

## Морфологическая и генетическая дифференциация популяций *Rhododendron aureum* Georgi. (Ericaceae) в горах Южной Сибири и на п-ове Камчатка

Н. А. ТИХОНОВА<sup>1</sup>, М. А. ПОЛЕЖАЕВА<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН  
660036, Красноярск, Академгородок, 50/28  
E-mail: fenix-sun@yandex.ru

<sup>2</sup>Институт экологии растений и животных УрО РАН  
620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

Статья поступила 14.03.2023

После доработки 28.03.2023

Принята к печати 05.04.2023

### АННОТАЦИЯ

Проведено исследование морфологических признаков в популяциях рододендрона золотистого из Западного и Восточного Саяна и Камчатки. В тех же выборках изучали изменчивость генетических ядерных микросателлитных маркеров ДНК (nSSRs). Всего учтено 15 абсолютных и относительных морфологических признаков побегов и листьев, а также 18 полиморфных микросателлитных маркеров в восьми естественных популяциях *R. aureum*. Показано, что наиболее изменчивы внутри популяций вида следующие параметры: размер растения, длина побега, длина облиственной части побега и число листьев относительно длины побега; более стабильными параметрами были относительные показатели формы листа. Установлено достоверное разделение популяций на три географические группы по всему набору морфологических признаков. Отобраны наиболее информативные морфологические признаки, достоверно разделяющие популяции из разных мест произрастания. Отмечен большой вклад в разделение географических групп популяций и отдельных популяций важного таксономического признака – продолжительности жизни листьев на побеге. Выявленная структура морфологической дифференциации популяций подтверждается результатами анализа генетической изменчивости тех же популяций рододендрона золотистого по ядерным микросателлитным маркерам. Наибольшие генетические дистанции от других популяций установлены для популяций Камчатки. Наблюдается тенденция к дифференциации групп популяций рододендрона золотистого внутри Алтае-Саянской горной страны. Результаты исследования хорошо согласуются со сведениями о географии, экологии и биологии вида. Исследование внутри- и межпопуляционной морфологической дифференциации популяций рододендрона золотистого в Сибири проведено впервые, в развитие недавно начатых нами исследований генетической изменчивости вида в Северной Евразии.

**Ключевые слова:** *Rhododendron aureum*, морфологическая изменчивость, ядерные микросателлитные маркеры, nSSRs, географические популяции.

### ВВЕДЕНИЕ

Как известно, рододендроны – это древний род, многие представители которого (в том числе и *Rhododendron aureum* Georgi.)

относятся к третичным реликтам и, по мнению некоторых исследователей, имеют голарктическое происхождение [Александрова, 1975]. В России произрастает 18 видов

рододендронов, в том числе 11 видов в Сибири и на Дальнем Востоке. Они нередко являются эдификаторами и субэдификаторами лесных фитоценозов и альпийской растительности. Рододендроны способны расти и развиваться на первичных продуктах разрушения горных пород, что повышает их значимость как почвоукрепляющих растений. Однако, несмотря на большую роль, которую рододендроны играют в фитоценозах горных стран, они до сих пор мало изучены.

Рододендрон золотистый (*Rhododendron aureum*) – один из ключевых компонентов растительного покрова в горах Сибири и на Дальнем Востоке. Его ареал протянулся от Алтая до Аляски. Вид включен в красные книги Кемеровской и Читинской областей, Забайкальского края, Агинского Бурятского АО. В горах Южной Сибири (Алтае-Саянская горная страна) вид довольно широко распространен в среднегорье и высокогорье, по Алтаю проходит его западная граница. Популяции *R. aureum* не редки на Дальнем Востоке – от южных границ России до Камчатки, Магаданской обл. и Чукотского АО (67–68° с. ш.), включая о. Сахалин и Курильские острова. Он также растет в Монголии, Корее, Китае и Японии. *R. aureum* обычен в лесах на каменистых россыпях, в кедрово-стланиковых зарослях, тундрах, часто является доминантом или содоминантом кустарникового яруса хвойных лесов. Рододендрон золотистый выполняет средообразующие функции в условиях сурового климата: поддерживает экологический баланс биогеоценоза, формирует специфический почвенный микробиом, предотвращает эрозию почвы [Wang et al., 2017].

Кроме того, растения рододендрона золотистого содержат ряд биохимических компонентов, обладающих лечебными свойствами

[Olennikov et al., 2010], что в сочетании с высокой декоративностью является причиной повышения антропогенной нагрузки на популяции, особенно произрастающие вблизи населенных пунктов. Сведения о меж- и внутривидовой изменчивости признаков рододендрона золотистого в литературе отсутствуют. Однако в связи с таким широким распространением вида, его приуроченностью к горным ландшафтам большой интерес представляет изучение как морфологической, так и генетической изменчивости популяций вида, особенно при сравнении географически удаленных популяций Южной Сибири на юго-западной границе ареала и на его северо-восточной границе на Камчатке. Поэтому целью нашего исследования было изучение внутривидовой и межвидовой изменчивости вегетативных органов (листьев и побегов) и генетических маркеров у *R. aureum*.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектами исследования послужили популяции рододендрона золотистого, произрастающего в Западном Саяне (хр. Кулумыс – Au 1, 4; хр. Ергаки – Au 2, 3; хр. Борус – Au 5), на Восточно-Тувинском нагорье (хр. Обручева – Au 6) и на п-ове Камчатка (влк. Авачинский – Au 7, г. Вачкажец – Au 8) (табл. 1).

