

А.В. Николаева, Л.А. Калафат, А.В. Егорова

МОРФОМЕТРИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ШИШКОЯГОД И СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ *JUNIPERUS OXYCEDRUS* L. В КРЫМУ

Juniperus oxycedrus L., популяция, изменчивость, шишкоягода

Введение

Естественный ареал *Juniperus oxycedrus* L. охватывает северное побережье Средиземного моря от Марокко и Португалии на западе до Ирана на востоке [11]. Крымская часть ареала этого вида простирается от мыса Фиолент (на западе) до горных массивов Карадага (на востоке) и Агармыша на севере [9]. В связи с тем, что *J. oxycedrus* произрастает на сухих каменистых участках, он выполняет важную почвозащитную, водоохранную и средообразующую роль. Этот вид вызывает интерес ученых во многих странах. Активное изучение его также обусловлено существованием различных подвидов и форм, успешно приспосабливающихся к различным условиям. Так, Ф. Лебретонем с соавт. [13] было обнаружено, что основным дискриминирующим признаком между двумя подвидами *J. oxycedrus* subsp. *oxycedrus* и *J. oxycedrus* subsp. *macrocarpa* были размеры шишкоягод, а не количество семян в них. М. Климко с соавторами [12, 15] выполнили биометрическую экспертизу, основанную на морфологической изменчивости хвои, шишкоягод и семян 13 популяций *J. oxycedrus* subsp. *oxycedrus* из восточно- и западно-средиземноморских регионов и сделали вывод о значительных региональных различиях признаков этих популяций. Комплексные исследования были проведены 12 популяций этого вида на Балканском полуострове коллективом авторов [10]. При этом крымские популяции *J. oxycedrus*, которые находятся на северной границе его распространения и подвергаются негативному антропогенному воздействию, до настоящего времени не были достаточно изучены. Особенно важным показателем жизнеспособности вида в конкретных условиях обитания является его семенная продуктивность, которая характеризуется количеством семян, образующихся на генеративном побеге [2].

Поэтому изучение морфометрической изменчивости и семенной продуктивности *J. oxycedrus* в Крыму в связи с усилением антропогенного влияния и климатических изменений является актуальным.

Цель и задачи исследований

Цель данной работы – определить уровень внутри- и межпопуляционной изменчивости линейных размеров шишкоягод и семенной продуктивности четырех популяций *J. oxycedrus* в Крыму для оценки их состояния.

Объекты и методы исследований

Исследовали шишкоягоды 26–69 деревьев из природных популяций: «Агармыш», «Ласпи», «Байдарская долина» и «Айя», собранные в 2008–2009 гг. С каждого дерева брали по 10 шишкоягод. У каждой шишкоягоды с помощью штангенциркуля измеряли линейные размеры: длину (L) и диаметр (D); определяли вес сухих шишкоягод и подсчитывали количество семян в них. Уровень изменчивости признаков оценивали по величине коэффициента вариации (CV) согласно классификации С.А. Мамаева [7]. Дискриминантный анализ использовали для оценки различий между популяциями, а для визуализации и группировки популяций в многомерном пространстве применяли кластерный анализ [3, 6]. Основные статистические расчеты были проведены с помощью компьютерной программы «Statistica 6.0» [1].

Результаты исследований и их обсуждение

Первым этапом работы была проверка на нормальность распределения величин, характеризующих внутрипопуляционную изменчивость всех исследуемых признаков. Полученные данные свидетельствуют, что в исследуемых популяциях на распределении изучаемых признаков отражается воздействие многих факторов, так как из 20 кривых 10 имеют отклонения от нормального распределения с коэффициентом асимметрии больше 0,25 [7] (табл. 1). Все кривые, кроме одной, построенные по распределению значений массы шишкоягод, характеризовались повышенными значениями коэффициента асимметрии, а при распределении значений линейных параметров шишкоягод встречалось, наоборот, нарушение только по одной кривой. Следовательно, наиболее зависимым от различных факторов является признак массы шишкоягод. В дальнейших исследованиях были использованы объединенные выборки исследуемых параметров, которые при необходимости были приведены к нормальному распределению.

