

ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ

УДК 581.15 582.52

СТРУКТУРА ИЗМЕНЧИВОСТИ ПРИЗНАКОВ ПЛОДА ПОПУЛЯЦИЙ *SMILAX EXCELSA* L. В ДАГЕСТАНЕ

Х. У. Алиев^{1,2}

¹Горный ботанический сад ДНЦ РАН
²Сочинский национальный парк

В работе приводятся результаты изучения изменчивости признаков плода трех популяций *Smilax excelsa* L. Дагестана. Выявлена географическая обособленность популяции *S. excelsa* из окрестностей с. Приморское и схожесть расположенных в идентичных климатических условиях (на краю ареала) популяций из окрестностей с. Падар и с. Шушановка. Наибольшие корреляционные связи прослеживаются у весовых признаков плода и семени *S. excelsa* с признаком «коэффициент эффективности плода», что говорит об их функциональной взаимозависимости. Наибольший вклад в изменчивость вносят признаки: «коэффициент эффективности плода» – 54,5%, «масса 100 семян» – 45,1%, «масса самого крупного семени» – 44,8%, «масса семян» – 40,7% и «индекс плода (длина/диаметр)» – 35,5%. Доля влияния всех этих признаков на межпопуляционную изменчивость достоверно связана с широтным градиентом. Наибольшее влияние фактор широтного градиента оказывает на признак «индекс плода (длина/диаметр)» – $r^2 = 34,5\%$.

The paper presents the results of the study of variability of the signs of the fruit of the three populations of *Smilax excelsa* L. in Daghestan. The geographical isolation of the population from the vicinity of the village of Primorskoe and the similarity of populations located in the identical climatic conditions (on the edge of the area) of the village of Padar and the village of Shushanovka. The highest correlation can be traced of weight characteristics of the fruit and seed of *S. excelsa* with a sign of "the efficiency of the fruit", indicating their functional interdependence. The greatest contribution to the signs variability is "the efficiency rate of the fetus" – 54,5%, "the mass of 100 seeds" – 45,1%, "the mass of the largest seed" – 44,8%, "the seed weight" – 40,7%, and "the index of fruit (length/diameter)" – 35,5%. The share of the influence of all these features on the inter-population variability is significantly associated with the latitudinal gradient. The greatest influence of the latitudinal gradient factor occurred in "the fetal index (length / diameter)": $r^2 = 34,5\%$.

Ключевые слова: редкий вид, *Smilax excelsa* L., Дагестан, популяция, изменчивость, морфологические признаки, плод.

Keywords: rare species, *Smilax excelsa* L., Daghestan, population, variability, morphological features, fruit.

Сассапариль высокий (*Smilax excelsa* L.) – охраняемый вид Дагестана с категорией редкости 2, «уязвимый вид», сохранившийся с третичного периода. Произрастает на территории республики в составе внеарусной растительности под пологом смешанных широколиственных лесов Терско-Сулакской низменности и Приморской равнины. Основной ареал исследуемого вида сосредоточен в пределах Самурского реликтового лианового леса. Небольшими островками подобные лесные участки сохранились вдоль всей Приморской равнины, доходя до пос. Новый Каякент. Из-за высокой антропогенной нагрузки лесные участки по направлению к северу от указанной точки, протяженностью 125 км уже сведены, и *S. excelsa* в настоящее время здесь не произрастает. Вновь *S. excelsa* появляется в низменных лесах окр. с. Шушановка Кизилюртовского района [1].

Анализ межпопуляционной изменчивости признаков позволит установить долю влияния условий, связанных с изоляцией и разнообразием эколого-географических факторов. Ранее нами проведено изучение внутри- и межпопуляционной изменчивости морфологических признаков вегетативной и генеративной сферы природных популяций *S. excelsa* из окр. с. Приморское Магарамкентского района и окр. с. Шушановка Кизилюртовского района [2].