В каждой из восьми популяций были отобраны по 30 генеративных особей для изучения морфологической изменчивости признаков *R. aureum* на расстоянии не ближе 10 м друг от друга. У каждого растения измерялись следующие параметры: число листьев на побеге, шт; длина листа, мм; ширина листа, мм; длина черешка, мм; относительная длина листа (отношение ширины к длине листа), относительная длина черешка (отношение длины

Т а б л и ц а 1  
Характеристика популяций *Rhododendron aureum*

Популяция	Координаты	Высота над уровнем моря, м
Западный Саян, г. Полка (Au 1)	52°51'/93°15'	1650
Западный Саян, г. им. В. Рогового (Au 2)	52°51'/93°16'	1500
Западный Саян, г. Тушканчик (Au 3)	52°47'/93°21'	1700
Западный Саян, Каменный городок (Au 4)	52°53'/92°54'	1400
Западный Саян, хр. Борус (Au 5)	52°47'/91°30'	1450
Восточный Саян, хр. Обручева (Au 6)	52°06'/95°58'	1530
Камчатка, влк. Авачинский (Au 7)	53°15'/158°43'	820
Камчатка, г. Вачкажец (Au 8)	53°04'/157°55'	690

черешка к длине листа), облиственность побега (отношение числа листьев к длине облиственной части побега), длина облиственной части побега, мм; продолжительность жизни листьев на побеге, лет; длина годичных побегов, мм; высота куста, см; ширина куста, см. Длину побегов измеряли в трехкратной, размеры листьев – в 15-кратной повторности.

Для статистической обработки данных рассчитывали минимальный и максимальный пределы варьирования признака ( $lim$ ), среднее арифметическое значение ( $X_{cp}$ ), ошибку среднего ( $m$ ), дисперсию выборки ( $\sigma$ ), коэффициент вариации ( $C_v$ ), показатели асимметрии и эксцесса ( $As$ ,  $Ex$ ), а также линейный коэффициент корреляции ( $R_x$ ) [Шмидт, 1984]. Уровень индивидуальной изменчивости признаков определяли по шкале С. А. Мамаева [1973].

Достоверность различий оценивали с помощью однофакторного дисперсионного анализа. С помощью корреляционного анализа предварительно изучали корреляционную структуру признаков [Ростова, 2008]. Для того чтобы установить сходство между популяциями по всему набору морфологических признаков, проводили кластерный анализ данных методом взвешенной парной группировки с арифметическим средним, мерой сходства послужили евклидово расстояние [Айвазян и др., 1974] и дискриминантный анализ. Статистическую обработку данных проводили с помощью программ Excel и Statistica [Боровиков, 2003].

Для анализа ДНК использовали высушенные в силикагеле листья. ДНК выделяли по стандартному протоколу для растительных тканей (СТАВ-метод) [Devey et al., 1996]. Были использованы 18 ядерных микросателлитных локусов, разработанных для *R. aureum* и *R. brachycarpum*: RA10, RA20, RA31, RA38, RA65, RA85, RA99, RA114, RA137, RA148, RD4, RD5, RD8, RDE11, RDE12, N8, N73, N91 [Li et al., 2011; Kwak et al., 2015]. Условия ПЦР описаны в [Li et al., 2011; Kwak et al., 2015]. Длину амплифицированных фрагментов определяли на капиллярном секвенаторе Genetic Analyzer 3130 (Applied Biosystems, США) в присутствии маркера молекулярной массы S-450. Электрофореграммы расшифровывали в программе GeneMapper v. 4.0. Для расчета параметров генетического разнообразия, индекса фиксации Райта, дифференциации популяций, анализа иерархической структуры из-



Рис. 1. *Rhododendron aureum*

менчивости (АМОВА), РСА-анализа матрицы генетических расстояний, сравнения генетических и географических расстояний с помощью теста Мантела использована программа GenAlEx 6.5 [Peakall, Smouse, 2006].

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Из определителей известно, что *R. aureum* является стелющимся вечнозеленым кустарником высотой 20–50 см (редко выше); листья зимующие, продолговато- или широкоэллиптические, обратнойцевидные, к основанию клиновидно суженные, с завернутым вниз краем, кожистые, сверху темно-зеленые, блестящие, снизу несколько бледнее. Длина листьев 1,5–8,0 см, ширина 0,8–2,5 см. Цветки собраны по 3–5 (8) в зонтиковидные соцветия, цветоножки рыжевато-пушистые (рис. 1). Венчик светло-желтый, ширококолокольчатый, доли чашечки едва заметные; коробочка ржаво-войлочная [Полярова, 1952; Александрова, 1975; Определитель..., 1979].

В результате проведенного исследования установлено, что большая часть вегетативных признаков в популяциях рододендрона золотистого варьирует на среднем и высоком уровнях изменчивости (табл. 2). Высокоизменчивы внутри популяций размеры растений (коэффициент индивидуальной изменчивости высоты и ширины куста составляет соответственно 20–46 и 28–59 %), а также длины облиственной части и степень облиственности побегов (коэффициент изменчивости варьируется внутри популяций соответственно в пределах 40–75 и 34–71 %). Изменчивость

Среднепопуляционные значения и индивидуальные пределы изменчивости некоторых морфологических признаков рододендрона золотистого