Таблица 1. Коэффициенты асимметрии кривых распределения линейных параметров шишкоягод, их массы и количества семян популяций *Juniperus oxycedrus* L. в Крыму

Название популяций	Параметры шишкоягоды			Количество семян
	длина	диаметр	масса	
Агармыш	0,22	0,20	0,33*	-1,06*
Байдарская долина	-0,56*	-1,06*	-0,45*	0,03
Ласпи	-0,12	-0,10	0,65*	-0,59*
Айя	0,17	0,03	0,25	0,11
Вся выборка	-0,09	-0,27*	0,16*	-0,61*

Пр и м е ч а н и е: * отмечены значения, превышающие $\pm 0,25$

Длина шишкоягод *J. oxycedrus* по четырем популяциям варьировала в пределах 5,8–9,4 мм, в среднем – 7,8 мм, а диаметр изменялся – 6,1–11,7 мм, в среднем – 9,2 мм (табл. 2). Средние значения этих показателей для 10 популяций *J. oxycedrus* средиземноморского региона были больше для длины – 9,1 мм, и немного меньше для диаметра – 9,0 мм по сравнению с показателями соответствующих параметров популяций в крымском регионе. Такая же закономерность наблюдается для исследуемых параметров шишкоягод балканских популяций (8,32 и 8,98 соответственно) [10, 15]. Следовательно, шишкоягоды крымских популяций вида по сравнению с шишкоягодами средиземноморских популяций значительно не отличаются размерами, но имеют более выраженную эллипсоидную, сжатую форму.

Коэффициенты вариации внутрипопуляционной изменчивости линейных размеров шишкоягод составили 8,9 % и 11,0 %, что позволяет отнести их к признакам с низким уровнем изменчивости. Морфометрическая изменчивость линейных параметров шишкоягод *J. oxycedrus* subsp. *oxycedrus* из разных регионов произрастания характеризуется меньшими значениями CV (8,7 % и 10,5 %) [15], а при исследовании внутрипопуляционной изменчивости длины и диаметра шишкоягод *J. oxycedrus* 12 балканских популяций приводятся немного большие значения – CV=9,0% и 11,8 % соответственно [10]. Необходимо отметить, что во всех проведенных исследованиях параметр диаметра шишкоягод более изменчив. Уровень межпопуляционной изменчивости крымских популяций *J. oxycedrus* был на том же уровне ($CV_{\text{длина}}=8,9\%$) или незначительно выше ($CV_{\text{диаметр}}=11,7\%$) по сравнению с уровнем внутрипопуляционной изменчивости. Та же закономерность отмечена и у балканских популяций [10], а для средиземноморских популяций отмечено понижение уровня межпопуляционной изменчивости [15]. Полученные результаты являются подтверждением того, что для большинства видов *Juniperus* характерна низкая и средняя изменчивость размеров шишкоягод, как и для шишек многих видов хвойных [5, 8].

Таблица 2. Изменчивость морфометрических показателей шишкочегод популяций *Juniperus oxycedrus* L. в Крыму

Название популяций	Количество деревьев	Показатель	Параметры шишкочегоды			Количество семян, шт.
			длина, мм	диаметр, мм	масса, г	
Агармыш	69	M±m	7,8±0,09	8,8±0,13	0,2±0,01	2,8±0,03
		CV%	9,2	12,4	31,1	7,5
		лимиты	6,3–9,4	6,6–11,1	0,1–0,4	2,1–3,1
Байдарская долина	26	M±m	7,5±0,15	9,1±0,22	0,2±0,01	2,5±0,7
		CV%	10,2	12,2	32,7	14,2
		лимиты	5,8–8,6	6,1–10,7	0,1–0,3	1,8–3,1
Ласпи	44	M±m	8,0±0,08	9,8±0,13	0,3±0,01	2,6±0,05
		CV%	7,0	8,6	23,3	11,4
		лимиты	6,4–9,1	7,9–11,7	0,2–0,4	2,0–3,0
Айя	31	M±m	7,6±0,14	9,1±0,19	0,2±0,01	2,5±0,08
		CV%	9,3	10,6	28,2	16,3
		лимиты	6,2–9,2	7,0–10,8	0,1–0,3	1,4–3,2
Все популяции	169	M±m	7,8±0,05	9,2±0,08	0,2±0,01	2,7±0,02
		CV%	8,9	11,7	28,9	11,9
		лимиты	5,8–9,4	6,1–11,7	0,1–0,4	1,8–3,1

Примечания: M±m – среднее арифметическое значение ± ошибка, CV – коэффициент вариации

Среднее значение массы шишкочегод в изученных популяциях имеет более высокую амплитуду колебания, которая характеризуется лимитами 0,1–0,4 г, при этом средний коэффициент вариации внутрипопуляционной изменчивости был 28,8 %. Большие значения коэффициента вариации весовых характеристик объясняются тем, что наблюдается как бы сложение амплитуды колебания линейных измерений [7].

