

УДК 582.739:575.21(571.63)

ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ДАЛЬНЕВОСТОЧНОГО ЭНДЕМИКА *OXYTROPIS CHANKAENSIS*

© 2008 г. А. Б. Холина, С. К. Холин

Биолого-почвенный институт Дальневосточного отделения РАН

690022 Владивосток, просп. 100-летия Владивостока, 159

E-mail: kholina@ibss.dvo.ru

Поступила в редакцию 04.09.2006 г.

Исследовали изменчивость и внутривидовую дифференциацию дальневосточного эндемика остролодочника ханкайского *Oxytropis chankaensis* Jurtz. (Fabaceae) на основе комплекса морфологических признаков. Обнаружен высокий уровень морфологической изменчивости, выявлены наиболее переменные популяции, расположенные на территории заповедника. Популяции, находящиеся в зоне антропогенного воздействия, характеризуются минимальными значениями признаков и снижением их вариабельности. Установлена выраженная морфологическая дифференциация популяций.

Ключевые слова: *Oxytropis chankaensis*, эндемик, морфологическая изменчивость, канонический и дискриминантный анализы.

Эндемичные растения часто характеризуются узкой специализацией, приспособленностью к строго определенным условиям существования и, как следствие, прерывистым распространением даже в пределах основного ареала. Изменение биотопов под влиянием человека приводит к еще большему сокращению их ареала (Горчаковский, Зуева, 1984). Изучение малых популяций эндемичных растений необходимо в первую очередь для выявления внутривидового разнообразия – основного потенциала для адаптивных изменений, повышения приспособленности и выживания вида. Среди различных подходов к изучению внутривидовой изменчивости растений особый интерес представляет анализ количественных морфологических признаков, так как именно они часто связаны с адаптивными свойствами организма. Исследование фенотипического разнообразия популяций позволяет установить закономерности внутривидовой изменчивости и описать популяционную структуру вида, оценить последствия антропогенного нарушения экосистем.

Остролодочник ханкайский *Oxytropis chankaensis* Jurtz. – травянистый многолетник из сем. Fabaceae, узколокальный эндемик западного побережья оз. Ханка (Приморье), редкий вид, рекомендованный к охране на Дальнем Востоке России (Харкевич, Качура, 1981) и включенный в готовящуюся Красную книгу Приморского края (Перечень..., 2002). Для него характерна узкая экологическая приуроченность к открытым пескам, он существует в виде малых изолированных популяций на песчаных косах и отмелях. Из-за

растущего хозяйственного освоения Приханкайской низменности популяции *O. chankaensis* испытывают усиленное антропогенное воздействие, что может привести к их исчезновению – численность достигает опасно низкого уровня.

На первом этапе изучения фенотипического разнообразия остролодочника были обследованы популяции на территории государственного природного заповедника “Ханкайский” (Холина и др., 2003). Анализ изменчивости морфологических признаков генеративных органов растений выявил довольно высокий уровень их вариабельности; по результатам канонического анализа было показано обособление популяций.

Цель настоящей работы заключалась в исследовании изменчивости и внутривидовой дифференциации редкого эндемичного вида остролодочника ханкайского *Oxytropis chankaensis* Jurtz. на основе комплекса морфологических признаков вегетативных и генеративных органов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В 2001–2003 гг. были обследованы местонахождения *O. chankaensis*, известные по литературным данным (Юрцев, 1964; Харкевич, Качура, 1981; Павлова, 1989) и гербарным образцам, хранящимся в Дальневосточном региональном гербарии (VLA) при Биолого-почвенном институте ДВО РАН (рис. 1). Из восьми обследованных пунктов в пяти были обнаружены популяции *O. chankaensis*, растения из которых послужили материалом для работы (в скобках приведены

