



4849095

На правах рукописи

Сидорова

АЛИБЕГОВА
АСИЯТ НУРАТИНОВНА · 2

**СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ НЕКОТОРЫХ ДИКОРАСТУЩИХ
ВИДОВ РОДА *ALLIUM* L. ФЛОРЫ ВОСТОЧНОГО КАВКАЗА В
ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ**

03.02.01 - ботаника

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

2 ИЮН 2011

Ставрополь
2011

Работа выполнена в Горном ботаническом саду
Дагестанского научного центра РАН (г. Махачкала)

Научный руководитель доктор биологических наук
Магомедмирзаев Магомедмирза Мусаевич

**Официальные
оппоненты** доктор биологических наук, профессор
Синсаренко Татьяна Александровна

кандидат биологических наук, доцент
Аулова Анна Викторовна

Ведущая организация ГНУ «Ставропольский ботанический сад»
им. В.В. Скрипчинского РАСХН

Защита состоится «23» июня 2011 года в 16.00 на заседании
диссертационного совета Д.212.256.07 при Ставропольском
государственном университете по адресу: 355009, г. Ставрополь, ул.
Пушкина, 1, Ставропольский государственный университет, учебный
корпус № 2, медико-биолого-химический факультет, аудитория 506.

Факс: (8652)35-70-23; (8652)35-40-33
E-mail: BIODIS.D.07@yandex.ru

С диссертацией можно ознакомиться в научной библиотеке
Ставропольского государственного университета по адресу: 355009, г.
Ставрополь, ул. Пушкина, 1.

Автореферат разослан «23» мая 2011 года

С авторефератом можно ознакомиться на сайте: [http:// www.stavsu.ru](http://www.stavsu.ru)

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Траутвайн С.А.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Актуальной биологической проблемой современного периода является снижение альфа - и бета - биоразнообразия горных экосистем, связанное в том числе с антропогенным влиянием человека, и прогрессирующее все более быстрыми темпами. Сокращение численности популяций того или иного вида ведет к снижению их генетического разнообразия и адаптивного потенциала. В связи с этим одной из главных задач современной ботаники, экологии и систематики является исследование и сохранение биоразнообразия как на видовом, так и на популяционном уровнях, выявление экотипов в природных сообществах, комплексное изучение их свойств, рациональное использование и охрана.

Важную роль в разработке научной основы для сохранения разнообразия растений играют ботанические сады. В стационарных условиях ботанического сада имеется возможность не только сохранения, но и всестороннего изучения биологии в течение жизненного цикла (ритма развития, морфологии и семенной продуктивности, способности к размножению), экологии и полезных свойств малоизвестных видов, не нанося вреда существующим природным популяциям, что уменьшает их дальнейшее истощение (Головкин, 1973; Соболевская, 1975; Андреев, Головкин, 1978; Карпинцова, 1978, 1985; Трулевич, 1991). Особый интерес представляет сравнительное интродукционное изучение растительных объектов, собранных с различных высотных уровней и выращенных в сходных средах в отсутствие ценотического пресса, в связи с экотопической и популяционной структурой горных видов, что позволяет получить информацию о возможных механизмах этого влияния через изменения в вегетативно-генеративных отношениях структурных элементов растения.

В качестве модельных объектов для исследования в данной работе были взяты виды рода *Allium* L. флоры Восточного Кавказа, в том числе и малоизученные эндемичные дагестанские виды, занесенные в Красные книги РФ и Республики Дагестан (*Allium gunibicum* Misch. ex Grossh., *A. mirzajevii* Tscholok.). Поскольку популяции выбранных видов в исходных местообитаниях были изолированы географическими барьерами из-за сложного рельефа местности, то появляется возможность выявления в этих популяциях эффектов обусловленных давлением отбора под лимитирующим действием абиотических факторов высотного градиента.

Тема настоящей диссертации определена в соответствии с Программой Отделения общей биологии (ныне – Отделения биологических наук) РАН «Проблемы общей биологии и экологии: рациональное использование биологических ресурсов (1998-2005 гг.)»,

направление 05 «Проблемы интродукции растений и сохранения генофонда природной и культурной флоры».

Цель и задачи исследования.

Целью настоящей работы является исследование соотношения вегетативного (собственно геофильного) и генеративного размножения луков, используя анализ жизненных циклов в популяционно-экологических экспериментах, а также изучение структуры изменчивости и внутривидовой дифференциации популяций дикорастущих луков вдоль высотного градиента для получения информации о механизмах устойчивости и адаптации луковичных растений к среде обитания.

Для решения этой цели были поставлены следующие задачи:

1. Изучение фенологии и особенностей жизненного цикла некоторых видов *Allium* в популяционно-экологических экспериментах;
2. Изучение вегетативного и семенного размножения видов *Allium* как проявление эколого-ценотических адаптивных стратегий при отсутствии антропогенного и ценотического пресса; сравнительный анализ межпопуляционной дифференциации популяций луков по признакам «размеры семян» и «масса ста семян» для выявления основных закономерностей клинальной изменчивости;
3. Исследование структуры морфологической изменчивости луков и оценка степени внутривидовой дифференциации видов *Allium* для выявления закономерностей селективного влияния комплекса факторов вдоль высотного градиента;
4. Изучение репродуктивной биологии и морфологической изменчивости двух видов *A. mirzajevii* и *A. gunibicum* с целью выяснения их таксономического статуса.

Научная новизна исследований. Впервые проведены комплексные исследования биологических особенностей некоторых дикорастущих видов рода *Allium*, в том числе эндемиков Дагестана, в результате которых получены данные о механизмах устойчивости и адаптации луковичных растений к экстремальной среде обитания в горных условиях. Выявлены закономерности межпопуляционной дифференциации дикорастущих луков в связи с влиянием лимитирующих средовых градиентов. Изучено влияние высотного фактора на изменчивость морфологических признаков и определены корреляционные связи данных факторов. Экспериментально уточнена видовая самостоятельность *Allium mirzajevii*.

Теоретическая и практическая значимость работы. Полученные результаты расширяют представления об особенностях биологии и экологии, жизненных циклов развития видов и популяций *Allium*, в связи с их адаптивными стратегиями, что представляет определённый интерес для выявления биологического разнообразия и восстановления общей истории развития оригинальной и многообразной флоры Дагестана, о процессах аллопатрического видообразования в условиях Горного Дагестана.

Выявленные впервые закономерности межпопуляционной дифференциации видов *Allium* в экспериментальных условиях имеют устойчивый характер и могут использоваться для прогнозирования успеха интродукции или реинтродукции конкретной выборки из природной популяции в новой среде обитания. Введение эндемичных дикорастущих луков в культуру и их массовое размножение с целью последующей реинтродукции позволит сохранить их в местах естественного произрастания.