Масса шишкочегод тесно связана с количеством семян. Среднее количество семян в шишкочегодах изучаемых популяций изменялось в пределах от 1,8 до 3,1 шт. и в среднем составило 2,7 шт. При этом в средиземноморских популяциях встречались растения, у которых в шишкочегодах было отмечено по 6 семян, а по 10 популяциям среднее значение было на том же уровне, что и у крымских [15]. Коэффициенты вариации внутри и межпопуляционной изменчивости этого признака составили 12,4 % и 11,9 % соответственно и относятся к низкому уровню изменчивости. Низкий уровень изменчивости количества семян также отмечен и для средиземноморских популяций *J. oxycedrus* subsp. *oxycedrus* [15] и для *J. oxycedrus* subsp. *macrocarpa* [12]. Для *J. excelsa* M. Vieb., также произрастающего в Крыму, характерен средний уровень изменчивости количества семян в шишкочегодах, что подтверждается многими исследованиями [8, 14, 16].

Дискриминантный анализ, проведенный по 6 признакам для всех популяций, показал, что исследуемые популяции достоверно различаются по четырем из них: типоразмер, масса, длина шишкочегод и количество семян в шишкочегодах (табл. 3). Самым важным параметром для выявления различий между особями отдельных популяций было отношение длины шишкочегод к их диаметру (типоразмер), определяющее форму шишкочегод, со значением частной лямбды Уилкса 0,854, который оценивает частный вклад соответствующей переменной в дискриминацию между

Таблица 3. Результаты дискриминантного анализа шишкоягод популяций *Juniperus oxycedrus* L. в Крыму

Параметры шишкоягоды	Показатели	
	частная лямбда Уилкса	p-уровень
Масса	0,855*	0,000
Длина	0,907*	0,001
Диаметр	0,967	0,167
Количество семян	0,920*	0,004
Типоразмер	0,854*	0,000
Диаметр/количество семян	0,963	0,108

Примечание. Значения достоверны при $p < 0,005$

совокупностями [3]. Значения статистики Уилкса, лежащие около «0» свидетельствуют о хорошей дискриминации. Полученные результаты подтверждаются и попарным сравнением популяций с помощью теста Тьюки. Результаты дискриминантного анализа 10 популяций *Juniperus oxycedrus* subsp. *oxycedrus* показали [15], что достоверно отличаются популяции по 6 характеристикам из 11, при этом характеристики хвои и семян лучше всего различали популяции. Из характеристик линейных размеров шишкоягод только у диаметра шишкоягод значения лямбды Уилкса были $\leq 0,05$.

Дендрограмма, построенная на основании наименьших Эвклидовых дистанций между популяциями, не показала четкой географической дифференциации изучаемых популяций (рис.).