Популяция	Высота куста, см	Длина листа, мм	Число листьев на побеге, шт	Относительная длина черешка	Продолжительность жизни листьев, лет
Au 1	$35 \pm 2,42$ 15–59	$37,5 \pm 0,69$ 12–65	$8,6 \pm 0,27$ 1–15	$0,27 \pm 0,009$ 0,02–0,48	$2,17 \pm 0,06$ 2–3
Au 2	$16,8 \pm 1,18$ 12–32	$36 \pm 1,32$ 12–67	$9,2 \pm 0,48$ 4–18	$0,22 \pm 0,004$ 0,13–0,38	$2,3 \pm 0,08$ 1–3
Au 3	$27,1 \pm 1,45$ 17–48	$34,4 \pm 1,45$ 12–73	$12,3 \pm 0,75$ 5–27	$0,26 \pm 0,006$ 0,14–0,56	$2,76 \pm 0,061$ 2–3
Au 4	$35,7 \pm 1,56$ 19–53	$44,3 \pm 1,38$ 19–76	$9 \pm 0,7$ 4–18	$0,21 \pm 0,013$ 0,11–0,32	$2,62 \pm 0,194$ 1–4
Au 5	$37,5 \pm 1,32$ 24–68	$56,1 \pm 1,42$ 25–87	$13,8 \pm 0,52$ 7–31	$0,23 \pm 0,005$ 0,14–0,42	$2,68 \pm 0,083$ 1–4
Au 6	$29 \pm 1,08$ 20–59	$48,8 \pm 1,53$ 24–86	$12,2 \pm 0,53$ 5–21	$0,21 \pm 0,005$ 0,12–0,35	$3,34 \pm 0,11$ 2–5
Au 7	$30,1 \pm 2,51$ 15–62	$43,1 \pm 1,35$ 17–69	$9,4 \pm 0,61$ 3–18	$0,26 \pm 0,005$ 0,07–0,5	$2,53 \pm 0,093$ 1–4
Au 8	$33,8 \pm 2,44$ 15–76	$35,4 \pm 0,98$ 14–73	$7,2 \pm 0,34$ 3–20	$0,27 \pm 0,006$ 0,17–0,41	$2,11 \pm 0,065$ 1–3

П р и м е ч а н и е. В числителе  $X_{cp} \pm m$ , в знаменателе – индивидуальные пределы; обозначения популяций см. в табл. 1.

особей по длине побега внутри популяций варьируется от 27 до 67 %. Менее изменчивы параметры листа: коэффициент вариации длины и ширины листа, длина черешка колеблется в пределах 9–23 %. Следует отметить, что у рододендрона золотистого из относительных признаков листа наименее изменчив коэффициент его формы (7–14 %), в некоторых популяциях изменчивость относительной длины черешка сопоставима с изменчивостью абсолютных признаков листа (10–21 %). Таксономически и экологически важный для *Rhododendron dahuricum* L. и *Rhododendron ledebourii* Pojark. признак продолжительности листьев [Тихонова, 2019] у *R. aureum* варьировал в близких пределах (9–28 %).

Сравнение популяций по отдельным морфологическим признакам показало, что по высоте куста популяции с Камчатки ( $F = 2,82–7,05$ ;  $p = 0,004–0,00002$ ) и одна популяция с Западного Саяна (г. Полка) ( $F = 4,02–6,26$ ;  $p = 0,01–0,00007$ ) существенно отличались от остальных популяций. Признак продолжительности жизни листьев с высоким уровнем достоверности разделил все популяции рододендрона золотистого ( $F = 2,16–7,11$ ;  $p = 0,03–0,00001$ ).

Кроме того, две популяции – с Западного Саяна (г. Полка) и Камчатки (г. Вачка-

жец) – отличались ото всех других популяций ( $F = 2,11–4,16$ ;  $p = 0,05–0,0003$ ) большей относительной длиной черешка листа (см. табл. 2).

Кластерный анализ изменчивости вегетативных признаков рододендрона золотистого показал четкое разделение популяций на три кластера: первый и второй разделяются при евклидовом расстоянии 0,78 – в первый вошли четыре наиболее близко расположенные популяции с Западного Саяна (города Полка, Рогового, Тушканчик, Каменный городок), второй кластер образован двумя популяциями с Камчатки (рис. 2). В третий, наиболее удаленный кластер при евклидовом расстоянии 1,12 вошли популяции рододендрона золотистого с хребтов Обручева и Борус (в западной части Западного Саяна).

Для уточнения результатов кластерного анализа проведен дискриминантный анализ, который позволяет выявить несколько дискриминирующих (разделяющих) функций в изменчивости множества признаков. Он довольно успешно используется ботаниками в таксономии [Гашева, 2006].

Как видно из табл. 3, все 12 морфологических признаков растений *R. aureum* достоверно значимо участвуют в разделении популяций ( $F = 2,34–14,14$ ;  $p < 0,02–0,00000$ ). Общй

