

УДК 582.477.6: 581.4

ВНУТРИВИДОВАЯ ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОЖЖЕВЕЛЬНИКА ОБЫКНОВЕННОГО В ПРЕДУРАЛЬЕ И НА ЮЖНОМ УРАЛЕ

Г. Г. Фарукшина, В. П. Путенихин

Ботанический сад-институт Уфимского научного центра РАН
450080, Уфа, ул. Менделеева, 195, корп. 3

E-mail: gfbelal@mail.ru, vpp99@mail.ru

Поступила в редакцию 17.09.2015 г.

Изучена эндогенная, индивидуальная и эколого-географическая изменчивость можжевельника обыкновенного *Juniperus communis* L. в 10 ценопопуляциях в Предуралье и на Южном Урале по 17 количественным морфологическим признакам генеративных и вегетативных органов. Эндогенная изменчивость большинства признаков генеративных органов характеризуется низким и очень низким уровнем, индивидуальная изменчивость близка к эндогенной или несколько превосходит ее. Параметры вегетативных органов более вариабельны как на эндогенном, так и на индивидуальном уровне выборки. Эколого-географическая вариабельность многих признаков несколько уступает либо соответствует уровню эндогенной и индивидуальной изменчивости, однако отдельные признаки (масса 1000 шишкочкогод, число семян в шишкочкогод, длина годичного прироста побегов III порядка, длина и ширина хвои) при сравнении ценопопуляций варьируют сильнее, чем в пределах ценопопуляций. Некоторые признаки связаны корреляционными зависимостями с природно-климатическими факторами местообитаний – географической широтой местности, в меньшей степени с высотой и высотой местности над уровнем моря, среднесезонными показателями суммы активных температур и суммы осадков. Полученные данные указывают на значительное морфологическое разнообразие особей в ценопопуляциях, а также на фенотипическую специфику самих ценопопуляций и двух основных районов обитания – Предуралья и Южного Урала. Представленный материал является основой для дальнейшего анализа популяционной структуры можжевельника обыкновенного в регионе, разработки мероприятий по сохранению генофонда вида, проведения селекционного отбора особей и ценопопуляций по тем или иным хозяйственно ценным признакам (крупношишечных, с наибольшей долей мякоти в шишкочкогодах, длиннохвойных и т. п.).

Ключевые слова: можжевельник обыкновенный, генеративные и вегетативные органы, фенотипическая изменчивость, Предуралье, Южный Урал.

DOI: 10.15372/SJFS20160513

ВВЕДЕНИЕ

Внутривидовая изменчивость характеризует разнообразие особей, составляющих биологический вид, и проявляется в различных формах – эндогенной, индивидуальной и эколого-географической (Мамаев, 1973). В нашей стране подробно изучена внутривидовая фенотипическая изменчивость многих лесообразующих пород, в первую очередь представителей семейства Pinaceae. При этом в качестве фенотипических маркеров внутривидового разнообразия эффективно используются морфологические призна-

ки генеративных, реже – вегетативных органов. Анализ фенотипической изменчивости позволяет охарактеризовать генофонд вида, определить пути его сохранения и селекционного использования. Более того, исследование различных форм внутривидовой изменчивости является первым и необходимым этапом при определении популяционной структуры вида (Правдин, 1964; Мамаев, 1973; Круклис, Милютин, 1977; Семериков, 1986; Путенихин и др., 2004, 2005).

Можжевельник обыкновенный *Juniperus communis* L. является важным компонентом подлеска хвойных и производных лиственных ле-

сов Северной Евразии (Ареалы..., 1977). Фенотипическая изменчивость вида характеризуется в целом ряде работ. В подзонах средней и северной тайги Европейского Севера (Архангельская обл.) вид изучен на основе комплексной оценки изменчивости генеративных и вегетативных органов, показано, что морфометрические параметры характеризуются низким и средним уровнем изменчивости, масса семян – средним и повышенным (Барзут, 2007). Отдельные аспекты фенотипической изменчивости по массе и выходу семян рассматривались в Карелии и на Кольском полуострове (Козубов, Евдокимов, 1965). По данным В. Н. Косицына (1999, 2000), в ценопопуляциях можжевельника обыкновенного в Тверской области некоторые признаки генеративных органов весьма значительно изменяются в зависимости от экологических условий. В Республике Марий Эл и Чувашии в пределах вида выявлены различия индивидуального и экологического плана по морфологическим признакам генеративных и вегетативных органов (Харламова, 1998а, б; Лескова и др., 2006).

С. Г. Князева (2000, 2007а, б, 2010) дала оценку эндогенной, индивидуальной и эколого-географической изменчивости популяций *J. communis* и *J. sibirica*, произрастающих в различных природно-климатических районах Сибири и Дальнего Востока. В Западной Сибири (Томская обл.) охарактеризованы различные формы изменчивости вида в условиях суходола и заболачивания (Михеева, 2003, 2005). Особенности варьирования признаков вегетативных органов можжевельников сибирского и обыкновенного (в частности, длины годичных побегов и хвои) изучены в предгорной и горной части Северного Урала (Герлинг, 2007, 2009; Герлинг, Загирова, 2009). В последние годы фенотипическая изменчивость можжевельника обыкновенного по некоторым признакам рассматривалась в районах Северного и Среднего Урала, а также в нескольких участках на Южном Урале (Кожеников, Тишкина, 2007; Тишкина, 2009).

В перечисленных работах охарактеризована изменчивость параметров шишкоягод, семян, побегов и хвои, показано, что некоторые признаки изменяются на протяжении ареала и в зависимости от высоты над уровнем моря, обнаруживают вариабельность в различных природных зонах, отдельных экологически и географически различающихся районах, типах леса, а также на уровне особей. В целом обзор литературы свидетельствует о том, что фенотипическая изменчивость можжевельника обыкновенного бо-

лее или менее подробно изучена в Сибири, на Среднем и Северном Урале. На Южном Урале и в прилегающей области вид в этом отношении исследован неполно.