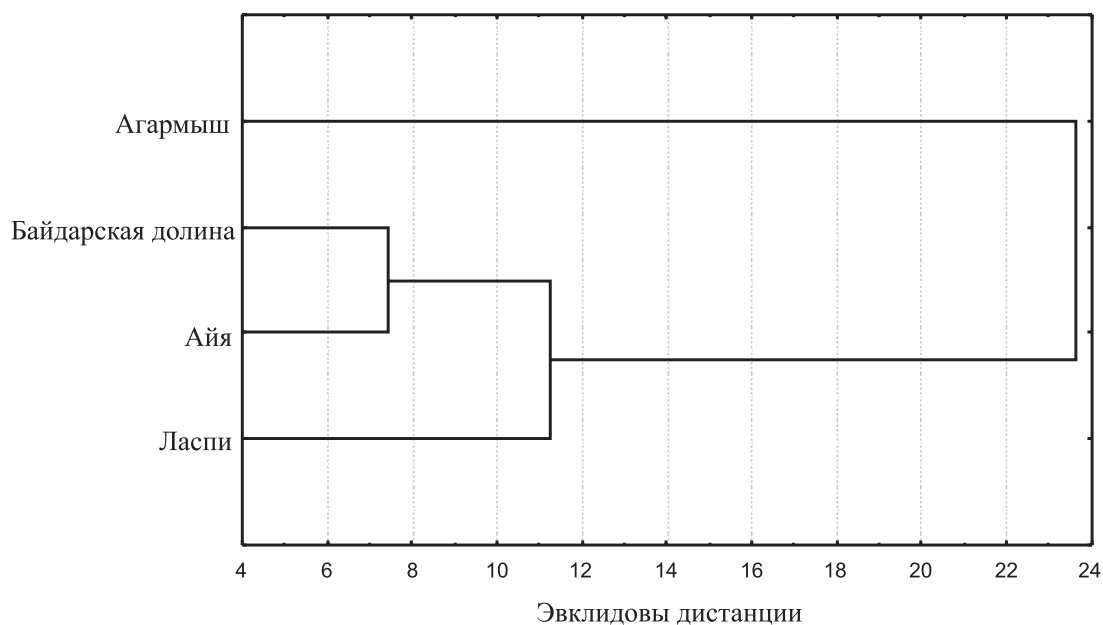


Рис. Дендрограмма, построенная на основании наименьших Эвклидовых дистанций между популяциями *Juniperus oxycedrus* L. в Крыму

В общие кластеры объединяются популяции «Байдарская долина» и «Айя», а популяции «Ласпи» и «Агармыш» располагаются отдельными кластерами. Популяция «Агармыш», наиболее удаленная от остальных на дендрограмме, является и наиболее удаленной географически, располагаясь на северо-восточной границе ареала *J. oxycedrus* в Крыму. Аналогичное отсутствие географической структуры было обнаружено в исследованиях морфологической изменчивости *J. oxycedrus* из 12 географически удаленных популяций Балканского полуострова [10], где большинство популяций фрагментировано были расположены без какой-либо географической привязки. При этом изучение морфологического полиморфизма популяций этого вида из западно- и восточно-средиземноморских центров показало значительные различия между ними [15].

Выводы

Таким образом, исследуемые крымские популяции *J. oxycedrus* характеризуются низким уровнем внутривидовой изменчивости линейных параметров шишкоягод и высоким уровнем – массы шишкоягод соответственно, что согласуется в целом с аналогичными значениями для всех хвойных. В изолированных, маргинальных популяциях этого вида в Крыму не отмечено существенной потери фенотипического внутривидового и межвидового разнообразия. Несмотря на достоверные различия между популяциями, кластерный анализ не показал четкой географической дифференциации исследуемых популяций, что, вероятно, связано с единым происхождением и недостаточным временем изоляции исследуемых популяций в Крыму.