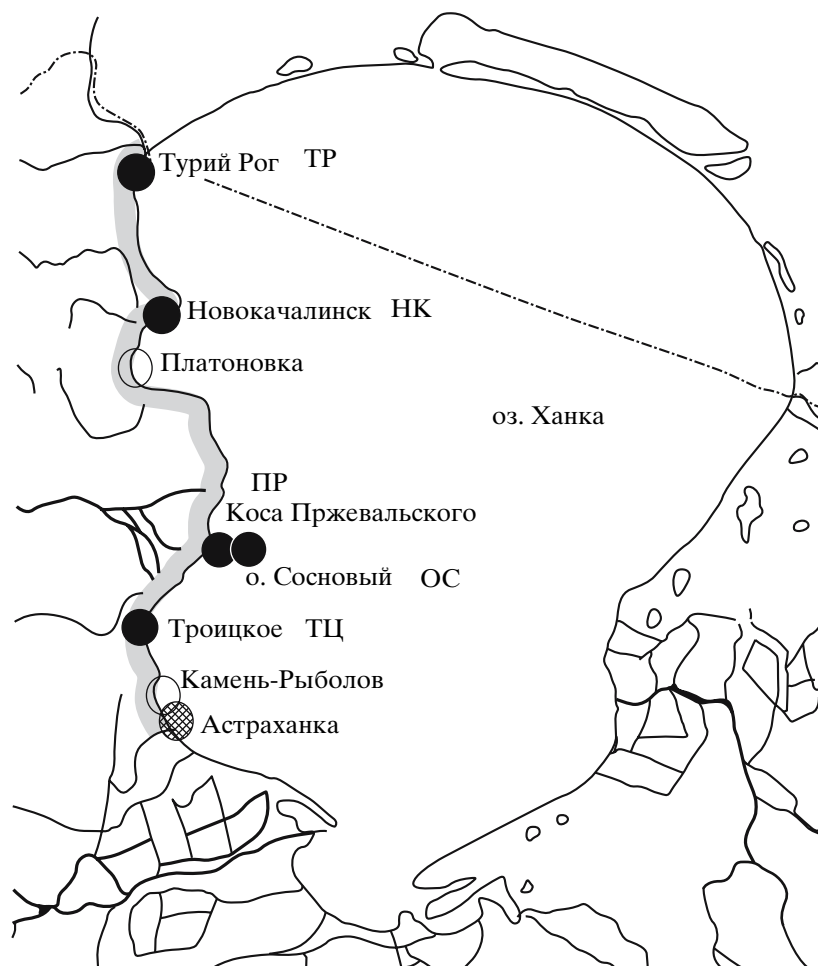


Рис. 1. Географическое распространение *Oxytropis chankaensis* (выделено серым цветом, по: Харкевич, Качура, 1981), места сбора материала (●) и пункты, где ранее встречались растения *O. chankaensis*, но в настоящее время не обнаружены (○) или отмечены единичные экземпляры (⊗).

Расстояние между исследованными популяциями, км: ТР и НК – 12,5, НК и ПР – 31, ПР и ОС – 1, ПР и ТЦ – 8,5.

краткое обозначение выборок и протяженность участка, занимаемого популяцией): окрестности с. Турий Рог (ТР, 3 км) – 15 растений; окрестности с. Новокачалинск (НК, 1,9 км) – 10; коса Пржевальского (ПР, 0,8 км) – 14; о-в Сосновый (ОС, 0,5 км) – 15; с. Троицкое (ТЦ, 2,3 км) – 15. Популяции ПР и ОС находятся на территории государственного природного заповедника “Ханкайский”. Всего было исследовано 69 растений в средневозрастном генеративном состоянии g_2 . На каждом из обследованных участков были заложены продольные трансекты, на которых через примерно равные промежутки в зависимости от рельефа участка и численности особей проводили сбор растений. Эндогенная изменчивость в данной работе не рассматривается.