В настоящем сообщении приводится сравнительная оценка двух указанных выше популяций с популяцией из окр. с. Падар Дербентского района.

Материал и методы

Материалом для выявления межпопуляционной изменчивости морфологических признаков вегетативной и генеративной сферы послужили сборы из трех точек произрастания *S. excelsa* в Дагестане: окр. с. Приморское Магарамкентского района, окр. с. Падар Дербентского района и окр. с. Шушановка Кизилюртовского района. Всего в приморской популяции взято по 30 плодов у 13 особей и 160 однолетних смешанных вегетативно-генеративных побегов у 20 особей. В популяции из окр. с. Падар, расположенного на расстоянии 75 км к северу от приморской популяции, для учета взято по 30 плодов и 195 побегов у 10 особей. В популяции из окр. с. Шушановка, расположенного на расстоянии 125 км к северо-западу от падарской популяции, взято по 30 плодов и 195 побегов у 10 особей. Учитывались следующие количественные признаки: масса плода, число семян в плоде, масса семян, масса самого крупного семени, диаметр плода, длина плода, масса 100 семян, коэффициент эффективности плода и индекс плода – длина/диаметр. Весовые признаки измерялись с точностью до 1 мг на электронных весах «Ohaus», размерные – с точностью до 0,01 мм штангенциркулем. Математическая обработка полученных данных проводилась с использованием методов описательной статистики, корреляционного, дискриминантного и дисперсионного анализов на лицензионной системе Statistica v. 5.5 [3–5].

Результаты

В табл. 1 приведены статистические параметры признаков плода трех популяций *S. excelsa* Дагестана. Видно, что наибольшая (повышенная и высокая) [6] изменчивость для всех трех популяций характерна для большинства признаков, связанных с массой плодов и семян. Различия по массе плода во всех изученных популяциях ниже, по признакам семени выше, особенно для падарской популяции. Это объясняется наибольшим значением у последней коэффициента эффективности плода – 40,4%. Здесь выше и все средние значения признаков (кроме признака «длина плода»). У популяции из окр. с. Шушановка показатели ближе к падарской. У приморской популяции значения всех учтенных признаков ниже. Это можно объяснить более суровыми климатическими условиями произрастания падарской и шушановской популяций, которые расположены севернее.

Плоды по направлению с юга на север приобретают более округлую форму: индекс плода – приморская – 84,3, падарская – 90,3, шушановская – 95,1.

В табл. 2 приведены результаты двухфакторного дисперсионного анализа, в котором учтены показатели всех повторностей признаков особей в популяциях. Различия как на внутри-, так и на межпопуляционном уровне по всем учтенным признакам плода достоверны на самом высоком уровне значимости. По большинству признаков значения межпопуляционных различий выше индивидуальных. Наибольший вклад в межпопуляционные различия вносят признаки «коэффициент эффективности плода» – 42,8%, «масса самого крупного семени» – 35,4%, «масса 100 семян» – 32,6%, «масса семян» – 25,1% и «индекс плода (длина/диаметр)» – 21,0%, наименьший – «масса плода» и «число семян в плоде».

В некоторых случаях для выявления признаков, вносящих наибольший вклад в межпопуляционную изменчивость, целесообразно проводить статистический анализ с использованием средних значений учтенных признаков особей в популяциях (табл. 3). Такой методологический подход позволяет исключить влияние широкого размаха колебаний значений признака, наблюдающихся при учете всех повторностей измерений внутри каждой особи. При этом прослеживается увеличение информативности и достоверности доли влияния некоторых признаков, которые могут быть использованы как индикатор-

ные, отражающие степень влияния экологических факторов среды. И наоборот, доля влияния некоторых признаков, вносящих определенный вклад при учете всех повторностей у особей, при учете средних значений признака может стать незначительной.