1. Боровиков В.П. Statistica: Искусство анализа данных на компьютере / Владимир Павлович Боровиков. – 2-е изд. – СПб.: Питер, 2003. – 688 с.
2. Вайнагий И.В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Ботан. журн. – 1974. – С. 826–831.
3. Ефимов В.М. Многомерный анализ биологических данных: учеб. пособие / В.М. Ефимов, В.Ю. Ковалев. – Горно-Алтайск: РИО ГАГУ. – 2007. – 75 с.
4. Коршиков И.И. Изменчивость семенной продуктивности можжевельника высокого (*Juniperus excelsa* Vieb.) в Горном Крыму в разные годы / И.И. Коршиков, А.В. Николаева // Автохтонні та інтродуковані рослини. – 2011. – В. 7. – С. 78–82.
5. Кузьмина Н.А. Изменчивость генеративных органов сосны обыкновенной в Приангарье / Н.А. Кузьмина // Селекция хвойных пород Сибири. – Красноярск, 1978. – С. 96–120.
6. Малков П.Ю. Количественный анализ биологических данных: Учебное пособие / П.Ю. Малков. – Горно-Алтайск: РИО ГАГУ. – 2009. – 71с.
7. Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере Pinaceae на Урале) / Станислав Александрович Мамаев. – М.: Наука, 1973. – 284 с.
8. Николаева А.В. Внутри- и межвидовая изменчивость шишкоягод и количества семян в них у *Juniperus excelsa* M. Vieb. в Крыму / А.В. Николаева, М.Е. Кузнецов // Промышленная ботаника. – 2010. – Вып. 10. – С. 113–117.
9. Ругузова Г.І. Біологічні особливості ялівцю червоного (*Juniperus oxycedrus* L.) в Криму у зв'язку з його охороною: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук: спец. 03.00.05 «Ботаніка» / Ганна Ігорівна Ругузова. – Ялта, 2006. – 19 с.
10. Absence of geographical structure of morphological variation in *Juniperus oxycedrus* L. subsp. *oxycedrus* in the Balkan Peninsula / R. Brus, D. Ballian, P. Zhelev, M. Pandza, M. Bobinac, J. Acevski, Y. Raftoyannis, K. Jarni // European Journal of Forest Research. – 2011. – Vol. 130. – P. 657–670.
11. Farjon A. A monograph of Cupressaceae and Sciadopitys / Aljos Farjon. – Royal Botanic Gardens Press, Kew. – 2005. – 648 p.
12. Klimko M. Morphological variation of *Juniperus oxycedrus* subsp. *macrocarpa* (Cupressaceae) in three Italian localities / M. Klimko, K. Boratyńska, A. Boratyński, K. Marcysiak // Acta Societatis Botanicorum Poloniae. – 2004. – Vol. 73, № 2. – P. 113–119.
13. Lebreton Ph. Le statut systématique du Genre *Juniperus oxycedrus* L. (Cupressaceae): une contribution d'ordre biochimique et biogéographique / Ph. Lebreton, C. Bayet, M. Muracciole // Lazaroa. – 1991. – Vol. 12. – P. 21–42.
14. Low level of inter-populational differentiation in *Juniperus excelsa* M. Bieb. (Cupressaceae) / M. Mazur, K. Boratyńska, K. Marcysiak, Y. Didukh, A. Romo, P. Kosiński, A. Boratyński // Dendrobiology. – 2004. – Vol. 52. – P. 39–46.
15. Morphological variation of *Juniperus oxycedrus* subsp. *oxycedrus* (Cupressaceae) in the Mediterranean region / Malgorzata Klimko, Krystyna Boratynska, Jose Maria Montserrat, Yakov Didukh // Flora. – 2007. – Vol. 202. – P. 133–147.
16. Morphological versus molecular markers to describe variability in *Juniperus excelsa* subsp. *excelsa* (Cupressaceae) / B. Douaihy, K. Sobierajska, A.K. Jasinska, Krystyna Boratynska, Tolga Ok, Angel Romo, Nathalie Machon, Yakiv Didukh, Magda Bou, Dagher-Kharrat // AoB PLANTS first published online April 18, 2012 doi:10.1093/aobpla/pls013.

УДК 581.15:58.087(477.75)

МОРФОМЕТРИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ШИШКОЯГОД И СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ
JUNIPERUS OXYCEDRUS L. В КРЫМУ

А.В. Николаева, Л.А. Калафат, А.В. Егорова

Донецкий ботанический сад НАН Украины

Исследована внутри- и межпопуляционная изменчивость морфометрических параметров шишкоягод и семенная продуктивность четырех популяций *Juniperus oxycedrus*. В изолированных, маргинальных популяциях этого вида в Крыму не отмечено существенной потери фенотипического внутривидового и межпопуляционного разнообразия. Кластерный анализ не показал четкой географической дифференциации исследуемых популяций, что, вероятно, связано с единым происхождением и недостаточным временем изоляции исследуемых популяций в Крыму.

УДК 581.15:58.087(477.75)

MORPHOMETRIC VARIATION OF GALBERRIES AND SEED PRODUCTIVITY
OF *JUNIPERUS OXYCEDRUS* L. IN CRIMEA

A. V. Nikolaeva, L. A. Kalafat, A. V. Yegorova

Donetsk Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Ukraine

The paper covers investigations on the intra- and interpopulational variation of galberry morphometric parameters and seed productivity in four populations of *Juniperus oxycedrus* L. There were no significant losses in phenotypical intra- and interpopulation diversity in isolated and marginal populations of this species in Crimea. A cluster analysis has shown no distinct geographical differentiation of the studied populations that is evidently related to their common origin and a short time of isolation of these populations in Crimea.