Цель данной работы – характеристика вариабельности морфометрических параметров генеративных и вегетативных органов можжевельника обыкновенного на различных иерархических уровнях выборки (эндогенном, индивидуальном и эколого-географическом) на территории Предуралья и Южного Урала. Исследование направлено на получение новых данных по фенотипическому разнообразию вида для сохранения его генофонда и использования в селекционном процессе.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследовали ценопопуляции можжевельника обыкновенного в двух основных районах обитания – в равнинно-холмистом Предуралье (Республика Башкортостан и Удмуртская Республика) и в горной части Южного Урала (Республика Башкортостан и Челябинская обл.). В каждом из этих районов выделено по 5 ценопопуляций, подробное описание которых дано ранее (Фарушкина, Путенихин, 2012; Путенихин, Фарушкина, 2013). Вид в регионе приурочен преимущественно к различным типам сосновых, реже – темнохвойных лесов, а также их опушкам. Сбор образцов генеративных и вегетативных органов в ценопопуляциях проводили в 2009 г. При изучении фенотипической изменчивости реализована трехуровневая иерархическая система выборок (Путенихин, 2000): 1) пробные площади в ценопопуляциях (по одной на ценопопуляцию); 2) случайно взятые отдельные особи на пробных площадях (30 особей); 3) образцы генеративных органов с 15 особей и вегетативных органов с 30 особей. Из каждого индивидуального образца брали по 10–20 шишкоягод, семян и побегов методом случайной выборки; массу 1000 шишкоягод и 1000 семян определяли без учета эндогенной изменчивости в выборке из 10 особей в каждой ценопопуляции (первый признак – в двух повторностях по 100 шишек, второй – в четырех повторностях по 100 семян с последующим пересчетом на 1000 шт.) (ГОСТ, 1977; Зорина, Кабанов, 1987).

Изучено 10 количественных морфологических признаков генеративных органов и 7 признаков вегетативных органов. Среди признаков генеративных органов три представляют собой относительные показатели: относительная ши-

рина, или отношение ширины к длине шишкоягоды, относительная ширина семени и доля массы семян относительно массы шишкоягод. Последний признак, демонстрирующий весовое соотношение семян и мякоти в шишкоягодах, рассчитывали следующим образом: массу 1000 семян умножали на среднее число семян в шишкоягоде и полученное произведение относили к массе 1000 шишкоягод. Следует отметить, что использованные морфологические признаки, в том числе доля мякоти в шишкоягодах, характеризуют полезные качества можжевельника обыкновенного как декоративного, лекарственного и плодового растения (Мухамедшин, Сартбаев, 1981).

В процессе статистической обработки (Зайцев, 1984) вычисляли стандартные характеристики признаков для всех форм внутривидовой изменчивости (эндогенной, индивидуальной, эколого-географической): средние арифметические (\bar{x}) и их ошибки, коэффициенты вариации (CV , %). Степень изменчивости по коэффициентам вариации (CV , %) характеризовали с использованием шкалы, разработанной применительно к древесным растениям (Мамаев, 1973): очень низкая – < 7 , низкая – $8-12$, средняя – $13-20$, повышенная – $21-30$, высокая – $31-40$, очень высокая – более 40 . Для оценки роли ценопопуляций и районов обитания в эколого-географической изменчивости выполняли однофакторный дисперсионный анализ каждого рассматриваемого признака с определением критерия Фишера (F); сравнение средних значений признаков в двух районах обитания проводили по критерию Стьюдента (t) (Зайцев, 1984). Анализировали корреляционные связи (по коэффициенту корреляции (r) и корреляционные отношения (η) каждого из 17 количественных признаков генеративных и вегетативных органов с набором географических и климатических факторов (Зайцев, 1984) – широтой и долготой местности, высотой над уровнем моря, среднемноголетней суммой годовых осадков, среднемноголетней суммой активных температур (выше $+10^\circ\text{C}$).

Биометрическую обработку материала выполняли с использованием статистической программы Statistica 6.0 (Халафян, 2008). Статистическая достоверность различий по t и F критериям, а также достоверность коэффициентов корреляции и корреляционных отношений в тексте и таблицах обозначены следующим образом: * – различия достоверны на 5%-м уровне значимости; ** – на 1%-м уровне значимости; *** – на 0.1%-м уровне значимости.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Рассмотрим особенности эндогенной и индивидуальной изменчивости генеративных и вегетативных органов можжевельника обыкновенного. Эндогенная изменчивость большинства признаков, определяющих размеры шишкоягод и семян (включая относительные признаки), характеризуется очень низким и низким уровнем ($CV = 7.0-12.1\%$) (табл. 1).

Лишь число семян в шишкоягоде выделяется повышенной вариабельностью (26.1%). Параметры хвои и побегов более изменчивы. Длина и ширина хвои имеют низкий и средний уровень изменчивости (9.4 и 12.6% соответственно). Особенно вариабельны в пределах особи длина годовичного прироста побегов III порядка (36.1%) и длина острия хвои (50.6%).

Индивидуальная изменчивость большинства признаков генеративных органов низкая: $CV = 7.9-11.5\%$ (табл. 2).

Исключение составляют показатели массы шишкоягод и семян, выделяющиеся повышенной изменчивостью ($22.2-23.3\%$). Число семян в шишкоягоде, а также доля массы семян варьируют на среднем уровне ($16.4-16.6\%$). Параметры вегетативных органов, как и в случае с эндогенной изменчивостью, более вариабельны. Ранее было показано, что в Архангельской области низкой и средней степенью изменчивости, как и в нашем случае, отличаются длина и ширина семени, отношение длины семени к его ширине; в пределах среднего и повышенного уровня варьирует масса 1000 семян (Барзут, 2007). Для

Таблица 1. Эндогенная фенотипическая изменчивость можжевельника обыкновенного (CV , %)

Признак	CV_{cp}	$CV_{\text{мин}}$	$CV_{\text{макс}}$
<i>Генеративные органы</i>			
Длина шишкоягоды	7.09	1.17	13.5
Ширина »	7.31	1.63	15.62
Длина семени	6.98	1.14	11.73
Ширина »	10.77	2.41	17.58
Число семян в шишкоягоде	26.13	10.19	57.39
Относительная ширина шишкоягоды	7.58	2.34	18.26
То же семени	12.05	2.06	20.55
<i>Вегетативные органы</i>			
Длина годовичного прироста побегов III порядка	36.13	2.44	99.18
Длина хвои	9.41	2.34	22.79
Ширина »	12.63	2.56	25.0
Длина острия хвои	50.60	18.18	94.12