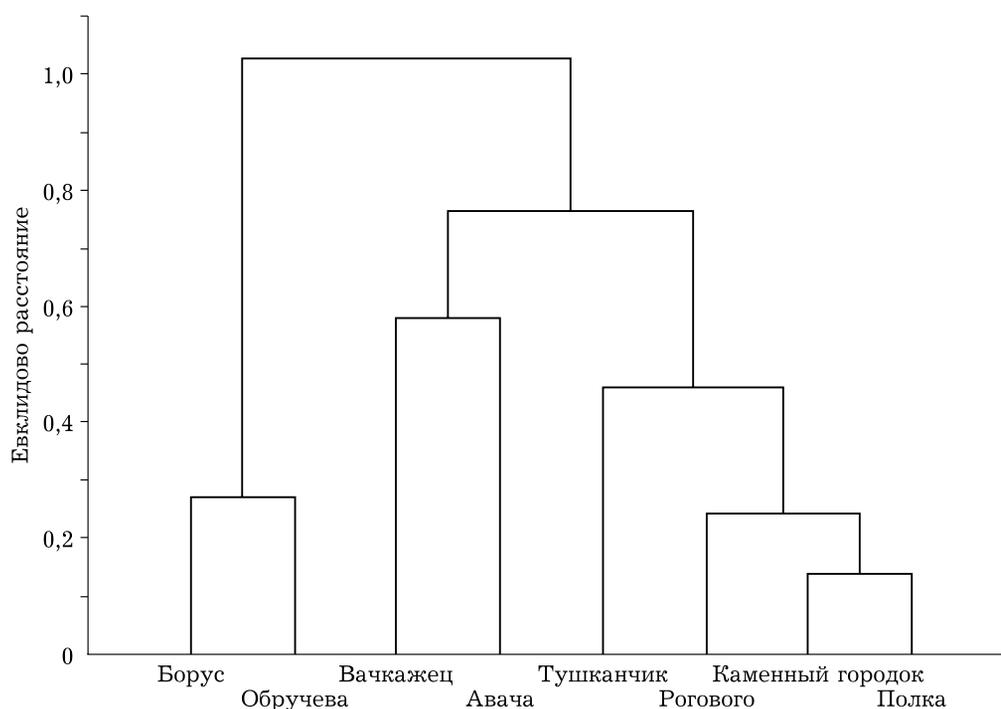


Рис. 2. Дендрограмма сходства популяций рододендрона золотистого

Т а б л и ц а 3

**Коэффициенты для признаков при канонических переменных и для популяций – при канонических корнях**

Признак	Канонический корень						F	p
	1	2	3	4	5	6		
Число листьев	-0,32	0,27	-0,21	0,55	0,06	-0,41	14,14	0
Длина листа	-0,13	0,78	-0,14	0,16	0,07	-0,15	9,45	0
Ширина листа	0,27	0,66	0,05	0,24	0,12	-0,15	8,86	0
Длина черешка	0,17	0,55	-0,38	0,18	0,02	-0,50	4,52	0,0001
Относительная ширина листа	0,60	-0,29	0,23	0,16	0,06	-0,25	8,16	0
Относительная длина черешка	0,37	-0,27	-0,34	0,07	-0,18	-0,35	3,37	0,002
Облиственность	0,03	-0,27	-0,10	0,02	0,10	0,05	3,39	0,002
Длина облиственной части	-0,13	0,42	0,10	0,31	-0,13	-0,29	2,34	0,02
Продолжительность жизни листьев	-0,27	0,27	0,27	0,56	-0,38	-0,27	8,07	0
Длина годичного побега	-0,007	0,38	0,06	0,10	0,08	-0,21	2,60	0,01
Высота куста	0,10	0,10	-0,27	0,12	-0,48	-0,08	6,73	0
Ширина куста	0,09	-0,31	-0,15	0,58	-0,07	0,15	9,85	0
Chi-квадрат	90,30	63,60	40,00	24,30	13,50	62,60	–	–
p	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	–	–
<b>Популяция</b>	<b>Коэффициенты при канонических корнях</b>							
Полка	0,39	-0,70	-1,16	-1,23	-0,91	-0,38		
Рогового	-1,78	-1,10	0,65	-1,01	0,85	0,15		
Тушканчик	-1,12	-2,18	-0,43	1,34	-0,02	-0,23		
Каменный городок	-0,14	0,67	1,40	-0,54	0,03	0,41		
Обручева	-1,42	1,44	1,17	0,44	-0,94	0,10		
Борус	-0,71	2,28	-1,69	0,26	0,56	0,08		
Авачинский	2,25	0,59	0,94	0,18	0,47	-0,76		
Вачкажец	2,47	-0,70	-0,18	0,23	-0,07	0,85		

Примечание. F – критерий Фишера; p – достоверность.

объем анализируемой выборки составил 223 растения. Большое число (6) значимых канонических корней, вместе объясняющих 89 % изменчивости, свидетельствует о влиянии множества факторов на морфологические характеристики сравниваемых популяций вида. Согласно коэффициентам при канонических корнях (функциях), наибольшее значение в разделении популяций имеют: корень 1 – относительные коэффициенты формы листа, число листьев на побеге и продолжительность их жизни; корень 2 – абсолютные размеры листа, длина побега, длина облиственной части побега и другие признаки, за исключением размеров куста; корень 3 – абсолютная и относительная длина черешка, продолжительность жизни листьев; корень 4 – число листьев на побеге, ширина куста и продолжительность жизни листьев; корень 5 – высота куста и продолжительность жизни листьев; корень 6 – число листьев на побеге, абсолютная и относительная длина черешка, длина облиственной части побега, продолжительность жизни листьев. Можно заметить, что некоторые признаки вовлекаются в несколько канонических корней и наиболее коррелированы с другими: это продолжительность жизни листьев (6 корней), число листьев (4 корня),

абсолютная и относительная длина черешка (3–4 корня), длина облиственной части побега (3 корня), размеры куста (2 корня).