Результаты выполненных комплексных исследований популяций могут использоваться как с целью сравнения исследователями из других регионов при проведении аналогичных исследований, так и в учебном процессе при чтении лекций по экологии, ботанике, популяционной биологии.

Основные положения, выносимые на защиту

- Результаты комплексного изучения фенологии, вегетативного и генеративного способов размножения некоторых видов *Allium*, представленных в горных экосистемах Дагестана рядом популяций вдоль высотного экоклина отражают их межпопуляционную гетерогенность, сохраняющуюся в условиях эксперимента.
- Исследование структуры внутри- и межпопуляционной изменчивости признаков вегетативной и генеративной сферы видов *Allium* и оценка влияния (вклада) высотного фактора с помощью биометрических методов исследования выявило наличие статистически достоверной взаимосвязи с высотным градиентом.
- Итоги изучения репродуктивной биологии и морфологической изменчивости двух видов - *A. mirzajevii* и *A. gunibicum* - дают возможность дополнить по морфологическому критерию признаки *A. mirzajevii* и позволяют признать его самостоятельным видом и рекомендовать введение его в Красную книгу РФ.

Апробация работы. Результаты работы докладывались на международных конференциях (Махачкала, 2000, 2008, 2009; Воронеж, 2010); всероссийских научно-практических конференциях (Махачкала, 2003, 2010); III Молодежной конференции ботаников (Санкт-Петербург, 2004); X Международном симпозиуме (Сыктывкар, 2008); на Съезде Русского Ботанического Общества (Петрозаводск, 2008); X Всероссийском популяционном семинаре (Ижевск, 2008); международной конференции «Экология. Природные ресурсы. Рациональное природопользование. Охрана окружающей среды» (Москва, 2009); на научной сессии Горного ботанического сада (Махачкала, 2009).

Результаты работы представлены в ежегодных отчетах Лаборатории флоры и растительных ресурсов и Лаборатории фитохимии и медицинской

ботаники (1999-2003), доложены на расширенном заседании ученого совета Горного ботанического сада ДНЦ РАН (2009, 2011).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 17 научных работ, в том числе в реферируемом издании 1.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 5 глав, заключения, выводов, списка литературы (212 наименований) и приложений. Общий объем диссертации составляет 150 страниц. Работа включает 19 таблиц, 29 рисунков. Приложение включает 20 таблиц и 11 рисунков.

Благодарности. Автор выражает особую благодарность научному руководителю, д.б.н. Магомедмирзаеву М.М. за поддержку на всех этапах работы над диссертацией; директору ГорБС, д.б.н., профессору Асадулаеву З.М. и зав. лаб. Фитохимии и медицинской ботаники ГорБС Мусаеву А.М. за консультации и всестороннюю помощь в процессе работы. Автор благодарит всех сотрудников Горного ботанического сада ДНЦ РАН за содействие в выполнении работы.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Изучение и сохранение биоразнообразия растений в ботанических садах

В главе представлен обзор литературы о роли ботанических садов в решении вопросов охраны и изучения биоразнообразия, познания процессов микроэволюции видов, приводятся работы зарубежных и российских исследователей по градиентному подходу при изучении эколого-генетических закономерностей внутривидовой изменчивости и пластичности количественных признаков растений, изучавших влияние высотного градиента на количественные признаки и фенологию растений разных видов, собранных вдоль различных средовых градиентов и выращиваемых в одинаковых условиях.

Глава 2. Род *Allium* как объект эколого-эволюционных исследований

В главе представлены материалы о морфологических и биологических особенностях видов рода *Allium*, их географическом распространении, фитоценологии и экологии, практическом применении луков, а также о степени изученности видов рода *Allium* в России и Дагестане.

Глава 3. Краткая характеристика района исследования, объекты и методы исследования

В главе приводятся сведения о географическом положении Республики Дагестан, района проведения исследований – Гунибского плато, особенностях рельефа, климате, почвах, растительном покрове.

Материалом для исследований послужила коллекция луков, расположенная на Гунибской экспериментальной базе (ГЭБ) Горного Ботанического сада (ГорБС) (1750 м. н.у.м.). В качестве объектов исследования были избраны дикорастущие виды луков, характерные для флоры Дагестана: *A. gunibicum* Miscz. ex Grossh., *A. mirzajevii* Tscholok., *A. albidum* Fisch. ex Vieb., *A. paniculatum* L., популяции которых были собраны с разных высот над уровнем моря и выращивались в равных условиях. Исследования проводили в 2000-2003 гг.

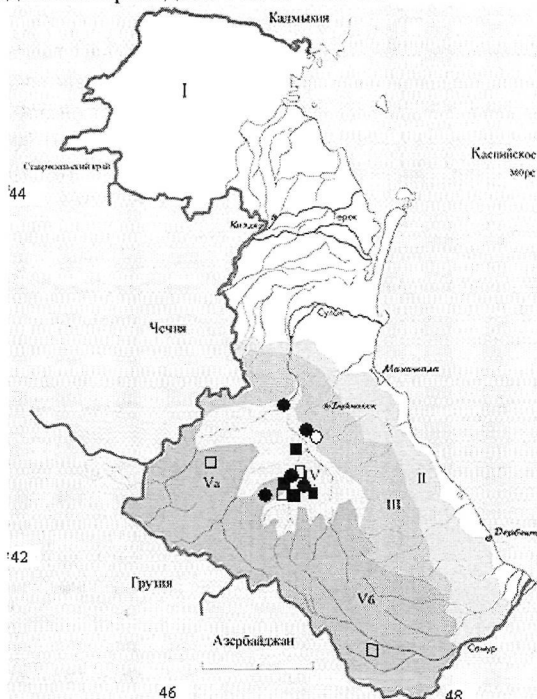


Рис. 1. Пункты сбора материала для полевых экспериментов: *Allium gunibicum* - ●, *Allium mirzajevii* - ○, *Allium albidum* - ■, *Allium paniculatum* - □. (I – низменность, или равнинный Дагестан; II – предгорная область; III – передовые хребты; IV – внутреннегорная область; V – высокогорный: а – западный, б – восточный район).

Фенологические наблюдения велись в течение всего вегетационного периода по общепринятой методике, в основе которой лежит регистрация последовательных фаз развития и роста растений, отличающихся четко выраженными морфологическими изменениями в течение года (Бейдеман, 1960; Зайцев, 1978 и др.). Для изучения типа опыления у изучаемых видов проводились опыты с использованием изоляторов соцветий (по 15 штук в

каждой популяции до начала цветения, до распускания цветков), чтобы исключить возможность энтомофилии.