Таблица 2. Индивидуальная фенотипическая изменчивость можжевельника обыкновенного (CV , %)

Признак	$CV_{\text{ср}}$	$CV_{\text{мин}}$	$CV_{\text{макс}}$
<i>Генеративные органы</i>			
Длина шишкоягоды	8.87	6.56	11.75
Ширина »	9.64	6.55	15.43
Масса 1000 шишкоягод	23.33	16.34	37.88
Длина семени	7.93	5.96	9.58
Ширина »	9.21	5.65	12.96
Число семян в шишкоягоде	16.44	5.10	25.81
Масса 1000 семян	22.24	16.95	30.17
Относительная ширина шишкоягоды	8.31	5.63	13.04
То же семени	11.47	7.69	24.19
Доля массы семян относительно массы шишкоягод	16.61	9.57	36.0
<i>Вегетативные органы</i>			
Длина годовичного прироста боковой ветви – побега II порядка	35.49	29.73	43.31
То же побегов III порядка	26.96	15.34	50.24
Число побегов III порядка на 10 см в верхушечной части боковой ветви	35.98	20.21	52.60
Число пучков хвои там же	27.88	20.71	36.82
Длина хвои	14.51	10.89	18.0
Ширина »	11.38	7.78	17.97
Длина острия хвои	35.18	25.0	46.88

сибирских популяций можжевельника обыкновенного установлено (Князева, 2007а, 2010), что наименее вариабельными как на эндогенном, так и на индивидуальном уровне являются признаки генеративных органов, что согласуется с нашими данными. Так, параметры шишкоягоды характеризуются коэффициентами вариации 6–12.7 %, параметры семян – 6.5–7.7 % (число семян в шишкоягоде более вариабельно – $CV = 33.8$ %); годичный прирост побегов и параметры хвои выделяются более высоким уровнем изменчивости ($CV = 8.5$ – 21.3 %). Еще большей вариабельностью характеризуется прирост побегов ($CV = 25$ – 71 %) в естественных зарослях можжевельника обыкновенного в Республике Марий Эл и Чувашии (Харламова, 1998б; Лескова и др., 2006). Показатели изменчивости признаков вегетативных органов, аналогичные южно-уральским, установлены также для болотных и суходольных популяций Западной Сибири (Михеева, 2003, 2005): в частности, коэффициенты вариации ширины хвои составляют здесь 9.5–13.7 %, длины заостренной части хвои – 29.2–39.5 %. В некоторых ценопопуляциях Урала (Тишкина, 2009) коэффициент вариации длины и ширины шишкоягод составляет 13.3–14.2 % (это несколько выше, чем в нашем случае), длины и ширины хвои – 6.3–23.6 %, что в целом соответствует нашим данным.

Сравнивая установленные нами уровни эндогенной и индивидуальной изменчивости всех изученных признаков (см. табл. 1 и 2), можно отметить, что они относительно близки между собой, что согласуется с общей закономерностью, установленной для хвойных (Дылис, 1947, 1961; Мамаев, 1973; Путенихин и др., 2004, 2005; Князева, 2010). Вместе с тем индивидуальная изменчивость длины и ширины шишкоягод, а также длины семян в районе наших исследований несколько превосходит эндогенную. По шкале С. А. Мамаева их индивидуальная изменчивость определяется как низкая, а эндогенная изменчивость – как очень низкая (см. выше). Данная особенность отмечалась также для можжевельника обыкновенного, произрастающего в Сибири (Князева, 2010). Близкие значения эндогенной и индивидуальной изменчивости (и особенно превышение по вариабельности второго уровня выборки над первым) свидетельствуют о высокой генотипической обусловленности признаков (Семериков, 1986; Путенихин и др., 2004, 2005; Khalil, 1984). В целом это указывает на значительное фенотипическое разнообразие особей в пределах ценопопуляций.

Результаты оценки эколого-географической изменчивости представлены в табл. 3. Коэффициенты вариации абсолютных и относительных признаков шишкоягод и семян отражают очень

Таблица 3. Эколого-географическая изменчивость можжевельника обыкновенного

Признак	$x_{\text{ср}}$	$x_{\text{мин}}$	$x_{\text{макс}}$	$CV, \%$
<i>Генеративные органы</i>				
Длина шишкоягоды, мм	6.12±0.114	5.41	6.55	5.92
Ширина », мм	5.48±0.170	4.76	6.40	9.84
Масса 1000 шишкоягод, г	47.49±2.061	32.42	73.56	27.02
Длина семени, мм	4.42±0.030	4.25	4.57	2.17
Ширина », мм	2.61±0.054	2.42	2.88	6.55
Число семян в шишкоягоде, шт.	2.23±0.176	1.43	2.94	24.89
Масса 1000 семян, г	10.61±0.567	7.45	14.98	22.86
Относительная ширина шишкоягоды	0.899±0.0193	0.821	0.985	6.79
То же семени	0.599±0.0126	0.54	0.65	6.68
Доля массы семян относительно массы шишкоягод	0.502±0.0196	0.441	0.654	12.35
<i>Вегетативные органы</i>				
Длина годичного прироста боковой ветви, мм	40.91±2.066	22.2	54.3	23.68
То же побегов III порядка, мм	21.78±1.145	13.0	34.3	31.12
Число побегов III порядка, шт.	12.15±1.303	7.3	21.0	33.89
Число пучков хвои, шт.	8.37±0.357	6.7	11.0	13.49
Длина хвои, мм	12.90±0.723	10.4	16.7	17.72
Ширина », мм	1.36±0.061	1.11	1.8	14.12
Длина острия хвои, мм	0.40±0.040	0.25	0.60	31.75

Примечание. Полные названия признаков вегетативных органов приведены в табл. 2.