Вторая часть табл. 3 показывает, какие канонические функции наиболее значимы в разделении определенных популяций. Для визуализации распределения популяционных выборок построена диаграмма рассеяния особей на плоскости первых двух канонических корней, вместе объясняющих 64,7 % дисперсии признаков (рис. 3). При этом при включении в анализ всех признаков мы получили более четкое разделение популяций, чем по нескольким наиболее важным, с нашей точки зрения, диагностическим признакам. Облака точек четко разделились на три географические определенные группы популяций. Выборки с Камчатки отделяются первым каноническим корнем. Две другие группы разделяются вторым каноническим корнем: хребты Ергаки и Кулумыс, хребты Борус и Обручева.

В табл. 4 приведены основные показатели генетической изменчивости популяций. В исследованных популяциях *R. aureum* отмечены довольно высокие значения наблюдаемой ( $H_o$ ) и ожидаемой ( $H_e$ ) гетерозиготности. Индекс фиксации Райта ( $F$ ) показывает отсутствие значимого влияния инбридинга в процессах

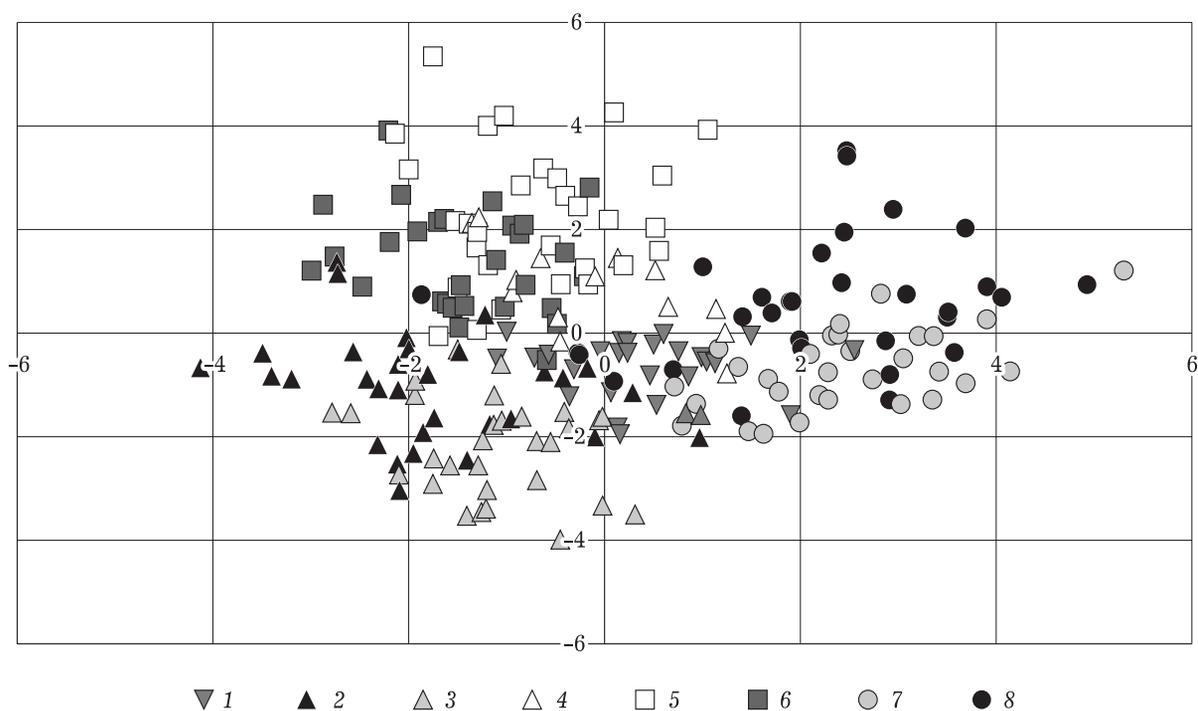


Рис. 3. Диаграмма рассеяния. 1 – г. Полка; 2 – г. Рогового; 3 – г. Тушканчик; 4 – Каменный городок; 5 – хр. Борус; 6 – хр. Обручева; 7 – г. Вачкажец; 8 – влк. Авачинский

Характеристики генетического разнообразия микросателлитных локусов в выборках *R. aureum*

Популяция	$N$	$N_g$	$N_a$	$N_{r(10)}$	$N_p$	$N_e$	$P_t$	$H_o$	$H_e$	$F$
Полка	10	10	3,22	2,79	1	2,23	88,9	0,45	0,46	0,003
Тушканчик	12	12	3,56	2,86	0	2,35	88,9	0,45	0,48	0,07
Каменный городок	10	10	3,17	2,8	0	2,27	94,4	0,49	0,51	0,014
Обручева	14	11	3,61	2,79	1	2,08	94,4	0,45	0,43	-0,03
Авачинский	10	10	4,89	3,99	1	3,49	100	0,71	0,67	-0,06
Вачкажец	7	6	4,44	4,16	2	3,33	100	0,69	0,67	-0,05
В среднем	10,5± 0,18	9,83± 0,231	3,81± 0,140	3,23± 0,165	0,83± 0,041	2,63± 0,102	94,4± 1,71	0,54± 0,024	0,54± 0,021	0,009± 0,025

Примечание.  $N$  – размер выборки;  $N_g$  – число индивидуумов с разными генотипами;  $N_a$  – среднее число аллелей на локус;  $N_{r(10)}$  – среднее число аллелей, усредненное на выборку 10 индивидуумов;  $N_p$  – число уникальных аллелей;  $N_e$  – эффективное число аллелей на локус;  $P_t$  – процент полиморфных локусов;  $H_o$  – наблюдаемая гетерозиготность;  $H_e$  – ожидаемая гетерозиготность;  $F$  – индекс фиксации Райта.

