы с *P. sibthorpii* нам встретились лишь два растения, имевшие и белые, и светлосиреневые цветки.

Окраска цветка у растения не меняется и от года к году. В 1976 г. нами были пересажены на Гунибскую экспериментальную базу растения *P. sibthorpii* из разных районов Предгорного Дагестана. В 1977 г. и независимо в 1978 г. у 91 из этих растений определялась окраска цветка. В обоих случаях были отмечены с белыми цветками 58 растений, со светло-сиреневыми 18, с сиреневыми 9, с фиолетовыми 3. Лишь у трех растений окраска несколько варьировала: в первый год учета трудно было решить, отнести их к сиреневым или фиолетовым; во второй год 2 растения были явно сиреневыми и одно светлосиреневым.

Учитывая дискретность классов окраски и четкую выраженность окраски, а также результаты исследования пигментов окраски (Арнаутова Г. И. и др., см. наст. сб.), мы считаем возможным предполагать, что по крайней мере отсутствие — наличие окраски является моногенным признаком.

В 1977—78 г.г. проводился учет частоты растений с разной окрас-

кой цветка в нескольких районах Предгорного Дагестана. В 1977 г. относительно небольшой материал (по 120—250 растений) был проанализирован в популяциях Дылым, Агачаул, Буртунай, Маджалис, Хучни. Большой была лишь выборка из популяции Сыртыч — 1360 растений. В 1978 г. материал гораздо большего объема (по 800—2000 растений) был изучен в трех популяциях — Дылым, Маджалис, Сыртыч. При этом учет окраски проводился в каждом случае отдельно по 4—5 субвыборкам (трансекты длиной около 200 м и шириной 2 м вверх по склонам).

Как известно, для примулы характерна система генетического диморфизма — наличие гетеростилии (Шеппард, 1970). С целью анализа связи между длинно- и короткостолбчатостью (Д- и К-формы), с одной стороны, и типом окраски цветка с другой, у 639 растений одновременно учитывалась форма по гетеростилии и окраска цветков.

При статистическом анализе частот растений с разными типами окраски цветка применялся критерий хи-квадрат и разложение хи-квадрата на компоненты (Закс, 1976).

На следующем этапе исследования была поставлена задача изучить связь окраски цветка с количественными признаками. Для этого применялся дисперсионный анализ. С целью построения ортогональных комплексов из сборов 1977 г. в популяциях Сыртыч, Маджалис, Хучни и Дылым было собрано подряд по 10 растений отдельно Д- и К-форм, имеющих белую окраску цветков и фиолетовую. Две контрастные окраски были выбраны, чтобы обнаружить основные тенденции в изменчивости количественных признаков и иметь в каждой популяции достаточно большое одинаковое число наблюдений ($n=10$) для каждой окраски и формы. При этом в четырех субвыборках к растениям с фиолетовой окраской пришлось добавить 2—4 растения с сиреневой окраской цветков. Таким образом, проводился трехфакторный дисперсионный анализ (модель 1) с полной классификацией при 10 повторных наблюдениях (Хикс, 1963). Были выбраны признаки листа и цветка: длина черешка с переходной частью пластинки листа, длина листовой пластинки, максимальная ширина полупластинки листа, расстояние между боковыми жилками на уровне максимальной ширины листа, длина цветоножки, длина трубки венчика, длина окружности трубки. Каждое растение характеризовалось измерением одного листа и средним измерением признаков 5 цветков. Учитывая небольшой объем и большую изменчивость признаков растений, произрастающих в природных условиях, был выбран уровень значимости, равной 0,05.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Начнем анализ распределения растений по окраске цветка с рассмотрения совокупности субвыборок из популяций Дылым, Маджалис, и Сыртыч (табл. 1). Для таблицы сопряженности признаков общая изменчивость была разложена на компоненты: между популяциями и между субвыборками в пределах популяции. Можно видеть (табл. 2), что внутрипопуляционная гетерогенность очень существенна. Статистическая оценка межпопуляционных различий в этих условиях, строго говоря, некорректна (Закс, 1976). Однако для качественной характеристики ситуации можно воспользоваться процедурой, предложенной в свое время Н. В. Лучником (1957): в качестве меры изменчивости использовать отношения значения хи-квадрата к соответствующему числу степеней свободы. При этом мы получаем очень четкие результаты: несмотря на большую внутрипопуляционную гетерогенность различия между популяциями на порядок больше (табл. 2).