При изучении жизненного цикла растений использовались исследования, освещающие общие закономерности роста и развития растений (Работнов, 1950, 1960 Филимонова, 1959; Уранов, 1967, 1969; Скрипчинский и др., 1976 и др.). Популяционные исследования проводились, опираясь на работы по фенетике популяций (Магомедмирзаев, 1975, 1990).

Исследования внутривидовой изменчивости проводились на выборках растений средневозрастного генеративного состояния (g_2), так как только эта возрастная группа способна к максимальной репродукции, вегетативное размножение у них также выражено в наиболее полном объеме. Внутри- и межпопуляционную изменчивость изучали путем морфометрических исследований репрезентативной выборки из каждой популяции у 30 модельных растений в генеративном состоянии в фазу полного цветения. Измеряли 21 морфологический признак вегетативных и репродуктивных органов. Размеры лепестков измеряли с помощью окулярной линейки микроскопа МБС-3 с точностью до 0,1 мм.

Вегетативное размножение исследовали согласно методике М.С. Шальга (1960). Оценку вегетативного размножения дикорастущих луков в условиях культуры проводили для корневищных и корневищно-луковичных видов путем искусственного разделения многолетних корневищ на отдельные растения, а для луковичных разделением материнских луковиц и дочерних луковичек, и высаживанием их на грядки. Далее проводились ежегодные наблюдения, а через 2 года определялся коэффициент размножения.

Оценку семенной продуктивности проводили по общепринятым методикам (Работнов, 1950; Старикова, 1963; Харкевич, 1966; Вайнагий, 1973, 1974; Левина, 1974, 1981; Ходачек, 1970). Для определения линейных размеров из каждой популяции отбирали по 30 выполненных семян. Измерения проводились с помощью окулярной линейки микроскопа МБС-3. Массу 100 семян определяли путем взвешивания на электронных весах Acculab VIC – 300d3 (USA) в 8 повторностях.

Полученные биометрические показатели обрабатывались статистически: определялись среднеарифметическое, его ошибка, минимальные и максимальные значения признака, дисперсия, коэффициент вариации и т.д. (Зайцев, 1990 и др.). При сравнении и анализе выборок были применены корреляционный, дисперсионный, регрессионный и дискриминантный виды анализа (Аффифи, Эйзен, 1988). Статистические характеристики получены при помощи лицензионной программы обработки данных "Statistica 5.5".

Глава 4. Особенности репродуктивной биологии дикорастущих луков в условиях интродукции

В этой главе представлены результаты изучения репродуктивной биологии видов *Allium* в условиях интродукции.

Фенология. Изучение фенологии популяций *A. albidum*, *A. gunibicum*, *A. mirzajevii*, *A. paniculatum* в условиях популяционно-экологического эксперимента выявило влияние высотного градиента на их фенологию, т. е. наблюдается дифференциация популяций по характеру смены фенофаз, выраженная в различиях начала и продолжительности цветения и сохраняющаяся в равных условиях выращивания. Растения популяций с больших высот начинают вегетацию и зацветают раньше, относительно быстро проходят фазы онтогенеза и, соответственно, в относительно короткие сроки завершают вегетационный цикл (табл. 1). Наибольшие различия наблюдаются в начале и длительности фаз бутонизации и цветения.

Таблица 1
Результаты фенологических наблюдений за популяциями *A. gunibicum*

Год	Высота н.у.м., м	Начало отрастания стрелки	Бутонизац ия	Цветение	Плодоноше ние
2001	720	16.05	17.07	19.08	28.09
	1330	16.05	10.07	26.07	16.09
	1750	22.05	30.06	21.07	27.08
	2000	16.05	30.06	16.07	25.07
	2100	22.05	16.07	26.07	25.07
2002	720	30.05	20.07	21.08	10.10
	1330	26.05	16.07	16.08	26.09
	1750	28.05	30.06	26.07	15.09
	2000	16.05	30.06	26.07	22.08
	2100	25.05	10.07	28.07	16.09
2003	720	21.06	23.07	24.09	06.10
	1330	18.06	18.07	20.08	28.09
	1750	16.06	15.07	16.08	16.09
	2000	30.05	15.07	30.07	30.08
	2100	28.05	15.07	28.07	27.08

Это связано с тем, что для выборок с больших высот требуются большие суммы активных температур для инициации цветения и поэтому они вступают в цветение позже. Межпопуляционные различия по срокам цветения, являющиеся отражением результатов селективного воздействия

климата, меняющегося по высотным уровням, закреплены генетически и сохраняются в условиях интродукции. Разница сроков цветения групп особей приводит к репродуктивной изоляции и делает невозможным перекрестное опыление у этих групп (фенологические расы), в связи с чем крайние выборки не скрещиваются между собой.

При этом корневищно-луковичные виды – нагорные ксерофиты, остаются в вегетирующем состоянии вплоть до заморозков, в то время как луковичные виды стадии вегетации, цветения и плодоношения проходят в наиболее благоприятное время.

При сравнении сроков прохождения фенофаз *A. gunibicum* и *A. mirzajevii* в условиях эксперимента выяснилось, что между этими двумя видами имеются четко выраженные различия в фенологии, сохраняющиеся и в равных условиях интродукции: *A. mirzajevii* все фенологические фазы проходит раньше и быстрее, чем *A. gunibicum* (табл. 1 и 2).

Таблица 2
Результаты фенологических наблюдений за популяцией *A. mirzajevii*

Год	Начало отрастания стрелки	Бутонизация	Цветение	Плодоноше ние
2001	21.05	30.06	23.07	30.08
2002	29.05	16.07	17.08	28.09
2003	30.05	10.07	29.07	30.08

Потенциальные возможности образования семян *A. mirzajevii* в условиях эксперимента на ГЭБ реализуются на очень низком уровне из-за недостаточной энтомофилии. Кроме того в условиях Гуниба виды *A. gunibicum* и *A. mirzajevii* поражаются ржавчинными грибами из-за повышенной влажности данной местности, при этом второй вид страдает больше. Возможно, неустойчивость этого вида к грибкам является еще одним лимитирующим развитием фактором в условиях эксперимента. Низкая семенная продуктивность *A. mirzajevii* компенсируется активным вегетативным размножением.

Изучение типа опыления у изученных видов с использованием изоляторов позволяют сделать вывод об отсутствии самоопыления у данного вида. Кроме того, в некоторые годы, у тех выборок луков, у которых период цветения совпадал с дождливой погодой, отмечалась низкая завязываемость или полное ее отсутствие.