низкий ($CV = 2.2-6.8 \%$) и низкий ($CV = 5.9-12.4 \%$) уровень изменчивости, массы шишкоягод и семян – повышенный ($CV = 22.9-27.0 \%$). Среди признаков вегетативных органов длина и ширина хвои, а также число пучков хвои характеризуются средним уровнем изменчивости ($CV = 13.5-17.7 \%$), остальные признаки – высоким ($CV > 23 \%$).

Эколого-географическая изменчивость некоторых изученных признаков превышает их индивидуальную изменчивость (см. табл. 2), т. е. ценопопуляции по среднепопуляционным значениям таких признаков, как масса 1000 шишкоягод, число семян в шишкоягоде, длина годичного прироста побегов III порядка, длина и ширина хвои, даже более изменчивы, чем особи в пределах ценопопуляций. Остальные признаки варьируют в эколого-географическом плане либо на том же уровне, что и особи в ценопопуляциях (ширина шишкоягоды и масса 1000 семян), либо на меньшем (длина шишкоягоды, параметры семян, число пучков хвои и др.). В большинстве случаев уровень эколого-географической изменчивости по коэффициенту вариации составляет более 7 % (см. табл. 3), что говорит о существовании определенных, а по некоторым признакам значительных фенотипических различий между ценопопуляциями вида в районе исследований в Предуралье и на Южном Урале.

Изменчивость можжевельника обыкновенного в эколого-географическом плане рассматривалась в некоторых районах Урала, Сибири и Дальнего Востока (Князева, 2007a, 2010; Тишкина, 2009). Результаты показали, что отдельные ценопопуляции выделяются более или менее существенными фенотипическими особенностями. Так, на Урале определенные различия по некоторым признакам хвои и шишкоягод выявлены между выборками из различных типов леса и растительных сообществ (Тишкина, 2009). В Сибири и на Дальнем Востоке эколого-географическая изменчивость признаков характеризуется следующими коэффициентами вариации ($CV, \%$), вычисленными нами по материалам статьи С. Г. Князевой (2010): параметры шишкоягод – 7.3–10.5, параметры семян – 7.3–9.3, коэффициент округлости шишкоягоды – 4.7, число семян в шишкоягоде – 20.4, параметры хвои – 9.1–19.0, годичный прирост побега – 13.2. Полученные в нашей работе показатели эколого-географической изменчивости в большинстве случаев согласуются с этими данными.

Средние, минимальные и максимальные значения признаков генеративных и вегетативных органов можжевельника обыкновенного в районе наших исследований приведены в табл. 3, средние значения по каждой изученной ценопопуляции – в табл. 4–6. Однофакторный дис-

Таблица 4. Абсолютные параметры генеративных органов в ценопопуляциях можжевельника обыкновенного

Ценопопуляция	Признаки шишкоягод			Признаки семян			
	Длина, мм	Ширина, мм	Масса 1000 шт., г	Длина, мм	Ширина, мм	Число семян в шишкоягоде, шт.	Масса 1000 шт., г
<i>Предуралье</i>							
Мазунинская	6.52±0.137	6.40±0.165	73.56±3.096	4.57±0.089	2.45±0.065	2.94±0.037	9.72±0.296
Амзинская	6.18±0.128	5.19±0.098	45.49±2.815	4.45±0.093	2.83±0.041	1.52±0.094	14.27±0.560
Максимовская	6.37±0.136	6.22±0.116	66.10±2.938	4.47±0.070	2.42±0.039	2.92±0.031	10.16±0.454
Николо-Березовская	6.15±0.121	5.22±0.070	45.80±1.740	4.49±0.078	2.88±0.033	1.43±0.056	14.98±0.593
Дюртюлинская	6.17±0.111	5.04±0.085	40.19±2.815	4.36±0.068	2.73±0.061	1.55±0.104	11.85±0.566
Среднее	6.28±0.072	5.61±0.287	54.23±4.554	4.47±0.034	2.66±0.096	2.07±0.351	12.20±1.057
<i>Южный Урал</i>							
Катав-Ивановская	5.69±0.142	5.25±0.210	46.67±2.591	4.43±0.092	2.56±0.059	2.61±0.102	8.52±0.672
Шигаевская	6.28±0.169	6.00±0.137	45.56±2.780	4.34±0.097	2.67±0.076	2.33±0.111	10.29±0.584
Узянская	5.89±0.119	5.30±0.127	32.42±1.739	4.51±0.094	2.68±0.057	2.27±0.087	9.26±0.385
Авзянская	5.41±0.133	4.76±0.139	35.15±2.467	4.37±0.087	2.47±0.082	2.37±0.095	7.45±0.493
Бурзянская	6.55±0.108	5.45±0.111	43.98±2.783	4.24±0.085	2.42±0.076	2.35±0.110	9.74±0.646
Среднее	5.96±0.204	5.35±0.199	40.76±2.911	4.38±0.045	2.56±0.052	2.39±0.058	9.02±0.521
F^1	5.73**	15.68***	13.89***	1.09	10.90***	57.41***	15.33***
F^2	2.11	0.56	5.34*	2.55	0.87	0.78	7.26*
F^3	8.60**	4.81*	24.88***	3.05	6.79**	10.68**	36.22***

Примечание. Здесь и в табл. 5, 6 F^1 – критерий Фишера по результатам дисперсионного анализа 10 ценопопуляций (по 10–15 особей на ценопопуляцию); F^2 – критерий Фишера по результатам дисперсионного анализа двух районов обитания по средним значениям признаков в пяти ценопопуляциях в каждом районе обитания; F^3 – критерий Фишера по результатам дисперсионного анализа двух районов обитания по объединенной выборке деревьев в каждом районе.