Анализировали 27 признаков, имеющих значение для систематики рода *Oxytropis* (Шишкин, 1948; Юрцев, 1964; Павлова, 1989) и характеризующих растение в целом и вегетативный побег:

высота растения (1, см), диаметр стебля у основания (2, см), число листьев на побеге (3), длина наибольшего листа (4, см), число мутовок на листе (5), расстояние между первой и последней мутовками (6, см), расстояние между 5-й и 6-й мутовками (7, мм), число листочков и длина наибольшего листочка (в мм) в апикальной (8, 9), средней (10, 11) и базальной (12, 13) мутовках. Кроме того, были использованы признаки генеративного побега: длина наибольшего соцветия (14, см), длина цветоножки (15, см), число цветков на соцветии (16), а также признаки цветка (в мм): длина прицветника (17), чашечки (18), зубцов чашечки (19), флага (20), длина и ширина пластинки флага (21, 22), крыла (23, 24), лодочки (25, 26), длина носика (27) (рис. 2). Измеряли первый полностью раскрывшийся цветок из нижней части соцветия. Все измерения проведены с точностью ± 0.5 мм. Для морфологического анализа на каждом растении среди нормально развитых побегов случайным

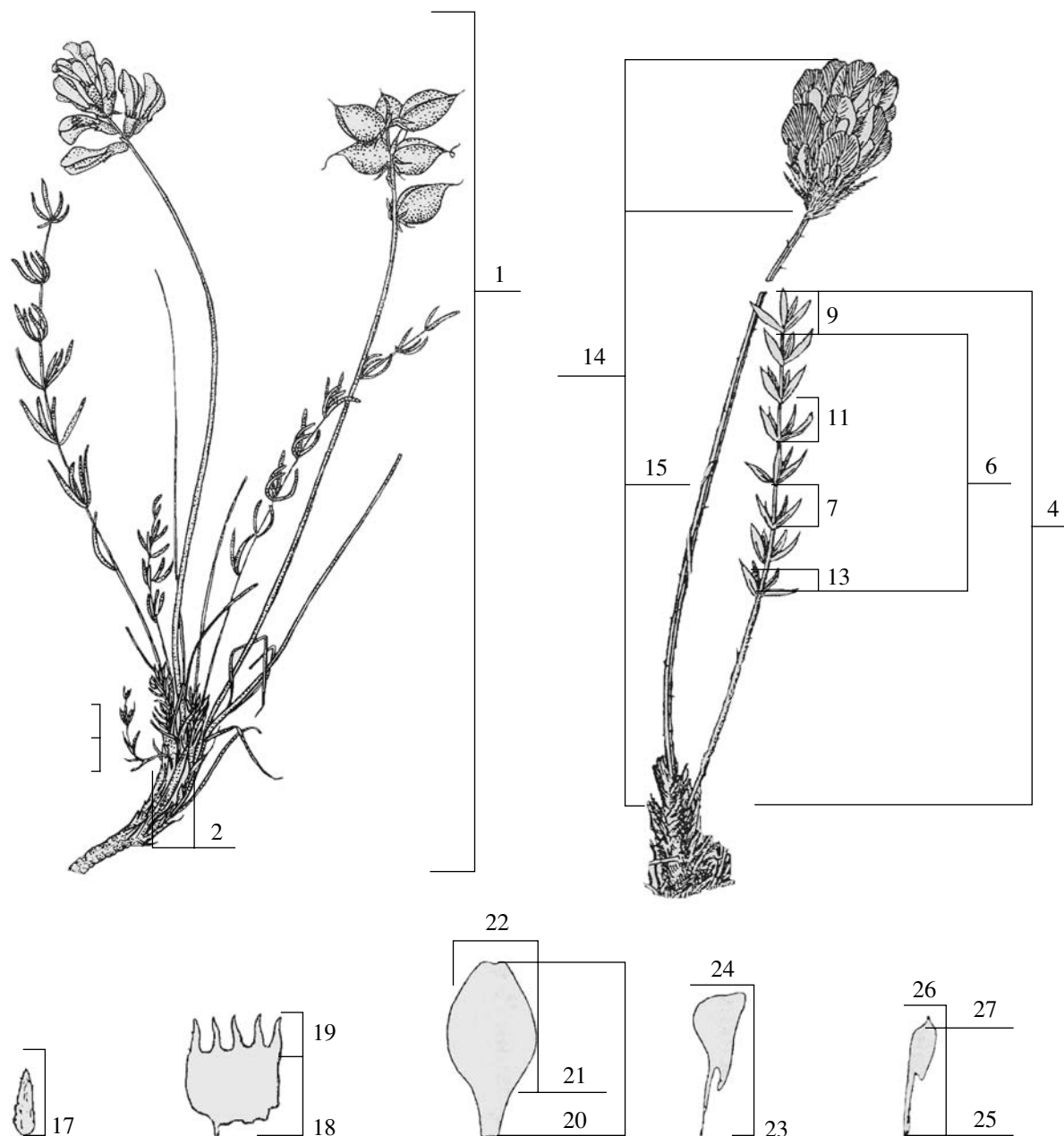


Рис. 2. Схема измерений растения *Oxytropis chankaensis* (обозначения признаков см. в тексте).

образом брали по три вегетативных и три генеративных побега. Для каждого признака определяли среднее арифметическое значение $\bar{x}$, его ошибку S_x , коэффициент вариации CV. Степень варьирования признака устанавливали по эмпирической шкале С.А. Мамаева (1975). Статистический анализ межпопуляционной изменчивости морфологических признаков выполнен методами дисперсионного, канонического и дискриминантного анализа с применением программы Statistica, кластерный анализ – с помощью программы NTSYS (версия 1.40) (Rohlf, 1988). В качестве меры сход-

ства использован нецентрированный коэффициент Пирсона, в качестве алгоритма построения кластеров – метод невзвешенного парно-группового арифметического усреднения (UPGMA).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ средних значений признаков показал, что природные популяции *O. chankaensis* неоднородны (табл. 1). Максимальные значения отмечены в выборках ТР (по 12 признакам, относящимся к размерам растения, листа и соцветия) и ОС (по