репродукции популяций. В связи с тем что рододендрон золотистый хорошо вегетативно размножается и распространяется, в таблице приводится показатель числа разных многолокусных генотипов в каждой выборке ( $N_g$ ). Во всех популяциях исследованные локусы проявили себя как высокополиморфные – доля неповторяющихся генотипов составляет 80–100 %. Средние значения основных показателей для всех популяций составляют: среднее число аллелей на локус  $N_a = 3,81$ , эффективное число аллелей на локус  $N_e = 2,63$ , наблюдаемая  $H_o$  и ожидаемая  $N_e$  гетерозиготность равны 0,54. Близкий уровень гетерозиготности наблюдается также у ряда других видов рододендронов [Tan et al., 2009; Wang et al., 2013], а также в эндемичных популяциях *R. aureum* в Китае, Японии и на о. Сахалин [Li et al., 2011; Liu et al., 2012].

По результатам иерархического анализа AMOVA, большая часть генетической изменчивости (62 %) ядерных микросателлитных локусов сосредоточена внутри популяций, на различия между тремя географическими группами популяций (Западный Саян, Восточный Саян, Камчатка) приходится 34 % от выявленной изменчивости. Согласно тесту Мантелла [Mantel, 1976], генетическое расстояние между популяциями статистически значимо связано с географическим расстоянием между ними:  $r = 0,959$ ;  $p = 0,013$  ( $r = 0,684$ ,  $p = 0,045$  – при исключении камчатских популяций).

Генетические дистанции между популяциями с Камчатки и остальными варьируются в пределах  $F_{ST} = 0,181–0,223$  ( $D_{Nei}$  варьируется от 1,246 до 2,349); между популяциями За-

падного и Восточного Саяна  $F_{ST} = 0,077–0,104$  ( $D_{Nei}$  варьируется от 0,201 до 0,534). Между популяциями внутри регионов дистанции  $F_{ST}$  составили 0,025–0,050 ( $D_{Nei}$  варьируется от 0,054 до 0,269). На основании генетических расстояний  $H_e$  и ( $D_{Nei}$ ) проведен анализ популяционной структуры вида в исследуемой части ареала методом главных координат. Как видно из рис. 4, на плоскости первых двух главных координат выборки с Камчатки значительно удалены от остальных популяции рододендрона золотистого, а популяции с Западного Саяна (к сожалению, выборка с хр. Борус не была включена в генетический анализ) имеют низкий уровень различий, наблюдается тенденция к отделению выборок с Восточного Саяна и хр. Обручева (Тува). Вес первой координаты составляет 37 % изменчивости, второй – 18 %.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Как видно из приведенных выше данных, наиболее значимыми из морфологических признаков в разделении географически удаленных популяций *R. aureum* являются высота куста и продолжительность жизни листьев. По высоте куста популяции с Камчатки и одна популяция с Западного Саяна (г. Полка) существенно отличались от остальных популяций. Причем данная популяция по сравнению с другими популяциями Западного Саяна произрастает в наиболее суровых условиях горной тундры на плоскогорье хр. Кулумыс, где дуют сильные ветры и зимой образуется невысокий снежный покров. Признак продолжительности жизни листьев с высоким

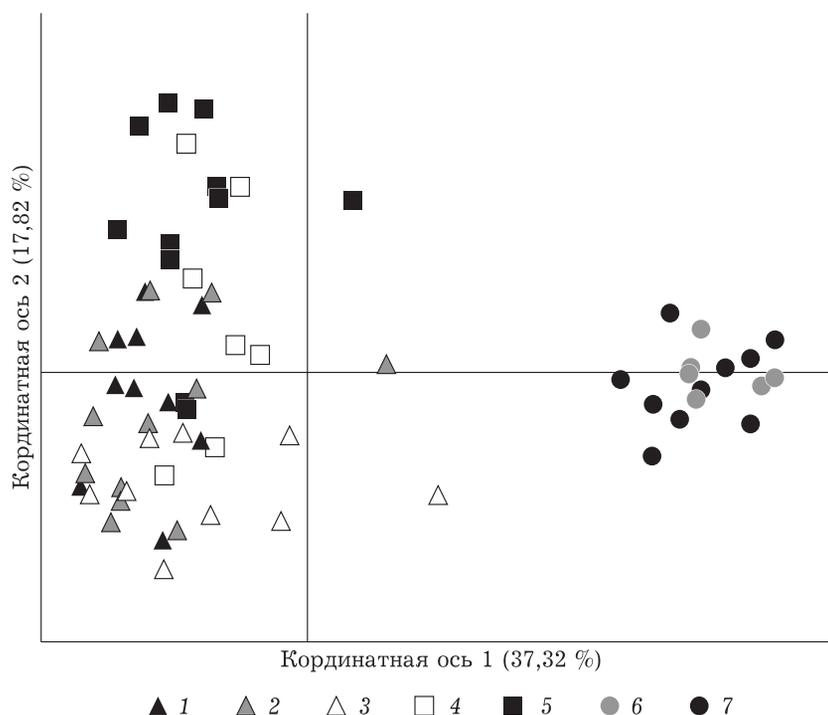


Рис. 4. Ординация популяций рододендрона золотистого на основании генетических дистанций. 1 – г. Полка; 2 – г. Тушканчик; 3 – Каменный городок; 4 – Восточный Саян; 5 – хр. Обручева; 6 – г. Вачкажец; 7 – влк. Авачинский

уровнем достоверности разделил все популяции рододендрона золотистого. Таким образом, данное исследование подтверждает важность этого признака в разделении популяций и, соответственно, условий их произрастания не только для *R. ledebourii* [Тихонова, 2019], но и *R. aureum*, хотя последний полностью зимует под снегом и является нанофанерофитом, что непосредственно влияет на степень листопадности (вечнозелености) растений. Исходя из внешнего облика *R. aureum*, особенностей строения листа, характеристик местобитаний, это более тепло- и влаголюбивый вид по сравнению с *R. ledebourii*.