Таблица 1. Статистические параметры количественных признаков плода трех популяций *S. excelsa* в Дагестане

Признаки	Самур (N = 390)	Падар (N = 300)	Шушановка (N = 300)	Общее (N = 990)
	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$ CV, %			
Масса плода	0,502±0,0057 22,5	0,538±0,0062 19,9	0,514±0,0073 24,5	0,517±0,0037 22,5
Число семян	2,6±0,03 20,7	2,6±0,03 22,5	2,5±0,03 22,2	2,6±0,02 21,8
Масса семян	0,142±0,0028 38,7	0,218±0,0031 24,3	0,189±0,0033 30,6	0,179±0,0020 35,6
Масса самого крупного семени	0,060±0,0011 37,9	0,095±0,0010 17,7	0,081±0,0011 24,4	0,077±0,0008 32,6
Диаметр плода	1,09±0,013 24,4	1,05±0,004 6,6	1,01±0,005 7,7	1,05±0,006 17,1
Длина плода	0,89±0,006 13,8	0,94±0,003 6,1	0,96±0,004 6,8	0,93±0,003 10,3
Коэффициент эффективности	28,2±0,38 26,4	40,4±0,30 12,9	36,3±0,27 12,9	34,4±0,25 23,3
Масса 100 семян	5,490±0,1077 38,7	8,658±0,0985 19,7	7,535±0,1098 25,2	7,070±0,0750 33,4
Индекс плода (длина/диаметр)	84,3±0,67 15,7	90,3±0,23 4,4	95,1±0,19 3,4	89,4±0,31 11,1

Таблица 2. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа для признаков трех популяций *S. excelsa* Дагестана (N = 990)

Признаки	Факторы	df	MS фактора	df остаточное	MS остаточное	F-критерий	h ² , %
Масса плода	популяция	2	0,1154	975,6119	0,016895	6,83**	1,7**
	особь	12	0,1593	975,0000	0,011519	13,83***	14,3***
Число семян	популяция	2	1,1983	577,3012	0,331327	3,62*	0,8*
	особь	12	0,9519	975,0000	0,307907	3,09***	3,6***
Масса семян	популяция	2	0,5044	53,8729	0,004357	115,80***	25,1***
	особь	12	0,0561	975,0000	0,002404	23,34***	16,7***
Масса самого крупного семени	популяция	2	0,1092	27,4819	0,000711	153,70***	35,4***
	особь	12	0,0128	975,0000	0,000251	51,38***	25,0***
Диаметр плода	популяция	2	0,5485	95,6305	0,039663	13,83***	3,4***
	особь	12	0,3782	975,0000	0,026888	14,07***	14,2***
Длина плода	популяция	2	0,4769	84,5058	0,010634	44,85***	10,6***
	особь	12	0,1082	975,0000	0,006949	15,58***	14,4***
Коэффициент эффективности	популяция	2	13542,65	23,6452	68,77387	196,92***	42,8***
	особь	12	1345,98	975,0000	20,57757	65,41***	25,5***
Масса 100 семян	популяция	2	897,18	30,5570	6,335550	141,61***	32,6***
	особь	12	108,94	975,0000	2,463612	44,22***	23,8***
Индекс плода (длина/диаметр)	популяция	2	10174,20	93,0881	98,87530	102,90***	21,0***
	особь	12	956,47	975,0000	66,51314	14,38***	11,9***

Примечание: h², % – сила влияния фактора, *** – достоверность различий на p < 0,001.

Наблюдаются значительные колебания в достоверности различий изученных признаков, которые мало проявлялись при учете всех повторностей признака у особей в популяциях.