Таблица 1. Средние значения признаков в выборках *Oxytropis chankaensis*

№	Выборка					$\bar{x}_{cp} \pm S_{\bar{x}}$
	ТР, $n = 15$	НК, $n = 10$	ПР, $n = 14$	ОС, $n = 15$	ТЦ, $n = 15$	
1	23.38 ± 1.40	17.50 ± 2.50	17.21 ± 0.81	22.73 ± 1.13	16.15 ± 0.57	19.40 ± 1.38
2	0.98 ± 0.11	0.75 ± 0.05	0.84 ± 0.07	1.11 ± 0.09	0.71 ± 0.06	0.88 ± 0.07
3	5.41 ± 0.14	5.26 ± 0.25	5.37 ± 0.16	6.04 ± 0.18	5.66 ± 0.22	5.55 ± 0.17
4	15.34 ± 0.34	15.00 ± 0.55	12.88 ± 0.40	16.14 ± 0.35	12.92 ± 0.30	14.45 ± 0.60
5	12.05 ± 0.30	11.41 ± 0.58	12.88 ± 0.39	16.14 ± 0.38	13.03 ± 0.54	11.82 ± 0.17
6	10.75 ± 0.31	10.56 ± 0.36	8.20 ± 0.30	10.41 ± 0.33	8.17 ± 0.21	9.62 ± 0.47
7	9.03 ± 0.51	9.87 ± 0.54	8.86 ± 0.64	10.30 ± 0.59	7.13 ± 0.52	9.04 ± 0.31
8	3.39 ± 0.13	3.44 ± 0.17	3.32 ± 0.13	3.44 ± 0.12	3.60 ± 0.15	3.44 ± 0.03
9	10.56 ± 0.41	11.89 ± 0.64	11.47 ± 0.54	11.60 ± 0.46	9.21 ± 0.43	10.95 ± 0.27
10	3.64 ± 0.22	3.67 ± 0.29	3.74 ± 0.23	4.67 ± 0.25	4.11 ± 0.27	3.96 ± 0.24
11	14.83 ± 0.43	15.89 ± 0.67	14.52 ± 0.61	15.83 ± 0.55	12.24 ± 0.53	14.66 ± 0.29
12	3.14 ± 0.19	2.74 ± 0.24	2.18 ± 0.18	2.84 ± 0.19	2.49 ± 0.18	2.67 ± 0.16
13	15.36 ± 0.62	15.96 ± 0.74	11.49 ± 0.51	11.70 ± 0.54	10.36 ± 0.48	12.97 ± 0.99
14	13.53 ± 0.54	11.15 ± 0.41	13.38 ± 0.52	16.31 ± 4.39	12.04 ± 0.77	13.28 ± 0.98
15	12.49 ± 0.34	9.94 ± 0.39	11.80 ± 0.46	14.23 ± 0.66	10.47 ± 0.66	11.79 ± 0.81
16	9.71 ± 0.37	11.40 ± 0.46	9.26 ± 0.33	10.15 ± 0.43	9.31 ± 0.58	9.97 ± 0.36
17	4.89 ± 0.16	4.76 ± 0.26	4.37 ± 0.10	4.50 ± 0.16	4.16 ± 0.27	4.53 ± 0.10
18	8.97 ± 0.15	8.48 ± 0.18	8.31 ± 0.10	8.81 ± 0.14	8.36 ± 0.23	8.59 ± 0.12
19	2.24 ± 0.07	2.05 ± 0.09	1.64 ± 0.06	1.76 ± 0.06	1.66 ± 0.13	1.87 ± 0.11
20	19.50 ± 0.24	18.54 ± 0.17	20.26 ± 0.20	21.31 ± 0.37	20.60 ± 0.34	20.04 ± 0.53
21	13.68 ± 0.22	13.52 ± 0.13	15.02 ± 0.21	15.67 ± 0.33	13.83 ± 0.59	14.35 ± 0.47
22	10.69 ± 0.19	10.12 ± 0.14	12.17 ± 0.23	11.81 ± 0.22	12.00 ± 0.34	11.36 ± 0.39
23	15.57 ± 0.20	14.90 ± 0.18	15.73 ± 0.17	16.26 ± 0.24	16.00 ± 0.30	15.69 ± 0.25
24	4.97 ± 0.13	4.67 ± 0.12	5.77 ± 0.10	5.33 ± 0.14	5.63 ± 0.14	5.27 ± 0.46
25	13.76 ± 0.16	12.84 ± 0.18	13.81 ± 0.15	14.48 ± 0.18	14.47 ± 0.20	13.87 ± 0.30
26	3.39 ± 0.08	3.30 ± 0.07	3.82 ± 0.05	3.78 ± 0.05	3.88 ± 0.06	3.63 ± 0.11
27	2.21 ± 0.08	1.90 ± 0.07	1.97 ± 0.07	2.11 ± 0.08	2.14 ± 0.06	2.07 ± 0.05

21 признаку). Обе популяции расположены на довольно узкой прибрежной полосе песка, ширина которой за последние 5 лет уменьшилась с 10–15 м до 1.5–5 м из-за подъема уровня воды в озере. Кроме того, наблюдаются значительные ежедневные колебания уровня воды оз. Ханка под влиянием ветровых сгонно-нагонных явлений. Вероятно, у растений крупных размеров больше шансов выжить, не быть занесенными песком, залитыми водой и оставить потомство. Сравнительно меньшие размеры растения и листа в выборке ПР могут быть связаны с высокой плотностью данной популяции (25.6 шт/м²), в 2–3 раза выше плотности остальных (Холина, 2005). Минимальные значения признаков встречаются в основном

в выборках НК и ТЦ, вероятно, вследствие антропогенного изменения условий экотопа. В этих пунктах подходящие для *O. chankaensis* песчаные берега заняты зоной рекреации с большим количеством транспорта. Так, достоверное снижение значений ряда признаков под влиянием техногенного загрязнения показано для *Taraxacum officinale* (Савинов, 1998).