Таблица 5. Относительные параметры генеративных органов в ценопопуляциях можжевельника обыкновенного

Ценопопуляция	Относительная ширина		Доля массы семян относительно массы шишкоягод
	шишкоягоды	семена	
<i>Предуралье</i>			
Мазунинская	0.985±0.0169	0.540±0.0136	0.441±0.0188
Амзинская	0.844±0.0171	0.646±0.0131	0.490±0.0148
Максимовская	0.982±0.0149	0.545±0.0109	0.462±0.0118
Николо-Березовская	0.855±0.0139	0.650±0.0110	0.452±0.0133
Дюртюлинская	0.821±0.0187	0.630±0.0145	0.466±0.0141
Среднее	0.897±0.0356	0.602±0.0246	0.462±0.0082
<i>Южный Урал</i>			
Катав-Ивановская	0.924±0.0301	0.620±0.0393	0.498±0.0604
Шигаевская	0.958±0.0140	0.620±0.0194	0.482±0.0229
Узянская	0.901±0.0135	0.598±0.0125	0.654±0.0207
Авзянская	0.880±0.0204	0.569±0.0177	0.531±0.0562
Бурзянская	0.840±0.0220	0.575±0.0203	0.541±0.0459
Среднее	0.901±0.0199	0.596±0.0108	0.541±0.0302
F^1	11.54***	6.01**	4.76**
F^2	0.006	0.047	6.39*
F^3	0.04	0.37	19.14***

Таблица 6. Параметры вегетативных органов в ценопопуляциях можжевельника обыкновенного

Ценопопуляция	Длина годового прироста, мм		Число, шт.		Размер хвои, мм		
	боковой ветви	побегов III порядка	побегов III порядка	пучков хвои	Длина	Ширина	Длина острия
<i>Предуралье</i>							
Мазунинская	54.27±2.729	20.60±1.859	7.32±0.592	9.10±0.460	10.87±0.317	1.23±0.026	0.32±0.027
Амзинская	48.47±2.696	29.85±1.532	10.30±0.687	8.67±0.382	15.21±0.464	1.46±0.034	0.41±0.036
Максимовская	45.97±2.410	26.84±1.567	9.85±0.560	11.00±0.494	11.49±0.288	1.28±0.046	0.57±0.028
Никола-Березовская	41.33±2.268	22.54±1.083	9.87±0.608	7.90±0.478	15.28±0.400	1.40±0.028	0.60±0.039
Дюртюлинская	38.77±2.059	34.34±2.349	9.50±0.539	8.10±0.347	16.72±0.463	1.22±0.019	0.36±0.027
Среднее	45.76±2.723	26.83±2.477	9.37±0.527	8.95±0.554	13.91±1.152	1.32±0.048	0.45±0.056
<i>Южный Урал</i>							
Катав-Ивановская	38.10±2.113	16.88±0.540	13.63±0.511	8.50±0.321	10.61±0.342	1.27±0.023	0.26±0.012
Шигаевская	41.48±2.460	17.54±0.492	16.83±0.609	8.13±0.462	10.39±0.222	1.39±0.029	0.47±0.023
Узянская	49.62±2.720	21.04±0.660	13.10±0.584	8.10±0.312	11.94±0.237	1.47±0.030	0.49±0.035
Авзянская	28.93±1.571	15.19±0.521	10.03±0.528	6.73±0.339	14.39±0.308	1.11±0.021	0.29±0.019
Бурзянская	22.17±1.532	13.00±0.498	21.03±0.577	7.47±0.444	12.11±0.398	1.80±0.025	0.25±0.013
Среднее	36.06±2.802	16.73±1.333	14.92±1.869	7.79±0.312	11.89±0.714	1.41±0.115	0.35±0.053
F^1	12.12***	25.17***	29.87***	5.79**	42.49***	45.13***	20.12***
F^2	5.37*	12.90**	8.18*	3.38	2.24	0.52	1.68
F^3	24.63***	115.55***	95.48***	14.29***	43.41***	10.38**	22.07***

Примечание. Полные названия признаков вегетативных органов приведены в табл. 2. F^1 – по 30 особей на ценопопуляцию.

персионный анализ, выполненный для каждого признака в отдельности, свидетельствует о том, что фактор «ценопопуляции» в подавляющем большинстве случаев, исключая длину семени, является статистически существенным (см. F_1 в табл. 4–6). Это означает, что ценопопуляции, особенно те, что выделяются минимальными и максимальными значениями признаков, достоверно отличаются друг от друга по этим признакам.

Приведем некоторые примеры (см. табл. 3–5) с оценкой степени различий ценопопуляций по критерию Стьюдента (t). Так, по длине шишкоягод минимальным значением (5.41 мм) характеризуется Авзянская ценопопуляция с Южного Урала, максимальным – Мазунинская из Удмуртского Предуралья (6.52 мм) и Бурзянская с Южного Урала (6.55 мм): $t = 5.81***$ и $6.66***$ соответственно.

Наименьшая масса 1000 шишкоягод (32.42 г) выявлена в Узянской ценопопуляции на Южном Урале, наибольшая (73.56 г) – в Мазунинской ($t = 11.59***$). Крайние показатели числа семян в шишкоягоде отмечены в Предуралье: наименьшее (1.43 шт.) – в Никола-Березовской ценопопуляции, наибольшее (2.94 шт.) – в Ма-

зунинской ($t = 22.50***$). Минимальной массой 1000 семян (7.45 г) характеризуется Авзянская ценопопуляция, максимальной (14.98 г) – Никола-Березовская ($t = 9.77***$). По доле массы семян самым низким значением (0.441) выделяется Мазунинская ценопопуляция, самым высоким (0.654) – Узянская ($t = 7.61***$).

Охарактеризуем также различия ценопопуляций по некоторым признакам вегетативных органов (см. табл. 3 и 6). Наименьшей длиной годового прироста боковых ветвей (22.17 мм) выделяется Бурзянская ценопопуляция, наибольшей (54.27 мм) – Мазунинская ($t = 10.26***$). Интересно, что по числу побегов III порядка мы имеем обратную картину: наименьший показатель (7.32 шт.) установлен в Мазунинской ценопопуляции, наибольший (21.03 шт.) – в Бурзянской ($t = 16.58***$). Наименьшим числом пучков хвои на побеге (6.73 шт.) выделяется Авзянская ценопопуляция, наибольшим (11.0 шт.) – Максимовская из Предуралья ($t = 7.13***$). Самая короткая хвоя (10.39 мм) зафиксирована в Шигаевской ценопопуляции с Южного Урала, самая длинная (16.72 мм) – в Дюртюлинской ценопопуляции из Предуралья ($t = 12.33***$).