Таблица 3. Результаты однофакторного дисперсионного анализа для признаков плода трех популяций *S. excelsa* Дагестана (N = 33)

Признаки	df	MS фактора	df остаточное	MS остаточное	F-критерий	h ² , %	r ² , %	R
Масса плода	2	0,004	30	0,00751	0,51	3,3	0,3	0,06
Число семян	2	0,04	30	0,03711	1,08	6,7	5,9	-0,24
Масса семян	2	0,02	30	0,00162	10,38***	40,7***	13,3*	0,36*
Масса самого крупного семени	2	0,004	30	0,00029	12,72***	44,8***	15,3*	0,39*
Диаметр плода	2	0,02	30	0,02063	0,89	5,6	5,5	-0,23
Длина плода	2	0,02	30	0,00460	3,46*	18,7*	15,5*	0,39*
Коэффициент эффективности	2	451,42	30	25,09679	17,99***	54,5***	20,7**	0,45**
Масса 100 семян	2	29,91	30	2,42659	12,32***	45,1***	16,1*	0,40*
Индекс плода (длина/диаметр)	2	339,14	30	41,00359	8,27**	35,5**	34,5**	0,59**

Примечание: h², % – сила влияния фактора, *** – достоверность различий на p < 0,001.

Видно, что доля влияния некоторых признаков сильно ослабевает и такие признаки, как «масса плода», «число семян» и «диаметр плода», не влияют на межпопуляционные различия. Как и при двухфакторном анализе, наибольший вклад в межпопуляционную изменчивость вносят признаки: «коэффициент эффективности плода» – 54,5%, «масса 100 семян» – 45,1%, «масса самого крупного семени» – 44,8%, «масса семян» – 40,7% и «индекс плода (длина/диаметр)» – 35,5%. Доля влияния всех этих признаков на изменчивость достоверно связана с широтным градиентом. Наибольшее влияние широтное расположение популяции оказывает на признак «индекс плода (длина/диаметр)» – r² = 34,5%. Это подтверждается наибольшим значением коэффициента детерминации – R = 0,59. Доля влияния остальных учтенных признаков незначительна.

Для определения степени различий между тремя изученными популяциями *S. excelsa* Дагестана был рассчитан t-критерий Стьюдента (табл. 4). Наибольшие значения уровня достоверности различий в сравниваемых популяциях при учете повторностей измерений у всех особей наблюдаются у признаков «масса семян», «масса самого крупного семени», «коэффициент эффективности» и «масса 100 семян». Меньше всего различий проявляется у признаков «масса плода» и «число семян».

Таблица 4. Результаты t-критерия Стьюдента для трех популяций *S. excelsa* Дагестана (N = 33)

Признаки	Популяции		
	Самур / Падар	Самур / Шушановка	Падар / Шушановка
Масса плода	1,03	0,33	0,64
Число семян	1,04	1,42	0,34
Масса семян	4,39***	2,58*	1,81
Масса самого крупного семени	4,80***	2,74*	2,21*
Диаметр плода	0,59	1,13	1,57
Длина плода	1,77	2,17*	0,66
Коэффициент эффективности	5,21***	3,42**	2,94**
Масса 100 семян	4,75***	2,77*	2,00
Индекс плода (длина/диаметр)	1,92	3,48**	4,16***

Примечание: уровни достоверности по t-критерию – * – p < 0,05; ** – p < 0,01; *** – p < 0,001.

Большая схожесть падарской и шушановской популяций косвенно указывает на однотипность условий произрастания.

Для изучения взаимовлияния и взаимосвязи между признаками проведен корреляционный анализ (табл. 5). Как и следовало ожидать, наибольшие значения корреляционных связей наблюдаются у весовых признаков плода и семени с признаком «коэффициент эффективности», что говорит об их функциональной взаимозависимости. Преобладающее большинство связей достоверные положительные.

Отрицательная, или очень слабая корреляция наблюдается между всеми парами признаков, связанных с признаком «индекс плода».