При сравнительном анализе изменчивости (табл. 2) обнаружено, что наиболее вариабельными по большинству признаков оказались выборки заповедника. Высокий уровень изменчивости *O. chankaensis* в выборке ПР может быть обусловлен как значительной плотностью данной популяции, так и разнообразием местообитаний, занимае-

Таблица 2. Коэффициенты вариации признаков в выборках *Oxytropis chankaensis*

№ признака	Выборка					CV_{cp}	$CV_{\bar{x}_{cp}}$
	ТР	НК	ПР	ОС	ТЦ		
1	20.79	20.20	17.62	19.32	13.58	18.30	17.47
2	37.40	9.43	33.47	31.39	30.38	28.41	18.59
3	16.59	24.51	18.08	19.62	23.06	20.37	5.65
4	14.73	19.03	19.35	14.43	13.93	16.30	10.23
5	16.60	26.55	21.03	23.19	24.59	22.39	6.38
6	19.29	17.91	22.60	21.50	14.96	19.25	13.65
7	37.81	28.30	44.28	38.27	43.26	38.38	13.50
8	24.84	27.11	24.40	24.41	26.27	25.40	3.05
9	25.61	27.82	28.83	28.28	27.75	27.66	9.97
10	39.83	41.43	38.19	35.97	39.00	38.88	11.02
11	19.44	21.96	26.05	23.35	25.64	23.29	10.12
12	40.44	45.92	49.76	45.56	42.94	44.93	13.49
13	26.71	24.01	27.28	30.85	27.62	27.29	19.37
14	23.66	18.73	25.08	26.95	25.55	23.99	14.74
15	15.92	19.84	25.49	26.71	25.30	22.65	14.45
16	22.27	20.40	23.37	24.39	25.02	23.09	8.80
17	19.87	27.98	14.26	20.97	26.25	21.87	6.49
18	9.84	10.61	7.51	9.12	10.89	9.59	3.37
19	17.48	21.96	23.16	20.30	32.40	23.06	14.20
20	7.28	4.64	6.45	9.22	6.30	6.78	5.31
21	9.30	4.96	9.21	11.35	16.49	10.26	6.63
22	10.36	7.03	12.00	10.02	10.72	10.03	7.95
23	7.59	6.15	6.78	7.82	7.57	7.18	3.27
24	14.85	12.99	11.35	14.25	10.00	12.69	8.68
25	6.65	7.28	7.01	6.75	5.42	6.62	4.83
26	13.11	11.34	7.64	7.58	5.77	9.09	7.35
27	21.10	19.69	22.52	20.49	10.50	18.86	6.13

Примечание. CV_{cp} – среднее значение коэффициентов вариации признаков во всех выборках (показатель характеризует уровень внутрипопуляционной изменчивости); $CV_{\bar{x}_{cp}}$ – по среднему значению признака (показатель характеризует уровень межпопуляционной изменчивости).

мых популяцией. На косе встречаются местообитания следующих типов: 1) участки прибрежной полосы с уплотненным слоем песка, заливаемые водой; 2) внутренние, менее увлажненные участки с зарослями ивняка; 3) песчаные “гривки”, открытые и сухие, с более высокой инсоляцией; 4) оконечность косы – мыс Пржевальского, на котором расположены многочисленные птичьи кладки.

Именно различия в условиях местообитаний на песчаных берегах оз. Атабаска в Канаде (с одной стороны – плотные пески прибрежной зоны, увлажненные, с менее интенсивной инсоляцией, с другой – пески “внутренних дюн”, удаленные от берега, нестабильные, движущиеся, с повышенной инсоляцией) лежат в основе направленного давления отбора, приводящего к дифференциации попу-

ляций исходного вида *Stellaria longipes* и последующему симпатрическому видообразованию эндемичного вида *S. arenicola* (Macdonald et al., 1987).