На следующем этапе работы проведено сравнение двух районов обитания по каждому из рассматриваемых морфологических признаков. С этой целью двукратно выполнен однофакторный дисперсионный анализ: 1) по дисперсионному комплексу «2 района обитания – 5 средних значений ценопопуляций в каждом районе»; 2) по дисперсионному комплексу «2 района обитания – 100–300 средних значений особей в каждом районе». В первом случае фактор «района обитания» оказался значимым не для всех признаков (как генеративных, так и вегетативных органов – см. F_2 в табл. 4–6). Во втором случае, когда особи разных ценопопуляций в каждом из двух районов обитания были объединены в общую выборку, различия стали достоверными для большинства признаков (см. F_3 в табл. 4–6), исключая относительную ширину шишкоягоды и семени, а также длину семени (последний признак продемонстрировал однородность и на уровне ценопопуляций – см. выше). Таким образом, по этим трем признакам районы обитания не отличаются.

Сравним два района обитания по средним значениям тех признаков, по которым установлена достоверность различий как по первому дисперсионному комплексу, так и по второму. Что касается генеративных органов, то таких признаков три: масса 1000 шишкоягод, масса 1000 семян и доля массы семян (см. табл. 4 и 5). В пределах района исследований шишкоягоды и семена существенно тяжелее в Предуралье, чем в горах Южного Урала ($t = 2.49^*$ и $t = 2.69^*$ соответственно). По доле массы семян относительно массы шишкоягод положение противоположное: наименьшая она в Предуралье, наибольшая – на Южном Урале ($t = 2.52^*$). Последнее означает, что доля мякоти в шишкоягодах в Предуралье выше, чем на Южном Урале. Различия районов обитания по признакам вегетативных органов иллюстрирует табл. 6. Из нее видно, что более всего они отличаются по длине годового прироста боковой ветви ($t = 2.48^*$), длине годового прироста побегов третьего порядка ($t = 3.59^{**}$) и числу побегов третьего порядка ($t = 2.86^*$).

Представляется важным проанализировать, связаны ли параметры генеративных и вегетативных органов в различных ценопопуляциях с географическими и климатическими показателями соответствующих местообитаний в районе исследований. Приведем данные по статистически достоверным коэффициентам корреля-

ции r (если зависимость прямолинейного типа) и корреляционным отношениям η (в случае криволинейной зависимости). Зависимость от географической широты местности выявляется для массы 1000 шишкоягод, длины семени и доли массы семян. Эти связи средние по силе и прямолинейные, причем для первых двух признаков они положительные ($r = 0.675^*$ и 0.651^* соответственно), а для последнего зависимость отрицательная ($r = -0.685^*$). Таким образом, с продвижением в северном направлении масса 1000 шишкоягод и длина семени закономерно увеличиваются, а доля массы семян уменьшается. С долготой местности коррелирует (отрицательно) только один признак – масса 1000 семян ($r = -0.699^*$): в восточном направлении (т. е. из Предуралья на Южный Урал) данный весовой показатель несколько уменьшается. Этот же признак аналогичным образом связан и с высотой местности ($r = -0.690^*$): при ее повышении масса семян снижается. С суммой осадков связей не выявлено, а с суммой активных температур значительно коррелируют длина шишкоягод ($\eta = 0.944^{***}$) и масса 1000 семян ($\eta = 0.972^{***}$). При этом связь не прямолинейная, как в предыдущих случаях, а криволинейная. Итак, некоторые параметры генеративных органов можжевельника обыкновенного в регионе зависят от географического положения ценопопуляций, а также от температурных различий в пределах ареала.

Для признаков вегетативной сферы больше всего связей как прямо-, так и криволинейного типа обнаруживается с широтой местности. От нее зависят число побегов III порядка ($r = -0.709^*$), длина годового прироста побегов III порядка ($r = 0.643^*$), длина годового прироста боковой ветви ($\eta = 0.950^{***}$), число пучков хвои ($r = 0.670^*$) и длина острия хвои ($\eta = 0.974^{***}$). Первые два признака связаны еще и с долготой местности ($r = 0.710^*$ и -0.647^* соответственно), а также с высотой над уровнем моря ($\eta = 0.914^{***}$ и $r = -0.805^{**}$ соответственно). Так, например, длина годового прироста побегов III порядка увеличивается с продвижением на север, но уменьшается в восточном направлении и по мере поднятия в горы. Этот признак, кстати, единственный, что обнаруживает связь с суммой осадков (она сильная, криволинейного типа: $\eta = 0.918^{***}$). Данный признак, а также число побегов III порядка связаны еще и с суммой активных температур ($r = 0.858^{**}$ и $r = -0.644^*$ соответственно):

в более холодных местообитаниях длина годового прироста побегов III порядка уменьшается, а число их увеличивается.

Расчет корреляционных зависимостей признаков генеративных и вегетативных органов от факторов среды проводился в популяциях Сибири и Дальнего Востока С. Г. Князевой (2010) – это единственная работа, которую мы обнаружили, где рассматривается в том числе и данный вопрос. Как и в нашем случае, отмечается, что в большей степени с географическими и климатическими показателями связаны признаки вегетативных органов. Как и на Южном Урале, с увеличением высоты местности над уровнем моря величина годового прироста у можжевельника обыкновенного уменьшается. Признаки генеративных органов в сибирских популяциях, исключая ширину семени, не показывают какой-либо связи с климатическими показателями; из географических факторов только широта местности демонстрирует связь с некоторыми параметрами шишкоягод и семян, а также с шириной хвои (они уменьшаются с продвижением на север).