Вегетативное размножение. В естественных условиях у многих многолетних поликарпических растений половое размножение дополняется различными способами вегетативного размножения. Изучение вегетативного размножения показало, что для корневищно-

луковичных видов (*A. albidum*, *A. gunibicum*, *A. mirzajevii*) характерно вегетативное размножение партикуляцией, как правило, в середине генеративного периода. В результате образуются системы, состоящие из партикул (побегов, частных кустов) - клоны. У луковичных видов основным способом вегетативного возобновления является образование замещающей луковицы (пристрелочной), которая возникает в пазухе листа рядом с цветоносом, замещая материнскую луковицу к осени следующего года и дочерней луковички. Коэффициенты вегетативного размножения: *A. gunibicum* - 1-3, *A. mirzajevii* - 2-7, *A. albidum* - 1-5, *A. paniculatum* - 1-3.

Семенная продуктивность. Изучение семенной продуктивности в условиях эксперимента проводилось в популяциях *A. gunibicum*, *A. albidum* и *A. paniculatum*. Поскольку *A. mirzajevii* образует мало семян, то анализ семенной продуктивности данного вида не проводился.

При изучении показателей семенной продуктивности выявлены закономерности изменчивости комплекса признаков, которые связаны с феноритмом и вегетационным периодом, укорачивающимся вдоль высотного экоклина. Анализ элементов семенного размножения (количество плодов, процент плодоцветения, количество семян, коэффициент семенификации) данных видов показал что, на протяжении всего периода наблюдений популяции каждого вида отличаются между собой как в пределах одного года исследований, так и по годам (рис. 2-4).

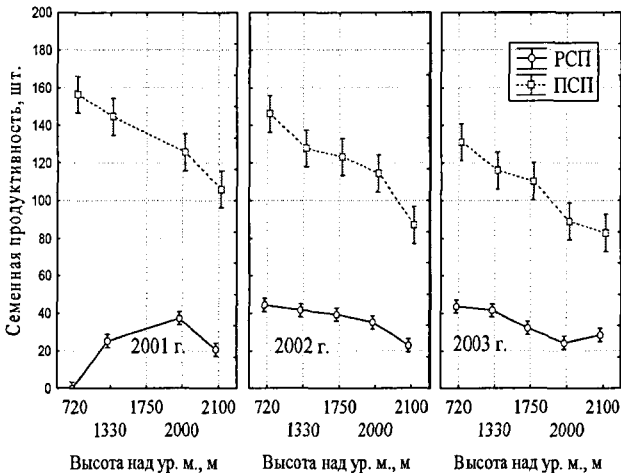


Рис. 2. Изменчивость семенной продуктивности 5 популяций

A. gunibicum в 2001-2003 гг.

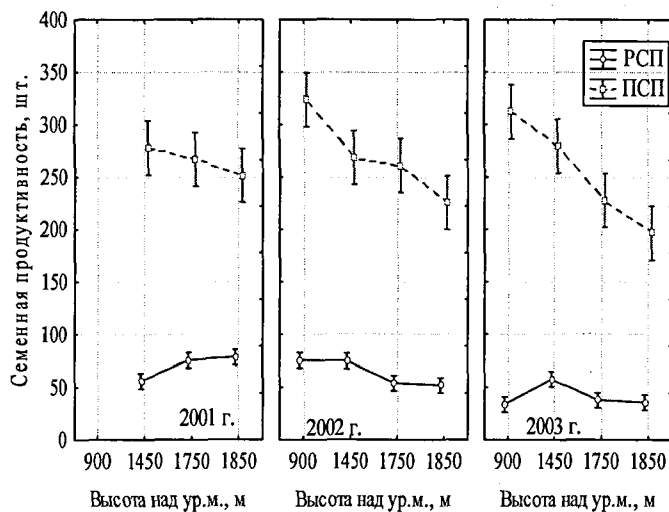


Рис. 3. Изменчивость семенной продуктивности 4 популяций *A. albidum* в 2001-2003 гг.

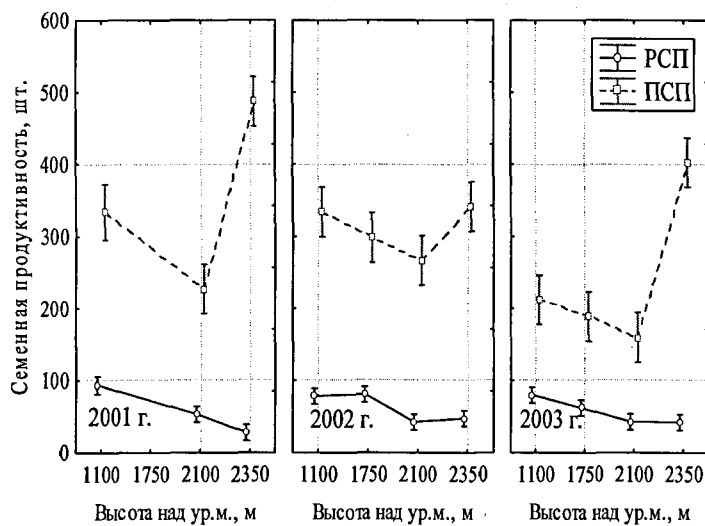


Рис. 4. Изменчивость семенной продуктивности 4 популяций *A. paniculatum* в 2001-2003 гг.

В высокогорной популяции *A. paniculatum* отмечается образование большого числа цветков, но фертильными из них оказывается лишь часть, остальные усыхают в виде мелких бутончиков.

Изученные виды являются насекомопыляемыми растениями. Завязываемость плодов и их реальная семенная продуктивность, в отличие от потенциальной, связаны с активностью насекомых-опылителей, что находится в прямой зависимости от важнейших косвенно действующих экологических факторов: температуры, ливневых дождей, длительного холодного ненастья и т.д. Об этом свидетельствуют и результаты опытов по определению типа опыления с использованием изоляторов соцветий. Образование семян видов изменяется по годам или вовсе не обеспечивается вследствие повреждения генеративной сферы особей по разным причинам. Показатели реальной семенной продуктивности (РСП) достоверно различаются по годам во всех изученных популяциях.

В оптимальных для развития растений условиях образуется максимальное число плодов и семян. Чем благоприятней условия, тем меньше разница между ПСП и РСП. Для изучения природы факторов, влияющих на ПСП и РСП, а также степени их воздействия был проведен двухфакторный дисперсионный анализ данных. Анализ соотношения сил влияния происхождения популяций и условий года показал, что случайные события и погодные условия года оказывают большее воздействие на изменчивость показателей реальной семенной продуктивности, чем генетические особенности растений (рис. 5).