Таблица 5. Коэффициенты корреляции для признаков плода трех популяций *S. excelsa* Дагестана (N = 33)

Признаки	МП	ЧСП	МС	МСКС	ДИП	ДЛП	КЭ	МСС	ИП
Масса плода	1,00								
Число семян	0,41*	1,00							
Масса семян	0,67*	0,06	1,00						
Масса самого крупного семени	0,54*	-0,21	0,96*	1,00					
Диаметр плода	0,54*	0,43*	0,20	0,09	1,00				
Длина плода	0,68*	0,01	0,66*	0,64*	0,51*	1,00			
Коэффициент эффективности	0,16	-0,22	0,83*	0,87*	-0,10	0,39*	1,00		
Масса 100 семян	0,55*	-0,22	0,96*	0,997*	0,10	0,65*	0,86*	1,00	
Индекс плода (длина/диаметр)	-0,18	-0,49*	0,17	0,28	-0,78*	0,12	0,34	0,28	1,00

Примечание: * – уровень достоверности $p < 0,05$.

Разграничение трех популяций по изученным признакам проведено с применением дискриминантного анализа (табл. 6). Наиболее информативными оказались признаки: «коэффициент эффективности плода» – 8,90, «индекс плода (длина/диаметр)» – 5,56 и «диаметр плода» – 4,15. Менее информативен признак «длина плода» – 3,14. Остальные учетные признаки малоинформативны.

Таблица 6. Итоги дискриминантного анализа показателей признаков плода трех популяций *S. excelsa* Дагестана (N = 33)

Признаки	F-критерий
В модели	
Коэффициент эффективности	8,90**
Индекс плода (длина/диаметр)	5,56**
Диаметр плода	4,15*
Длина плода	3,14
Не в модели	
Масса плода	0,31
Число семян	0,14
Масса семян	0,32
Масса самого крупного семени	0,08
Масса 100 семян	0,04

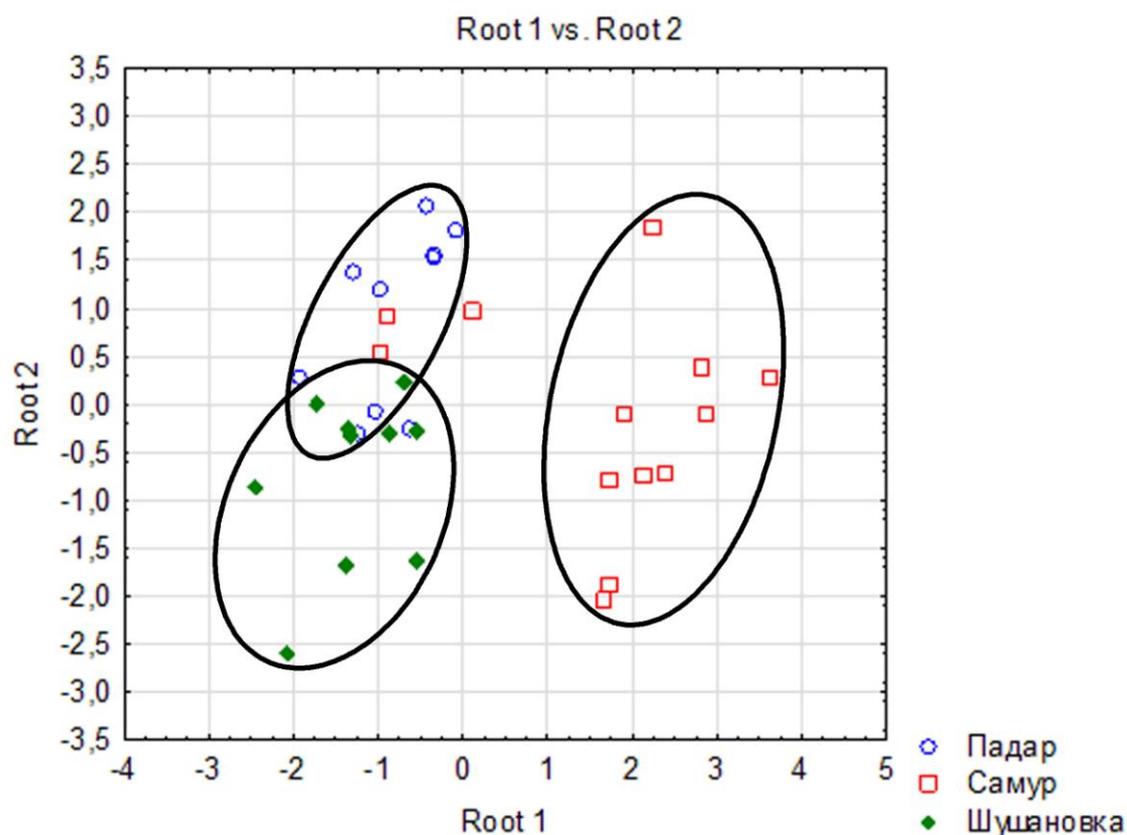
Примечание: уровень достоверности: * – $p < 0,05$; ** – $p < 0,01$; *** – $p < 0,001$.