Минимальная амплитуда изменчивости по большинству признаков отмечена в популяциях НК и ТЦ. Как отмечено ранее, в данных пунктах происходит интенсивная рекреационная деятельность, связанная с выездом транспорта на пески, а также производится выпас сельскохозяйственных животных. Это неблагоприятно влияет на облик растений, приводя к уменьшению всех параметров и нивелируя морфологическое разнообразие особей.

Так как получить полную характеристику дифференциации популяций по какому-либо признаку не представляется возможным, более эффективно использование процедур многомерного анализа, позволяющих сравнивать популяции одновременно по всем признакам. Сначала с помощью однофакторного дисперсионного анализа был проведен предварительный отбор признаков, существенно различающихся между выборками. По большинству признаков были выявлены различия между выборками на 5%-ном уровне значимости. Оценки соотношения межвыборочной и внутривыборочной дисперсии позволили отобрать 18 признаков с преобладанием межгрупповой компоненты, пригодных для многомерного анализа. Признаки со значением $F \leq 5.0$ исключили из дальнейшего анализа.

Проведенный по предварительно отобранному признакам канонический анализ показал, что 50.9% межпопуляционной изменчивости может быть представлено на плоскости с использованием канонических переменных (КП) – КП1 и КП2, а в трехмерном пространстве (КП3) – 61% (табл. 3). Самый высокий вклад в КП1 вносит изменчивость признаков цветка и соцветия, в КП2 – признаков листа. Каждая выборка в пространстве координат образует отдельную группу и занимает достаточно обособленное положение, соответствующее величине вегетативных и генеративных органов растения (рис. 3).

По значениям КП1 наблюдается распределение популяций в соответствии с их географическим расположением: в области отрицательных значений находятся выборки северной части ареала, положительных – южной. По значениям КП2 в область положительных значений попадают выборки ТР и ОС, растения которых характеризуются более крупными размерами листьев и листочков, а отрицательных – популяции, находящиеся под антропогенным давлением (НК и ТЦ). Дискриминантный анализ выявил достаточно четкие различия между выборками из 5 популяций по комплексу исследованных морфологических признаков. Суммарная точность классификации, т.е. точность отнесения к своей группе, со-

Таблица 3. Факторная структура изменчивости признаков при каноническом анализе выборок *Oxytropis chankaensis*

№ признака	Нагрузка признака в канонических переменных		
	1	2	3
4	0.555	0.625	0.238
5	0.024	-0.116	0.701
6	0.451	0.681	0.370
9	0.150	0.333	-0.787
11	0.459	0.538	-0.469
13	0.022	0.661	-0.234
14	0.831	0.202	0.108
15	0.791	0.283	0.065
16	0.282	0.239	0.268
18	0.586	0.365	0.043
19	0.335	0.513	-0.019
20	0.830	-0.381	0.007
21	0.684	-0.244	-0.172
22	0.547	-0.511	-0.233
23	0.725	-0.381	0.058
24	0.407	-0.560	-0.211
25	0.680	-0.441	0.144
26	0.370	-0.649	-0.076
Факторная дисперсия, %	29.7	21.2	10.1



Рис. 3. Распределение растений 5 выборок *Oxytropis chankaensis* в пространстве первых двух канонических переменных.

ставила 89.4%. Наибольшая точность (100%) отмечена для популяций НК и ТЦ. К дискриминирующим отнесены признаки вегетативных органов (длина листа, расстояние между первой и последней мутовками, длина наибольшего листочка базальной мутовки) в сочетании с признаками цветка (длина флага и лодочки, ширина пластинок флага, крыла и лодочки).

Кластерный анализ по исследуемым морфологическим признакам (рис. 4) показал, что выборки разделились на два кластера. Первый образован выборками из ТР и заповедника, второй – популяции, подвергающиеся наибольшему антропогенному воздействию (НК и ТЦ). Группировка выборок соответствует их распределению вдоль КП2, т.е. результаты кластерного и канонического анализов согласуются. В целом можно отметить, что установлена выраженная дифференциация популяций по морфологическим признакам.