Таким образом, у можжевельника обыкновенного в Предуралье и на Южном Урале, как и в условиях Сибири, во внутривидовую изменчивость некоторых морфологических признаков, особенно вегетативных органов, вносят определенный вклад природно-климатические различия местообитаний. Значимая роль факторов «ценопопуляций» и «районов обитания» в формировании структуры эколого-географической изменчивости свидетельствует о гетерогенности и дифференциации вида в районе исследований на биологические популяции. Однако одномерная оценка не дает возможности выделить такие популяции, поскольку не показывает целостной картины: по одним признакам различия между ценопопуляциями выражены сильнее, по другим слабее или отсутствуют. Однако определение популяционной структуры вида в регионе на основе полученных данных по внутривидовой фенотипической изменчивости, но уже с использованием многомерных подходов биометрического анализа требует отдельного рассмотрения и является задачей следующего этапа работы. Остается добавить, что материалы работы позволяют проводить селекционный отбор особей и ценопопуляций по тем или иным хозяйственно ценным признакам (крупношишечных, с наибольшей долей мякоти в шишкоягодах, длиннохвойных и т. п.).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Эндогенная изменчивость большинства признаков, определяющих размеры шишкоягод и семян, характеризуется низким и очень низким уровнем; число семян в шишкоягоде отличается повышенной вариабельностью в пределах особей. На индивидуальном уровне выборки большинство признаков генеративных органов имеет низкую изменчивость, показатели массы шишкоягод и семян – среднюю и повышенную. Индивидуальная изменчивость генеративных органов в районе исследований соответствует эндогенной или несколько превосходит ее. Параметры вегетативных органов более вариабельны как на эндогенном уровне выборки, так и на индивидуальном. Полученные данные указывают на значительное фенотипическое разнообразие особей в пределах ценопопуляций.

Эколого-географическая вариабельность большинства признаков генеративных и вегетативных органов несколько уступает либо соответствует уровню эндогенной и индивидуальной изменчивости. Однако такие признаки, как масса 1000 шишкоягод, число семян в шишкоягоде, длина годового прироста побегов III порядка, длина и ширина хвои, при сравнении ценопопуляций даже более изменчивы, чем особи в пределах ценопопуляций. Результаты свидетельствуют об определенных, а по некоторым признакам и значительных фенотипических различиях между ценопопуляциями вида в регионе. Данный вывод подтверждается на основе дисперсионного анализа, доказывающего статистическую значимость фактора «ценопопуляций». Сравнение двух районов обитания (Предуралье и Южный Урал) также демонстрирует различия между ними по некоторым морфологическим признакам. В наибольшей степени они выражены по массе 1000 шишкоягод, массе 1000 семян, доле массы семян, длине годовых приростов побегов и числу побегов III порядка.

Некоторые признаки генеративных и вегетативных органов связаны корреляционными зависимостями прямо- или криволинейного типа с географической широтой местности, в меньшей степени – с долготой и высотой местности над уровнем моря, в редких случаях – с суммой активных температур (длина шишкоягод, масса 1000 семян, число побегов III порядка) и с суммой осадков (длина годового прироста побегов III порядка). Таким образом, у можжевельника обыкновенного в Предуралье и на Южном Ура-

ле во внутривидовую эколого-географическую изменчивость ряда признаков вносят определенный вклад природно-климатические различия местообитаний. В целом ценопопуляции и районы обитания вида в регионе характеризуются фенотипической спецификой.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ареалы деревьев и кустарников СССР. В 3 т. Т. 1 / С. Я. Соколов, О. А. Связева, В. А. Кубли, А. К. Скворцов, И. А. Грудзинская, Г. Н. Огуреева. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1977. 164 с.
- Барзут О. С. Эколого-географическая изменчивость можжевельника обыкновенного *Juniperus communis* L. в лесах Архангельской области: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук: 06.03.03. Архангельск: Архангельск. гос. техн. ун-т, 2007. 18 с.
- Герлинг Н. В. Структурные и физиологические особенности видов рода *Juniperus* в подзоне средней тайги // Актуальні проблеми ботаніки та екології: мат-лы Міжнар. конф. мол. учених ботаніків. Київ, 2007. С. 83.
- Герлинг Н. В. Морфология, анатомия и пигментный комплекс хвои видов р. *Juniperus* на Урале // Проблемы современной дендрологии: мат-лы Междунар. науч. конф., посв. 100-летию со дня рожд. чл.-кор. АН СССР Л. И. Лапина. М., 2009. С. 606–609.
- Герлинг Н. В., Загирова С. В. Структура и фотосинтез хвои *Juniperus sibirica* (Cupressaceae) на Северном Урале // Ботан. журн. 2009. Т. 94. № 11. С. 1672–1680.
- ГОСТ 13056.4-67. Семена деревьев и кустарников. Методы определения массы 1000 семян. Введен в действие с 01.07.68 г. М., 1977.
- Дылис Н. В. Сибирская лиственница. Материалы к систематике, географии и истории // Московск. общ-во испыт. природы. Новая сер. Отд-ние ботан. М.: МОИП, 1947. Вып. 2. 139 с.
- Дылис Н. В. Лиственница Восточной Сибири и Дальнего Востока. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 209 с.
- Зайцев Г. Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М.: Наука, 1984. 424 с.
- Зорина М. С., Кабанов С. П. Определение семенной продуктивности и качества семян интродуцентов // Методики интродукционных исследований в Казахстане. Алма-Ата: Наука, 1987. С. 75–85.
- Князева С. Г. Изменчивость и морфоструктура природных популяций можжевельника сибирского *Juniperus sibirica* Burgsd.: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05. Красноярск: Ин-т леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, 2005. 18 с.
- Ин-т леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, 2000. 21 с.
- Князева С. Г. Изменчивость морфологических признаков сибирских видов можжевельника // Лесоведение. 2007а. № 1. С. 65–69.
- Князева С. Г. Сравнительный анализ изменчивости сибирских видов можжевельников *Juniperus communis* L. // Мат-лы конф. по морфологии и систематике, посв. 300-летию со дня рожд. Карла Линнея. М., 2007б. С. 102–104.
- Князева С. Г. Внутривидовая изменчивость можжевельника обыкновенного на территории Сибири и Дальнего Востока // Лесоведение. 2010. № 4. С. 36–44.
- Кожевников А. П., Тишкина Е. А. Форма и величина хвоинок можжевельника обыкновенного *Juniperus communis* L. при определении устойчивости фрагментов популяции этого вида на Южном и Среднем Урале // Проблемы экологии Южного Урала: мат-лы III Всерос. науч.-практ. конф. Оренбург, 2007. Ч. 3. С. 322–325.
- Козубов Г. М., Евдокимов А. М. Можжевельник в лесах Севера // Лесн. хоз-во. 1965. № 1. С. 57.
- Косицын В. Н. Морфологическая характеристика и урожайность шишек *Juniperus communis* L. в подзоне южной тайги (Тверская область) // Раст. ресурсы. 1999. Т. 35. Вып. 4. С. 13–20.
- Косицын В. Н. К ценопопуляционной характеристике можжевельника обыкновенного в таежных лесах // Вестн. Центр.-Чернозем. регион. отд-ния наук о лесе. Воронеж, 2000. Вып. 3. С. 182–183.
- Круклис М. В., Милютин Л. И. Лиственница Чекановского. М.: Наука, 1977. 212 с.
- Лескова О. В., Христофорова Е. Ю., Карасева М. А. Формовое разнообразие можжевельника обыкновенного в Среднем Поволжье // Лесной комплекс, состояние и развитие. Брянск, 2006. Вып. 13. С. 71–73.
- Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства Pinaceae). М.: Наука, 1973. 284 с.
- Михеева Н. А. Морфологические особенности хвои можжевельника обыкновенного *Juniperus communis* L. // Ботанические исследования в Азиатской России: мат-лы XI съезда Рус. ботан. об-ва. Т. 2. Новосибирск, 2003. С. 76–77.
- Михеева Н. А. Морфолого-анатомические и кармиологические особенности можжевельника обыкновенного *Juniperus communis* L. в гидроморфных и суходольных условиях произрастания: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05. Красноярск: Ин-т леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, 2005. 18 с.