Из результатов дискриминантного анализа всех морфологических признаков видно, что удаленные друг от друга популяции с хребтов Борус (Западный Саян) и Обручева (Восточный Саян) ближе друг к другу, чем к другим популяциям Западного Саяна, возможно, из-за близости к основной водной артерии (р. Бий-Хем – Енисей). В целом, результаты дискриминантного анализа дополняют и уточняют характеристику дифференциации популяций, полученную с использовани-

ем кластерного анализа, увеличивая значения дистанций (Махаланобиса) для популяций с Камчатки и подтверждая выделение двух групп популяций в горах Южной Сибири.

Таким образом, популяции с Камчатки хорошо отделяются от популяций гор Южной Сибири по морфологическим признакам, однако между популяциями Западного и Восточного Саян разделение не такое четкое. Генетический анализ выявил более четкое разделение даже внутри менее дифференцированной Алтае-Саянской части ареала вида, показав статистически достоверную генетическую пространственную структуру. Следовательно, описанная выше популяционная структура *R. aureum* подтверждается с помощью разных методов исследования.

Кроме того, в представленных выше результатах генетического анализа необходимо обратить внимание на критически низкие значения показателя числа мигрантов на поколение в популяциях ( $N_m$ ): по всем локусам оно составляет 1,01, в разных локусах изменяется от 0,33 до 2,64. Как известно, значения  $N_m \leq 1$  указывают на отсутствие обмена гена-

ми между популяциями [Хедрик, 2003]. Это также подтверждают довольно высокие коэффициенты инбридинга относительно вида ( $F_{IT}$ ), равные в среднем 0,238 (0,03–0,40). Низкие значения  $F_{IS}$  (0,004) при этом свидетельствуют о достаточно интенсивном обмене генами внутри популяций и относительной устойчивости генетической организации вида к существованию в условиях длительной изоляции популяций, разделенных естественными барьерами, а также ограниченными возможностями перелета насекомых-опылителей. Очевидно, что пороговые значения показателя  $N_m$  должны быть видоспецифичными и, вероятно, более низкими для некоторых видов растений. На наш взгляд, данный показатель для видов, аналогичных *R. aureum* по их биоэкологическим особенностям и биогеографии, можно использовать только вместе с другими – индексом фиксации Райта  $F$ ,  $H_o$ ,  $N_a$ ,  $N_e$ , оценками отклонений от равновесия Харди – Вайнберга.

## ВЫВОДЫ

1. Для *R. aureum* получены высокие уровни морфологической и генетической изменчивости особей внутри популяций, что согласуется с показателями морфологической и генетической изменчивости других видов рододендронов.

2. Результаты исследования изменчивости морфологических признаков *R. aureum* в целом совпадают с результатами анализа генетической дифференциации тех же популяций рододендрона золотистого по 18 ядерным микросателлитным (nSSR) маркерам. Следовательно, не только генетические маркеры, но и некоторые морфологические признаки являются перспективными для широкомасштабных биогеографических исследований данного вида, такие как высота растений и продолжительность жизни листьев. Более информативным для этой цели является дискриминантный анализ набора признаков. При этом большое число значимых канонических корней, полученных в результате многомерного дискриминантного анализа, вместе объясняющих 89 % изменчивости признаков, подтверждает влияние множества факторов на морфологические особенности популяций вида. Мы использовали для сравнения только ве-

гетативные органы растений, однако можно предположить, что по генеративным признакам можно получить еще более выраженную пространственную структуру популяций вида.

3. По результатам морфологического и генетического анализа популяции рододендрона золотистого разделяются на три географически определенные группы: популяции Камчатки (1), популяции Западного Саяна (2), популяции Восточного (хр. Обручева) и Западного (хр. Борус) Саяна (3). Значительные генетические дистанции между географически удаленными группами популяций подтверждаются, согласно тесту Мантела, достоверной связью с географическим расстоянием между ними. Анализ обобщенных генетических показателей позволяет сделать вывод об интенсивном обмене генами внутри популяций, но о слабом обмене генами между большей частью популяций, что объясняется их изоляцией горными хребтами и опылением с помощью насекомых.

Авторы выражают благодарность канд. биол. наук Ветровой Валентине Петровне за помощь в сборе материала.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института леса СО РАН № 122022600013-5.