Сопоставим теперь изменчивость распределений для одной и той

Полиморфизм по окраске цветка в популяциях *P. sibthorpii* (сборы 1978 г.).
Количество растений с разной окраской приведено по субвыборкам (1—5)

Популяция Окраска цветка	Дылым					Маджалис					Сыртч					
	Всего					Всего					Всего					
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	
Белая	368	205	129	443	384	1529	61	73	32	16	182	134	258	87	246	725
Светло- сиреневая	46	33	11	54	33	177	93	141	80	40	354	91	123	46	100	360
Сиреневая	34	3	53	30	91	211	57	99	55	41	252	37	91	29	191	348
Фиолетовая	6	13	3	4	19	45	13	29	25	32	99	12	32	14	31	89
Всего:	454	254	196	531	527	1962	224	342	192	129	887	274	504	176	568	1522

Таблица 2

Статистический анализ межпопуляционного и внутривидового
(субвыборки) полиморфизма по окраске цветка у *P. sibthorpii*
(по данным табл. 1)

Изменчивость	χ^2	Число степеней свободы		P	χ^2/v
		χ^2	v		
Общая	1155,09	36	0,001	—	—
Между популяциями	904,18	6	0,001	150,7	150,7
Внутри популяций (субвыборки)	250,91	30	0,001	8,36	8,36

Полиморфизм по окраске цветка в популяциях *P. sibthorpii*. Количество растений с разной окраской приведено раздельно по сборам 1977 г. и 1978 г.

Популяция Окраска цветка	Дылым			Маджалис			Сыртгыч	
	1977	1978	Всего	1977	1978	Всего	1977	1978
	Белая	193	1529	1722	56	182	238	583
Светло-сиреневая	75	177	252	34	354	388	498	360
Сиреневая	16	211	227	21	252	273	246	348
Фиолетовая	6	45	51	9	99	108	33	89
Всего:	290	1962	2252	120	887	1007	1360	1522
								2882

Таблица 4

Статистический анализ межпопуляционного и внутрипопуляционного (разные годы) полиморфизма по окраске цветка у *P. sibthorpii* (по данным табл. 3)

Изменчивость	χ^2	Число степеней свободы, ν	P	χ^2/ν
Общая	1101,5	15	0,001	—
Между популяциями	952,51	6	0,001	158,8
Внутри популяций (разные годы)	149,03	9	0,001	16,6

Полиморфизм по окраске цветка в популяциях *P. sibthorpii* (сводные данные)

Популяция Окраска цветка	Дылым		Агачаул		Буртунай		Маджалис		Хуччи		Сыртыч	
	Число раст.	%										
Белая	1722	76,5	46	37,1	92	43,6	238	23,6	156	63,4	1308	45,4
Светло-сиреневая	252	11,2	38	30,6	56	26,5	388	38,5	58	23,6	858	29,8
Сиреневая	227	10,1	30	24,2	47	22,3	273	27,1	17	6,9	594	20,6
Фиолетовая	51	2,3	10	8,1	16	7,6	108	10,7	15	6,1	122	4,2
Всего:	2252	100	124	100	211	100	1007	100	246	100	2882	100

же популяции в разные годы (табл. 3). Статистический анализ дает точно такие же результаты, как и в предыдущем случае (табл. 4), изменчивость частот растений с разной окраской цветка в пределах популяции от года к году очень велика, но межпопуляционная изменчивость на порядок больше.

Полученные выше результаты позволяют рассмотреть сводные данные по популяциям (табл. 5). За два года сборов здесь не удается проследить систематической широтной изменчивости. Популяция Дылым характеризуется максимальной частотой растений с неокрашенными цветками — 76,5%. Рядом расположенная популяция Буртунай, однако, содержит меньше половины таких растений. Еще меньше их частота в популяции Агачаул, расположенной практически в той же зоне. В популяции Маджалис (южный Дагестан) уже явно преобладают растения со светло-сиреневой окраской цветка. Однако еще южнее в популяциях Хучни и Сыртыч вновь возрастает частота неокрашенных форм.