Таким образом, результаты исследований внутривидовой изменчивости морфологических признаков вегетативных и генеративных органов *O. chankaensis* показали, что на территории заповедника популяции являются наиболее вариабельными, что может быть связано с разнообразием локальных условий среды. Данные канонического, дискриминантного и кластерного анализов позволяют охарактеризовать дифференциацию популяций. По результатам канонического анализа признаков генеративных органов выделены северная и южная группы популяций остролодочника ханкайского, несмотря на отсутствие выраженного хиатуса между ними. Определенный вклад в морфологическую дифференциацию вида вносит влияние антропогенных факторов, что приводит

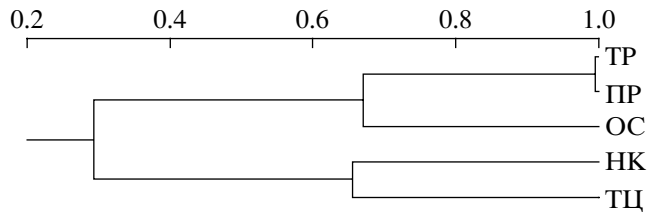


Рис. 4. Дендрограмма сходства популяций *Oxytropis chankaensis*.

к обособлению популяций, находящихся в зоне усиленного антропогенного воздействия.

Исследования выполнены при финансовой поддержке гранта РФФИ № 05-04-49900-а и гранта ДВО РАН № 06-III-A-06-138.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Горчаковский П.Л., Зуева В.Н. Возрастная структура и динамика малых изолированных популяций уральских эндемичных астрагалов // Экология. 1984. № 3. С. 3–11.
- Мамаев С.А. Основные принципы методики исследования внутривидовой изменчивости древесных растений // Индивидуальная и эколого-географическая изменчивость растений: Тр. Ин-та экологии растений и животных. Свердловск, 1975. Вып. 94. С. 3–14.
- Павлова Н.С. Бобовые – Fabaceae // Сосудистые растения советского Дальнего Востока / Отв. ред. С.С. Харкевич. Л.: Наука, 1989. Т. 4. С. 191–339.
- Перечень объектов растительного и животного мира, занесенных в Красную книгу Приморского края / Отв. ред. А.Е. Кожевников, В.А. Костенко. Владивосток: Апостроф, 2002. 48 с.
- Савинов А.Б. Анализ фенотипической изменчивости одуванчика лекарственного (*Taraxacum officinale* Wigg.) из биотопов с разными уровнями техногенного загрязнения // Экология. 1998. № 5. С. 362–365.
- Харкевич С.С., Качура Н.Н. Редкие виды растений советского Дальнего Востока и их охрана. М.: Наука, 1981. 234 с.
- Холина А.Б. Изменчивость и структура популяций остролодочника ханкайского *Oxytropis chankaensis* Jurtz.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 2005. 19 с.
- Холина А.Б., Корень О.Г., Маркелова О.В. и др. Состояние популяций *Oxytropis chankaensis* Jurtz. на территории заповедника “Ханкайский” // Мониторинг растительного покрова охраняемых территорий российского Дальнего Востока. Владивосток: БСИ ДВО РАН, 2003. С. 212–221.
- Шишкин Б.К. *Oxytropis* DC. (секции *Baicalia*) // Флора СССР. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1948. Т. 13. С. 192–206.
- Юрцев Б.А. Конспект системы секции *Baicalia* Vge. рода *Oxytropis* DC. // Новости систематики высших растений. М.: Наука, 1964. С. 191–218.
- Macdonald S.E., Chinnappa C.C., Reid D.M., Purdy B.G. Population differentiation of the *Stellaria longipes* complex within Saskatchewan's Athabasca sand dunes // Can. J. Bot. 1987. V. 65. P. 1726–1732.
- Rohlf F.G. NTSYS-pc: Numerical taxonomy and multivariate analysis system. N.Y.: Exter Publ., 1988.