## ЛИТЕРАТУРА

- Айвазян С. А., Бежаева З. И., Староверов О. В. Классификация многомерных наблюдений. М.: Статистика, 1974. 240 с.
- Александрова М. С. Рододендроны природной флоры СССР. М.: Наука, 1975. 112 с.
- Боровиков В. STATISTICA. Искусство анализа данных на компьютере. СПб.: Питер, 2003. 688 с.
- Гашева Н. А. Опыт применения дискриминантного анализа для различия фенотипически сходных видов ив // Вестн. экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2006. № 6. С. 123–130.
- Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере сем. Pinaceae на Урале). М.: Наука, 1973. 282 с.
- Определитель растений юга Красноярского края / отв. ред. И. М. Красноборов, Л. И. Кашина. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1979. 669 с.
- Полякова А. И. Род Рододендрон // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. С. 31–60.
- Ростова Н. С. Корреляционный и многомерный анализ: применение в популяционных исследованиях // Современное состояние и пути развития популяционной биологии: материалы X Всерос. популяц. семинара. Ижевск, 2008. С. 51–56.
- Тихонова Н. А. Внутри- и межпопуляционная изменчивость продолжительности жизни листьев у *Rhododendron ledebourii* Pojark. и *Rh. dauricum* L. (Ericaceae)

- Juss.) и ее экологическая обусловленность // Экология. 2019. № 4. С. 1–8 [Tikhonova N. A. Intra- and interpopulation variation of leaf life span in *Rhododendron ledebourii* Pojark. and *Rh. dauricum* L. (Ericaceae Juss.) and its environmental determination // Rus. J. Ecol. 2019. Vol. 50, N 4. P. 323–330].
- Хедрик Ф. Генетика популяций. М.: Техносфера, 2003. 592 с.
- Шмидт В. М. Математические методы в биологии. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1984. 288 с.
- Devey M. E., Bell J. C., Smith D. N. et al. A genetic linkage map for *Pinus radiata* based on RFLP, RAPD and microsatellite markers // Theor. Appl. Genet. 1996. Vol. 92. P. 673–679.
- Kwak M., Won H., Hong J., Lee B. Y. Isolation and characterization of 19 novel microsatellite loci in *Rhododendron aureum* and *Rhododendron brachycarpum* (Ericaceae) // Biochem. Syst. and Ecol. 2015. Vol. 61. P. 520–523.
- Li L.-F., Song N., Tang E. H., Xiao H. X. Genomic and EST microsatellites for *Rhododendron aureum* (Ericaceae) and cross-amplification in other congeneric species // Amer. J. Bot. 2011. Vol. 98. P. 250–252.
- Liu Y.-F., Xing M., Zhao W. et al. Genetic diversity analysis of *Rhododendron aureum* Georgi (Ericaceae) located on Changbai Mountain using ISSR and RAPD markers // Plant. Syst. Evol. 2012. Vol. 298. P. 921–930.
- Mantel N. The detection of disease clustering and a generalized regression approach // Cancer Res. 1976. Vol. 27. P. 209–220.
- Olennikov D. N., Dudareva L. V., Osipenko S. V., Penzina T. A. Chemical composition of *Rhododendron aureum* (gold rosebay) essential oil from Pribaikal'e (Russian Federation) // J. Serb. Chem. Soc. 2010. Vol. 75. P. 209–215.
- Peakall R., Smouse P. E. GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research // Mol. Ecol. Notes. 2006. Vol. 6. P. 288–295.
- Tan X. X., Li Y., Ge X. J. Development and characterization of eight polymorphic microsatellites for *Rhododendron simsii* Planch (Ericaceae) // Conserv. Genet. 2009. Vol. 10. P. 1553–1555.
- Wang X., Lin L., Zhao W. et al. *Rhododendron aureum* Georgi formed a special soil microbial community and competed with above-ground plants on the tundra of the Changbai Mountain, China // Ecol. Evol. 2017. Vol. 7. P. 7503–7514.
- Wang X. Q., Huang Y., Long C. L. Assessing the genetic consequences of flower-harvesting in *Rhododendron decorum* Franchet (Ericaceae) using microsatellite markers // Biochem. Syst. Ecol. 2013. Vol. 50. P. 296–303.

## Morphological and genetic differentiation of populations of *Rhododendron aureum* Georgi. (Ericaceae) in the mountains of Southern Siberia and on the Kamchatka Peninsula

N. A. TIKHONOVA<sup>1</sup>, M. A. POLEZHAEVA<sup>2</sup>

<sup>1</sup>*V. N. Sukachev Institute of Forest SB RAS  
660036, Krasnoyarsk, Akademgorodok, 50/28  
E-mail: fenix-sun@yandex.ru*

<sup>2</sup>*Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS  
620144, Ekaterinburg, 8 Marta str., 202*

A study of morphological traits in populations of *R. aureum* from the Western and Eastern Sayan and Kamchatka was carried out. The variability of genetic nuclear DNA microsatellite markers (nSSRs) was studied in the same samples. A total of 15 absolute and relative morphological traits of shoots and leaves, as well as 18 polymorphic microsatellite markers in 8 natural populations of *R. aureum* were observed. It was found that the following parameters were the most variable within species populations: plant size, shoot length, length of the foliated part of shoots and number of leaves relative to shoot length; more stable parameters were relative leaf shape parameters. Reliable division of populations into 3 geographical groups on all set of morphological characters is established. A great contribution to the division of geographical groups of populations and individual populations of an important taxonomic character – the duration of leaf life on the shoot was noted. The revealed structure of morphological differentiation of populations is confirmed by the results of the analysis of genetic variability of the same populations of *R. aureum* by nuclear microsatellite markers. The greatest genetic distances from other populations are established for Kamchatka populations. There is a tendency to differentiation of populations within the Altai-Sayan mountain country. The results of the study agree well with the information on geography, ecology and biology of the species. The study of intra- and interpopulation morphological differentiation of *R. aureum* populations in Siberia was conducted for the first time, following the recently initiated studies on genetic variability of the species in Northern Eurasia.

**Key words:** *Rhododendron aureum*, morphological variability, nuclear microsatellite markers, nSSRs, geographic populations.