Таблица 6

Связь окраски цветка с гетеростилией у *P. sibthorpii*

Популяция	Год сбора	Форма	Число растений	Окраска			
				Белая	Светло-сиреневая	Сиреневая	Фиолетовая
Сыртыч	1977	Д	62	25	25	4	8
		К	41	14	11	4	12
Хучни	1977	Д	48	18	13	5	12
		К	55	19	11	8	17
Маджалис	1977	Д	46	25	8	6	7
		К	56	23	13	7	13
Дылым	1977	Д	52	27	11	8	6
		К	47	20	11	9	7
Буртунай	1977	Д	45	23	10	4	8
		К	45	29	10	2	4
Буртунай	1978	Д	23	14	6	3	0
		К	29	15	5	8	1
Дылым	1978	Д	26	22	4	0	0
		К	21	16	2	3	0
Маджалис	1978	Д	25	8	9	7	1
		К	18	6	7	5	0
Всего:			639	304	156	83	96

В таблице 6 приведено распределение растений из разных популяций по Д- и К-формам и одновременно по окраске цветков. Вычисление хи-квадрата по таблицам сопряженности признаков для каждой популяции отдельно и суммирование полученных значений дало $\chi^2=15,47$; $v=20$; $p>0,25$. Таким образом, растения Д- и К-форм имеют одинаковые распределения по окраске цветка.

Перейдем, наконец, к рассмотрению связи окраски цветка с количественными признаками листа и цветка. Д- и К-формы анализируются отдельно, поскольку они могут различаться по значениям количественных признаков. Общая сводка результатов дисперсионного анализа дана в таблице 7. Отметим прежде всего факты, не имеющие прямого отношения к обсуждаемому вопросу, но входящие в качестве составных частей в дисперсионный комплекс. По всем количественным призна-

Таблица 7

Связь между количественными признаками и окраской цветка у *P. sibthorpii*:
(+) влияние изучаемого фактора достоверно ($p < 0,05$); (-) не достоверно ($P \geq 0,05$)

Источник изменчивости Признаки	Популя- ция	Гетеро- стилия	Популя- ция × ге- теро- стилия	Окраска цветка	Гетеро- стилия × окраска	Популя- ция × окраска
Длина черешка	+	-	-	-	+	-
Длина листовой пластинки	+	-	+	+	-	-
Ширина листа	+	-	-	+	-	-
Расстояние между боковыми жилками	+	-	-	+	-	-
Длина цветоножки	+	+	-	+	+	+
Длина трубки венчика	+	+	-	-	-	-
Длина окружности трубки	+	+	+	+	-	-

кам обнаружены достоверные различия между популяциями ($P < 0,01$), по признакам цветка достоверны различия между Д- и К-формами, а по двум признакам — длине листовой пластинки и длине окружности трубки — достоверно взаимодействие «популяция × гетеростилия». Главный результат анализа заключается, однако, в том, что по большинству признаков и листа, и цветка найдены различия между растениями, имеющими разную окраску цветков. В таблице 8 приведены средние значения признаков у растений с белой и фиолетовой окраской. Можно видеть, что во всех случаях (вне зависимости от того, достовер-

Таблица 8

Средние значения количественных признаков листа и цветка у растений
P. sibthorpii имеющих разную окраску цветка

Признаки	Окраска цветка	
	Белая	Фиолетовая
Длина черешка	26,7	28,8
Длина листовой пластинки	39,7	42,5
Ширина полупластинки листа	13,8	15,3
Расстояние между боковыми жилками	4,6	5,0
Длина цветоножки	43,9	47,9
Длина трубки венчика	15,5	15,9
Длина окружности трубки	9,7	10,3

ны различия или нет) растения с интенсивно окрашенными цветками имеют большие значения средних. Когда эти различия достоверны, они составляют 7—10% по отношению к общему среднему. Поскольку все изученные количественные признаки характеризуют размеры листа и цветка (или их частей), полученные результаты следует трактовать,

по-видимому, как указание на то, что растения, содержащие пигменты, более развитые, более крупные.

Для двух признаков достоверным оказалось взаимодействие «гетеростилия \times окраска». Средняя длина черешка у растений с неокрашенными цветками Д-формы составила 29,0 мм, а К-формы — 24,4 мм, в то время как у растений с фиолетовыми цветками соответственно 28,4 и 29,2. Однако по длине цветоножки направление изменчивости иное: при белой окраске цветков Д- и К-формы не различались — 43,9 мм, в то время как цветоножка у Д-формы растений с фиолетовыми цветками была больше (51,4 мм) по сравнению с растениями К-формы (44,4 мм).

Остановимся на единственном случае достоверного взаимодействия (популяция \times окраска) (длина цветоножки, табл. 9). Можно видеть, что если в двух популяциях — Сыртыч и Маджалис — различий между растениями с разной окраской цветка нет, то в двух других — Хучни и Дылым — растения с фиолетовой окраской цветка имеют заметно большие значения признака, превосходящие популяционные средние соответственно на 15% и 21%.