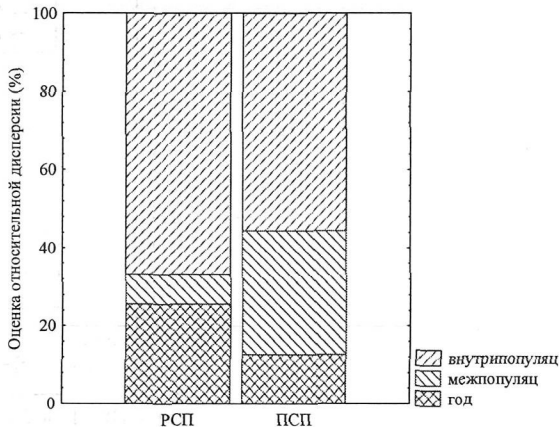


Рис. 5. Оценка доли влияния факторов «год» и «популяция» на изменчивость показателей семенной продуктивности *A. gunibicum*.

Особенности биологии семян. Для луков *A. albidum*, *A. gunibicum*, *A. paniculatum* был проведен сравнительный анализ размеров семян и

массы сотни семян (МСС). Так как этот показатель у популяций растений с разных высот различается, то это позволяет использовать данный признак при изучении внутривидовой изменчивости (табл. 3).

Таблица 3
Характеристика семян видов *Allium* в условиях эксперимента
(в каждой популяции $n=30$)

Вид	Высота над.ур. м., м	Размеры семян, мм			Масса ста семян (МСС), мг.
		длина	ширина	толщина	
		$\bar{x} \pm S_x$	$\bar{x} \pm S_x$	$\bar{x} \pm S_x$	
<i>Allium albidum</i>	900	1,8±0,02	1,3±0,02	1,1±0,02	142,3±1,00
	1450	1,8±0,02	1,4±0,02	1,1±0,02	176,9±2,03
	1750	1,9±0,02	1,4±0,02	1,2±0,02	188,6±1,21
	1850	2,0±0,02	1,4±0,02	1,2±0,02	195,3±1,67
	Σ	1,9±0,01	1,4±0,01	1,2±0,01	175,8±3,74
<i>Allium gunibicum</i>	720	2,3±0,04	1,2±0,02	1,1±0,01	128,8±2,62
	1330	2,4±0,04	1,2±0,03	1,1±0,02	166,3±1,11
	1750	2,7±0,04	1,4±0,05	1,1±0,01	188,8±1,15
	2000	2,8±0,02	1,4±0,02	1,1±0,02	196,6±1,28
	2100	3,0±0,03	1,4±0,02	1,2±0,02	208,1±0,85
Σ	2,6±0,03	1,3±0,02	1,1±0,01	177,7±4,54	
<i>Allium paniculatum</i>	1100	3,2±0,03	1,4±0,02	0,7±0,02	113,3±1,10
	1750	3,4±0,04	1,4±0,03	0,7±0,02	126,9±1,49
	2100	3,6±0,03	1,5±0,03	0,7±0,02	135,4±2,15
	2350	3,6±0,02	1,7±0,02	0,8±0,02	159,4±0,86
	Σ	3,5±0,02	1,5±0,02	0,7±0,01	133,7±3,10

Результаты изучения размеров семян и массы сотни семян показывают, что здесь наблюдается изменчивость в зависимости от высотного градиента. Корреляционный анализ выявил между массой 100 семян и высотным фактором достоверные положительные корреляционные связи (r_{xy}): *A. albidum* (0,98), *A. gunibicum* (0,99); *A. paniculatum* (0,90) (табл. 4).

Таблица 4
Результаты дисперсионного и регрессионного анализа изменчивости массы семян (МСС) популяций видов *Allium*

Вид	Число степеней свободы	Однофакторный дисперсионный анализ		Регрессионный анализ		r_{xy}
		F	$h^2, \%$	F	$r^2, \%$	
<i>A. albidum</i>	30	238*	96	623*	95	0,98*
<i>A. gunibicum</i>	38	416*	98	1298*	97	0,99*
<i>A. paniculatum</i>	30	416*	95	134*	82	0,90*

Примечание. F— критерий Фишера; h^2 - сила влияния фактора; r_{xy} - коэффициент корреляции между фактором и признаком; r^2 - коэффициент детерминации, %. Уровень достоверности - * - $p < 0.05$; ** - $p < 0.01$; *** - $p < 0.001$.

Глава 5. Внутривидовая изменчивость морфологических признаков некоторых видов рода *Allium* в условиях интродукции

В главе приводятся результаты анализа изменчивости 21 морфологических признаков *A. albidum*, *A. gunibicum*, *A. mirzajevii*, *A. paniculatum*. По итогам дисперсионного, регрессионного и дискриминантного анализов выявлено следующее. Анализ средних значений признаков показал, что популяции изученных видов неоднородны. При этом наблюдается тенденция уменьшения средних значений морфологических признаков как вегетативной, так и генеративной сфер с возрастанием высоты над уровнем моря, что связано с суровыми условиями обитания на больших высотах для выживания и сохранения генофонда растений.

В результате проведенного дисперсионного анализа однофакторной модели и с учетом линейной регрессии по каждому из изучаемых признаков выяснилось, что комплекс факторов высотного градиента существенно, с высокой степенью достоверности, влияет на характер клинальной изменчивости всех учтенных признаков *A. gunibicum*, *A. albidum*, *A. paniculatum* (табл. 5).