В табл. 7 приведены результаты оценки меры сходства трех изученных популяций по расстоянию Махаланобиса, которые отражают большую схожесть падарской и шушановской популяций и обособленность приморской популяции.

Таблица 7. Мера сходства плода трех популяций *S. excelsa* Дагестана по расстоянию Махаланобиса (N = 33)

Популяция	Самур	Падар	Шушановка
Самур	0,0		
Падар	7,168524	0,0	
Шушановка	9,034410	3,094556	0,0

Подтверждением большей самоидентичности приморской популяции является обособленное расположение его в пространстве двух канонических корней по итогам дискриминантного анализа (см. рисунок), где также видно близкое расположение падарской и шушановской популяций.



Рассеивание трех популяций *S. excelsa* Дагестана в пространстве двух канонических корней (N = 33)

Выводы

1. Наибольшая изменчивость плода *S. excelsa* характерна для весовых признаков плодов и семян. Значения всех учтенных признаков выше у падарской и шушановской популяций, произрастающих в более суровых климатических условиях и тратящих большее ресурсов на потомство, в отличие от приморской популяции, произрастающей в условиях субтропического климата.

2. Вклад в межпопуляционное различие выше у признаков «коэффициент эффективности плода» – 54,5%, «масса 100 семян» – 45,1%, «масса самого крупного семени» – 44,8%, «масса семян» – 40,7% и «индекс плода (длина/диаметр)» – 35,5%. Доля влия-

ния всех этих признаков на изменчивость достоверно связана с широтным градиентом. Наибольшее влияние широта оказывает на признак «индекс плода (длина/диаметр)» – $r^2 = 34,5\%$.

3. Корреляционные связи весовых признаков плода и семени *S. excelsa* с признаком «коэффициент эффективности» выше, что говорит об их функциональной взаимозависимости.

4. Доказана обособленность и самоидентичность приморской популяции *S. excelsa* и схожесть расположенных севернее в относительно одинаковых условиях экотопа падарской и шушановской популяций. Это подтверждено результатами t-критерия Стьюдента.

ЛИТЕРАТУРА

1. Красная книга Республики Дагестан. Махачкала, 2009. 552 с.
2. Алиев Х.У. Межпопуляционная изменчивость признаков плода охраняемого вида Дагестана – *Smilax excelsa* L. // Успехи современного естествознания. 2018. № 5. С. 20–25. URL: <http://www.natural-sciences.ru/ru/article/view?id=36749> (дата обращения: 22.06.2018).
3. Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высш. шк., 1980. 293 с.
4. Ростова Н.С. Корреляционный и многомерный анализ: применение в популяционных исследованиях // Современное состояние и пути развития популяционной биологии : материалы X Всероссийского популяционного семинара. Ижевск: Изд-во «КнигоГрад», 2008. С. 51–56.
5. Ивантер Э.В., Коросов А.В. Элементарная биометрия. 3-изд., испр. и доп. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2013. 110 с.
6. Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М.: Наука, 1973. 283 с.

Поступила в редакцию 16.11.2018 г.

Принята к печати 24.12.2018 г.