Таблица 9

Средние значения длины цветоножки у растений с разной окраской цветка: иллюстрация взаимодействия «популяция \times окраска»

Популяция Окраска цветка	Сыртыч	Маджалис	Хучни	Дылым
Белая	52,8	39,3	42,1	41,4
Фиолетовая	51,9	39,7	49,0	51,1

Заметим, наконец, что ни в одном случае не было достоверно тройное взаимодействие «популяция \times гетеростилия \times окраска».

Нам представляется, что обнаруженная связь количественных признаков листа и цветка с окраской цветка свидетельствует об адаптивном значении окраски. Однако, учитывая большую изменчивость окраски цветка и между разными популяциями, и в пределах одной популяции, мы полагаем, что эта адаптивность носит не крупный по масштабу (типа географического) характер, но локальный, связанный с какими-то внутривидовыми микроразличиями в среде обитания.

ВЫВОДЫ

1. Исследование полиморфизма по окраске цветка в природных популяциях *Primula sibthorpii* в Дагестане, проводившееся в течение двух лет, показало наличие четырех дискретных типов окраски (белая, светло-сиреневая, сиреневая, фиолетовая), ясно различимых и мало варьирующих в онтогенезе.

2. Несмотря на то, что частоты растений с разной окраской цветка заметно варьируют в данной популяции в разные годы и в разных выборках, различия между популяциями четко выражены, так что каждая популяция имеет «свое лицо».

3. Не обнаружено связи между гетеростилией и окраской цветка.

4. Растения с фиолетовой окраской цветка превосходят растения с белыми цветками по значениям признаков, характеризующих размеры листьев и цветков. По некоторым количественным признакам обнару-

жены статистически достоверные взаимодействия «гетеростилия×окраска» и «популяция×окраска».

5. Связь количественных признаков листа и цветка с окраской цветка свидетельствует об адаптивном значении окраски, имеющем, по-видимому, локальный характер, связанный с внутривидовыми различиями в среде обитания.

Авторы выражают сердечную признательность М. М. Магомедмирзаеву, предложившему тему настоящего исследования и постоянно способствовавшему выполнению работы.

Л и т е р а т у р а

- Арнаутова Г. И., Ратькин А. В., Евдокимова Л. И., Андреев В. С. Изменчивость состава флавоноидных пигментов некоторых видов примулы из природных популяций Дагестана, настоящий сб.
- Арнаутова Г. И. Сравнительное изучение генетического диморфизма популяций у некоторых видов *Primula*. В кн. «Проблемы эволюционной и популяционной генетики». Махачкала, Изд-во Дагфилла АН СССР, 1978, с. 102—108.
- Грант В. Эволюция организмов. М., «Мир», 1980.
- Закс Л. Статистическое оценивание. М., «Статистика», 1976.
- Лучник Н. В. Лучевые поражения и воздействие на них. II Зависимость смертности облученных мышей и крыс от их штамма, пола, веса, дозы облучения и распределение этой смертности во времени. Труды Института биологии УФАН СССР, вып. 9 1957, с. 70—106.
- Магомедмирзаев М. М. О переходном полиморфизме природных популяций у растений (на примере *Helianthemum salicifolium* (L.) Mijl.) Ж. общ. биол., т. 35, 5, 1976.
- Магомедмирзаев М. М., Хабибов А. Д. О генетическом диморфизме в природных популяциях первоцвета. Ж. общ. биол., т. 32, № 4, 1973.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глозов Н. В. Очерк учения о популяции. М., «Наука», 1973.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. М., «Наука», 1977.
- Хикс Ч. Основные принципы планирования эксперимента. М., «Мир», 1967.
- Шеппард Р. М. Естественный отбор и наследственность. М., «Просвещение», 1970.
- Valentine D. H. Evolution in the genus *Primula*. In «A Darwin centenary», ed. P. I. Waustall, London, p. p. 71—87, 1961.
- Ellis W. M. Keymer R. J., Jones D. A. The effect of temperature on the polymorphism of cyanogenesis in *Lotus corniculatus* L. Heredity, v. 38, № 3, 1977.
- Ford E. B. Ecological genetics. London, Methuen a. Co. Ltd, 1964.
- Mogeford D. J. Flower colour polymorphism in *Cirsium palustre*. Heredity, v. 33, № 2, 1976.