Таблица 5

Результаты однофакторного дисперсионного и регрессионного анализа изменчивости признаков *Allium gunibicum* в зависимости от происхождения популяций

№	Признак	Дисперсионный анализ		Регрессионный анализ		
		F (1,148)	h ² , %	F (1,148)	r ² , %	r _{xy}
1	Диаметр луковицы, мм	37,6***	50,9	102,4***	40,9	-0,64*
2	Высота луковицы, мм	79,9***	68,8	262,6***	63,9	-0,80*
3	Высота стрелки, см	15,4***	29,8	40,7***	21,6	-0,46*
4	Диаметр стрелки у основания, мм	29,0***	44,5	118,1***	44,4	-0,67*
5	Диаметр стрелки под соцветием, мм	0,9	2,4	2,9	2,0	-0,14
6	Число листьев, шт	19,1***	34,5	28,8***	16,3	0,40*
7	Длина тах листа, см	23,4***	39,2	78,7***	34,7	-0,59*
8	Ширина тах листа, мм	99,5***	73,3	50,7***	25,5	-0,51*
9	Длина tip листа, см	49,5***	57,7	100,1***	40,4	-0,64*
10	Ширина tip листа, мм	174,4***	82,8	145,5***	49,6	-0,70*
11	Число цветков в соцветии, шт	13,9***	27,8	50,7***	25,5	-0,51*
12	Длина цветоножки тах цветка, мм	16,8***	31,7	44,2***	23,0	-0,48*
13	Длина лепестка наружного круга, мм	9,1***	19,9	22,9***	13,4	-0,37*
14	Ширина лепестка наружного круга, мм	34,9***	49,1	139,5***	48,5	-0,70*
15	Длина лепестка внутреннего круга, мм	23,8***	39,6	89,2***	37,6	-0,61*
16	Ширина лепестка внутреннего круга, мм	16,7***	31,5	57,7***	28,1	-0,53*
17	Длина цветоножки tip цветка, мм	28,8***	44,2	84,0***	36,2	-0,60*
18	Длина лепестка наружного круга, мм	19,8***	35,3	76,6***	34,1	-0,58*
19	Ширина лепестка наружного круга, мм	75,6***	67,6	283,4***	65,7	-0,81*
20	Длина лепестка внутреннего круга, мм	42,3***	53,8	154,6***	51,1	-0,71*
21	Ширина лепестка внутреннего круга, мм	62,71***	63,4	226,1***	60,4	-0,78*

Для выявления комплекса признаков, реагирующих на высотный градиент, был использован пошаговый дискриминантный анализ стандартным методом. Дискриминантный анализ выявил достаточно четкие различия между выборками из популяций, пересаженных с разных местообитаний, по комплексу исследованных морфологических признаков (рис. 6-8).

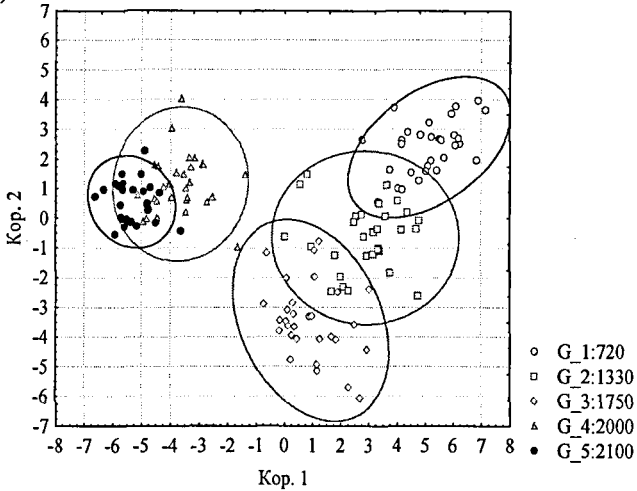


Рис 6. Дискриминация 5 популяций *Allium gunibicum* в пространстве первых двух канонических корней.

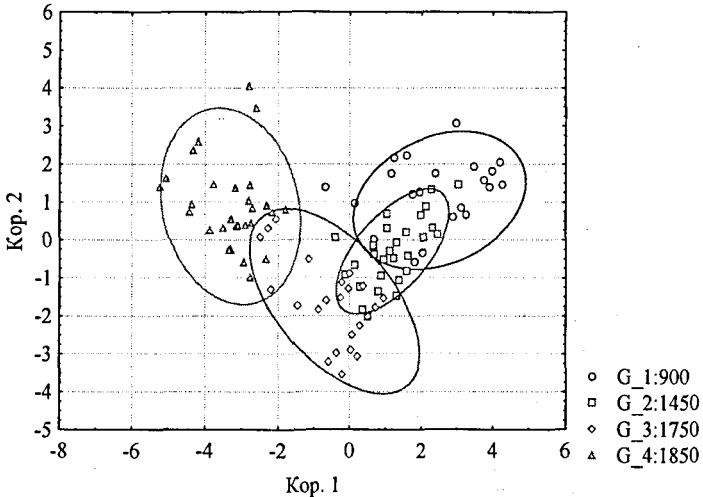


Рис 7. Дискриминация 4 популяций *A. albidum* в пространстве первых двух канонических корней.

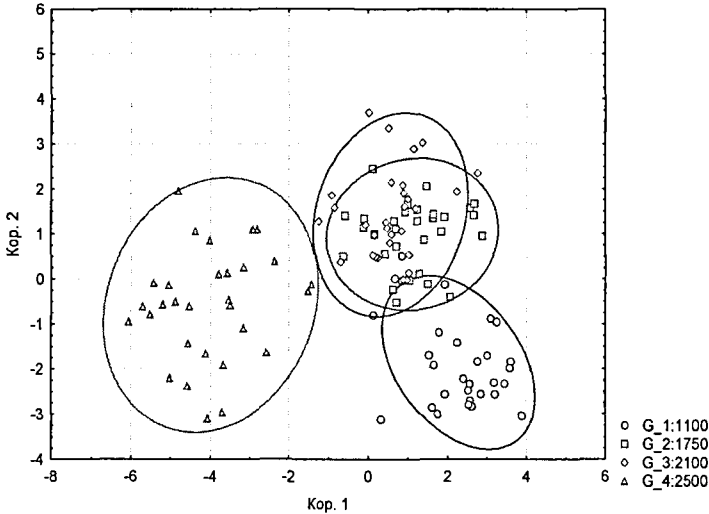


Рис 8. Дискриминация 4 популяций *A. paniculatum* в пространстве первых двух канонических корней.

Каждая выборка в пространстве координат образует отдельную группу и занимает достаточно обособленное положение, соответствующее величине вегетативных и генеративных органов растения. Характер расположения объектов вокруг центроидов групп в пространстве двух первых канонических корней позволяет предположить, что вдоль первой оси они расположены соответственно высоте над уровнем моря.

Таким образом, изучение репродуктивной биологии и внутривидовой изменчивости дикорастущих луков флоры Восточного Кавказа (*A. albidum*, *A. gunibicum*, *A. paniculatum*) показало, что в условиях эксперимента, на одном высотном уровне Гунибского плато наблюдается следующая закономерность: с ростом высоты над уровнем моря местоположения исходной популяции уменьшаются общие размеры растений, а размеры и масса выполненных семян повышаются.