- Мухамедишин К. Д., Сартбаев С. К. Арча – дерево жизни. Алма-Ата: Кайнар, 1981. 176 с.
- Правдин Л. Ф. Сосна обыкновенная. Изменчивость, внутривидовая систематика и селекция. М.: Наука, 1964. 191 с.
- Путенихин В. П. Популяционная структура и сохранение генофонда хвойных видов на Урале: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 06.03.01. Красноярск: Ин-т леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, 2000. 48 с.
- Путенихин В. П., Фарукишина Г. Г. Распространение *Juniperus communis* (Cupressaceae) на Южном Урале и в Приуралье // Ботан. журн. 2013. Т. 98. № 3. С. 337–349.
- Путенихин В. П., Фарукишина Г. Г., Шигапов З. Х. Лиственница Сукачева на Урале: изменчивость и популяционно-генетическая структура. М.: Наука, 2004. 277 с.
- Путенихин В. П., Шигапов З. Х., Фарукишина Г. Г. Ель сибирская на Южном Урале и в Башкирском Предуралье (популяционно-генетическая структура). М.: Наука, 2005. 180 с.
- Семериков Л. Ф. Популяционная структура древесных растений (на примере видов дуба европейской части СССР и Кавказа). М.: Наука, 1986. 140 с.
- Тишкина Е. А. Закономерности распространения, формовое разнообразие и экологическая приуроченность *Juniperus communis* L. на Урале: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук: 06.03.03. Екатеринбург: Уральск. гос. лесотехн. ун-т, 2009. 20 с.
- Фарукишина Г. Г., Путенихин В. П. Структура ценопопуляций можжевельника обыкновенного на Южном Урале и в Предуралье // Лесоведение. 2012. № 1. С. 48–55.
- Халафян А. А. STATISTICA 6. Статистический анализ данных. М.: Бином-Пресс, 2008. 512 с.
- Харламова С. В. Внутривидовая изменчивость можжевельника обыкновенного // Экология и генетика популяций. Йошкар-Ола: Марийск. гос. техн. ун-т, 1998а. С. 314–316.
- Харламова С. В. Изменчивость биометрических показателей можжевельника обыкновенного в естественных насаждениях Республики Марий Эл // Современные проблемы учета и рационального использования лесных ресурсов. Йошкар-Ола, 1998б. С. 61–62.
- Khalil M. A. Genetics of cone morphology of black spruce (*Picea mariana* Mill. B. S. P.) in Newfoundland, Canada // Silvae Genet. 1984. Bd. 33. H. 4/5. S. 101–109.

INTRASPECIFIC PHENOTYPIC VARIATION OF COMMON JUNIPER IN CIS-URALS AND THE SOUTH URALS

G. G. Farukshina, V. P. Putenikhin

*Botanical Garden-Institute, Ufa Scientific Center, Russian Academy of Sciences
Mendeleev str., 195, Building 3, Ufa, 450080 Russian Federation*

E-mail: gfbelal@mail.ru, vpp@mail.ru

Endogenous, individual and ecological-geographic variation of common juniper *Juniperus communis* L. in 10 coenopopulations in Cis-Urals and the South Urals by 17 quantitative morphological traits of generative and vegetative organs were studied. Endogenous variation of most traits of generative organs is characterized by a low and very low level, individual variability is close or some exceeding to intra-individual one. Parameters of vegetative organs are more variable both at endogenous sample level and at individual one. Ecological-geographic variability of many traits some yields or corresponds to the level of endogenous and individual variability. However, separate traits (mass of 1000 cones, number of seeds per cone, length of annual increment of III order shoots, needle length and width) vary more between coenopopulations than in the limits of ones. Some traits are connect by correlation dependencies with natural-climatic factors of locations – geographic latitude and to a lesser degree with longitude and altitude, sum of active temperatures and amount of precipitation. The obtained data indicate the significant morphological diversity of individuals within coenopopulations as well as phenotypic specifics of coenopopulations and two main inhabited regions – Cis-Urals and the South Urals. The presented material is the base for further analysis of population structure of common juniper in the region, development of measures for species gene pool preservation, fulfillment of breeding selection of individuals and coenopopulations by one or another economically valuable trait (large-coned, with the most portion of pulp in cones, long-needled and others).

Keywords: *common juniper, generative and vegetative organs, phenotypic variation, Cis-Urals, the South Urals.*

How to cite: *Farukshina G. G., Putenikhin V. P. Intraspecific phenotypic variation of common juniper in Cis-Urals and the South Urals // Sibirskij Lesnoj Zurnal (Siberian Journal of Forest Science). 2016. N. 5. P. 125–136 (in Russian with English abstract).*