Для выяснения сходства и различий между *A. gunibicum* и *A. mirzajevii* были проведены наблюдения в природе и изучение популяций в условиях интродукции. В естественных условиях *A. mirzajevii* произрастает на мелкощебнистых алебастрово - известняковых склонах и в трещинах скал. При этом количество лукович на корневище у него достигает до 60-80 штук и, на первый взгляд, напоминает куртинку *Festuca* (типа *F. varia*), из-за сизых листьев и большого количества лукович на одном корневище. А *A. gunibicum* чаще всего отмечается только в трещинах скал и количество лукович не превышает 8-12 шт. Сравнительный анализ

морфологических признаков *A. gunibicum* и *A. mirzajevii*, выращенных в равных условиях культуры выявил четкие различия между ними (табл. 6).

Таблица 6

Изменчивость морфологических признаков вегетативной и генеративной сфер *Allium gunibicum* и *Allium mirzajevii*

№	Признаки	<i>A.gunibicum</i> (n=30)		<i>A.mirzajevii</i> (n=30)	
		$\bar{x} \pm S\bar{x}$	CV,%	$\bar{x} \pm S\bar{x}$	CV,%
1	Диаметр луковицы, мм	7,4±0,12	9,2	3,6±0,09	13,6
2	Высота луковицы, мм	35,4±0,78	12,0	19,5±0,47	13,2
3	Высота стрелки, см	27,1±0,72	14,5	14,7±0,29	10,8
4	Диаметр стрелки у основания, мм	1,9±0,06	17,3	1,1±0,01	7,6
5	Диаметр стрелки под соцветием, мм	1,1±0,02	12,3	0,9±0,01	7,8
6	Число листьев, шт	3,5±0,09	14,5	3,2±0,08	13,3
7	Длина тах листа, см	13,6±2,69	10,9	9,3±3,21	18,9
8	Ширина тах листа, мм	2,0±0,03	7,3	1,1±0,01	6,0
9	Длина min листа, см	7,9±1,42	9,8	4,0±1,10	15,2
10	Ширина min листа, мм	1,9±0,03	8,1	0,6±0,01	13,9
11	Число цветков в соцветии, шт	21,8±0,98	24,6	10,0±0,46	25,3
12	Длина цветоножки тах цветка, мм	10,1±0,19	10,3	9,8±0,20	11,0
13	Длина лепестка наружного круга, мм	4,9±0,11	12,4	4,4±0,08	10,0
14	Ширина лепестка наружного круга, мм	3,1±0,03	5,1	2,1±0,01	3,9
15	Длина лепестка внутреннего круга, мм	5,8±0,11	10,2	5,3±0,07	7,5
16	Ширина лепестка внутреннего круга, мм	3,5±0,14	21,4	2,5±0,05	11,2
17	Длина цветоножки min цветка, мм	7,5±0,19	14,0	7,1±0,11	8,3
18	Длина лепестка наружного круга, мм	4,8±0,07	8,3	4,3±0,07	9,1
19	Ширина лепестка наружного круга, мм	3,1±0,01	2,3	2,1±0,01	3,9
20	Длина лепестка внутреннего круга, мм	5,8±0,08	7,8	4,6±0,09	10,4
21	Ширина лепестка внутреннего круга, мм	3,4±0,09	14,6	2,2±0,03	8,1

В подглаве «Изучение изменчивости признаков генеративной сферы» приводятся результаты сравнительного исследования признаков генеративной сферы (число цветков в соцветии, высота стрелки). Размеры зонтика обычно положительно коррелируют с размерами всего растения. Стрелка у лука является ассимилирующим органом, и за счет её фотосинтетической деятельности обеспечиваются формирование и налив семян, кроме того он выполняет функции выноса соцветия, увеличения радиуса разноса семян ветром. Цветонос у луковичного вида - *A. paniculatum* - отмирает в фазу плодоношения или вскоре после нее. У корневищно-луковичных луков - *A. gunibicum*, *A. mirzajevii*, *A. albidum* - цветонос, отходящий от живой части корневища, остается еще зеленым после того, как семена созрели и высыпались. Отмирает он, начиная с верхней части.

При сравнительном анализе изменчивости элементов генеративного побега популяций *A. gunibicum*, *A. albidum*, *A. paniculatum* наблюдается уменьшение средних значений признаков по мере увеличения высоты над

уровнем моря. Эта зависимость сохраняется в разные годы исследований. Исключение составляет высокогорная популяция *A. paniculatum*, в которой образуется большое число цветков, часть которых усыхает, так и не раскрывшись. Изучение влияния факторов «год» и «высота над ур. моря» показало, что на изменчивость высоты цветочной стрелки и числа цветков в соцветии большее влияние оказывает фактор «высота над ур. моря». Между высотным градиентом и значениями рассматриваемых признаков отмечены достоверные отрицательные связи.

При этом, чем больше географическая разобщенность исходных локальных популяций, тем больше различие между ними, поскольку растения, обитая в удаленных друг от друга частях ареалов и в несходных условиях среды, обладают различными генофондами и разными признаками вследствие адаптации их к специфическим экотопам.

На большой высоте происходит уменьшение числа цветков и репродуктивного усилия, в то время как фотосинтетические структуры, которые поддерживают функционирование генеративных органов, остаются неизменными. Такая пластичность позволяет растениям при благоприятных условиях переходить на семенную продукцию, и в короткие сроки пройти фазы цветения и завязывания плодов. Эти особенности генетически закреплены и сохраняются в равных экспериментальных условиях, несмотря на выращивание в отсутствии ценотического пресса, когда виды получают возможность нормально развиваться, давать семенное возобновление, что является одним из факторов адаптации растений, т.е. проявляется межвидовая дифференциация.

ВЫВОДЫ

1. Сравнительное изучение модельных объектов (*A. gunibicum*, *A. albidum*, *A. paniculatum*) в популяционно-экологических экспериментах выявило изменчивость феноритмов и вегетационного периода популяций, укорачивающегося вдоль высотного эоклина. Популяции с больших высот проходят все фенофазы быстрее, чем популяции с меньших высот. Наибольшие различия наблюдаются в длительности фаз бутонизации и цветения. При этом разные сроки цветения групп особей приводят к тому, что становится невозможным перекрестное опыление у этих групп, т.е. наблюдается явление репродуктивной изоляции, образование фенолологических рас.

2. Изучение способов самоподдержания видов, соотношения вегетативного и семенного размножения луков как проявление эколого-ценотических адаптивных стратегий видов в равных условиях интродукции при отсутствии антропогенного и ценотического пресса показало, что дикорастущие луки в благоприятное время для семенного размножения переходят в генеративную фазу, а при неблагоприятных

условиях среды наблюдается только вегетативное размножение. Семенная продуктивность популяций зависит как от происхождения популяций, так и от погодных условий сезона, от которых зависит активность насекомых-опылителей. Кроме того, выявлена межпопуляционная дифференциация по массе семян, связанная с увеличением высоты над уровнем моря, что характерно для видов с г-типом репродуктивной стратегии и с промежуточной стратегией.

3. Сравнение популяций по биоморфологическим параметрам выявило достоверные различия как на внутривидовом, так и межпопуляционном уровнях. Оценка степени внутривидовой дифференциации видов *Allium* для выявления закономерностей селективного влияния комплекса факторов вдоль высотного градиента выявило тенденцию уменьшения мощности растений с ростом высоты местообитаний над уровнем моря, увеличения вклада растений в выживаемость семенного потомства (увеличение массы семян).

4. Изучение феноритмов, морфологических признаков, репродуктивной биологии *A. mirzajevii* и *A. gunibicum* в равных условиях эксперимента, а также наблюдения за популяциями этих видов в природных местообитаниях (окр. сел. Могох, Чалда) позволили дополнить морфологические признаки, подтвердить видовую самостоятельность *A. mirzajevii*, а также предложить занести его в Красную книгу РФ как узлокальный эндемик Дагестана.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

1. **Айдамирова А.Н.** Проявление внутривидовой изменчивости дагестанского эндема *Allium gunibicum* Misch. ex Grossh. в условиях интродукции// Материалы II Международной конференции «Биологическое разнообразие Кавказа». – Махачкала: ИПЦ ДГУ, 2000. – С.45-46.
2. **Айдамирова А.Н.** Внутривидовая изменчивость *Allium paniculatum* L. в условиях интродукции// Материалы Общероссийской научно-практической конференции «Горные регионы России: стратегия устойчивого развития в XXI веке – Повестка дня 21» (21-24 октября 2002 г.). – Махачкала, ДНЦ РАН, 2003. - С. 203-205.
3. **Айдамирова А.Н.** Изучение дагестанских эндемиков *Allium gunibicum* Misch. ex Grossh. и *Allium mirzajevii* Tscholok. в условиях интродукции// Материалы XVII научно-практической конференции по охране природы Республики Дагестан. – Махачкала: изд. «Юпитер», 2003. - С. 41-43.
4. **Айдамирова А.Н.** Проявление внутривидовой изменчивости у видов *Allium paniculatum* L. и *A.gunibicum* Misch. ex Grossh. в условиях интродукции // Материалы VIII Молодежной конференции

- ботаников в Санкт-Петербурге (17-21 мая 2004 года). — СПб.: СПГУТД, 2004. - С. 198.
5. **Алибегова А.Н.** Семенная продуктивность *Allium gunibicum* Miscz. ex Grossh. (*Alliaceae*) в условиях интродукции // Эколого-популяционный анализ полезных растений: интродукция, воспроизводство, использование. Материалы X Международного симпозиума (Сыктывкар, Республика Коми, Россия, 4-8 августа 2008 г.). - Сыктывкар, 2008. - С. 8 – 10.
 6. **Алибегова А.Н.** Изучение морфологической изменчивости *Allium gunibicum* Miscz. ex Grossh. (*Alliaceae*) в условиях интродукции // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века: Материалы всероссийской конференции (Петрозаводск, 22-27 сентября 2008 г.). Часть 6 - «Экологическая физиология и биохимия растений», «Интродукция растений». Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2008. С. 172-174.
 7. **Алибегова А.Н.** Межпопуляционная изменчивость *Allium paniculatum* L. (*Alliaceae*) в условиях интродукции // Современное состояние и пути развития популяционной биологии: Материалы X Всероссийского популяционного семинара (г. Ижевск, 17-22 ноября 2008 г.). – Ижевск: Книгоград, 2008. – С. 82-84.
 8. **Алибегова А.Н.** Оценка внутривидовой изменчивости *Allium paniculatum* L. (*Alliaceae*) в условиях интродукции // Научные и методологические проблемы современного биологического ресурсоведения. Материалы международной конференции, посвященной 100-летию П.Л.Львова (Дагестанский гос. университет, биол. факульт., каф. ботаники). – Махачкала: ИПЦ ДГУ, 2008. – С. 127-130.
 9. ***Алибегова А.Н., Муртазалиев Р.А.** Изучение *Allium gunibicum* Miscz. ex Grossh. (*Alliaceae*) в условиях интродукции // «Юг России: экология, развитие», № 3, 2008. - С. 12-17.
 10. **Алибегова А.Н.** Сравнительный анализ морфологии *Allium mirzajevii* Tscholok. и *Allium gunibicum* Miscz. ex Grossh. в условиях интродукции // Труды Дагестанского Отделения Русского ботанического общества. Выпуск 1. Махачкала, 2008. – С. 54-57.
 11. **Алибегова А.Н.** Природные и интродуцированные виды луковых Дагестана и перспективы их в расширении горного растениеводства // Биологические и гуманитарные ресурсы развития горных регионов: Материалы Международной научной конференции, 10-12 сентября 2009 года. – Махачкала: ИП Овчинников, 2009. – С. 195 – 198.
 12. **Алибегова А.Н.** Изучение морфологической изменчивости *Allium albidum* (*Alliaceae*) в условиях интродукции // «Экология. Природные ресурсы. Рациональное природопользование. Охрана окружающей

- среды» (26-28 октября 2009 г) Бюл. МОИП, отд. биол., т. 114, вып.3, 2009, приложение 1, часть 3. – С. 3-6.
- 13. Алибегова А.Н.**, Муртазалиев Р.А. О видовой самостоятельности *Allium mirzajevii Tscholok. (Alliaceae)* // «Новости систематики высших растений», Том 41. СПб, 2010. – С. 63-68.
- 14. Алибегова А.Н.**, Мусаев А.М. Оценка внутривидовой изменчивости дагестанского эндемика *Allium gunibicum Misch. ex Grossh. (Alliaceae)* в условиях интродукции // Материалы Всеросс. конференции «Закономерности распространения, воспроизведения и адаптаций растений и животных», посвящ. 80-летию проф. Юсуфова А.Г. – Махачкала: ИПЦ ДГУ, 2010. – С. 23-26.

* - Статья опубликована в журнале перечня ВАК

1

Подписано в печать 18.05.2011г.
Формат 60x84_{1/16}. Печать ризографная. Бумага офсетная.
Гарнитура «Таймс». Усл. п. л. 1. Тираж 100 экз.

Отпечатано в типографии АЛЕФ, ИП Овчинников М.А.
Тел.: +7-928-264-88-64, +7-903-477-55-64, +7-988-2000-164