

УДК 575.21 : 581.461 : 582.734.4 : 57.017.55

© В. Н. Годин

**ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРИЗНАКОВ ЦВЕТКА
PENTAPHYLLOIDES FRUTICOSA (ROSACEAE)
В ЦЕНТРАЛЬНОМ И ЮГО-ВОСТОЧНОМ АЛТАЕ.
2. ГЕТЕРОМОРФНЫЕ ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ**

V. N. GODIN. VARIABILITY OF FLORAL CHARACTERS
OF *PENTAPHYLLOIDES FRUTICOSA* (ROSACEAE)
IN THE CENTRAL AND SOUTH-EASTERN ALTAI.
2. HETEROMORPHIC COENOPULATIONS

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотогорная, 101
Факс (3832) 30-19-86
E-mail: godin@ngs.ru
Поступила 28.04.2004

Изучена изменчивость 18 морфологических признаков обоеполых, женских и мужских цветков у растений гетероморфных ценопопуляций *Pentaphylloides fruticosa* в двух геоботанических подпровинциях Горного Алтая. Дана классификация изученных признаков на группы на основании относительной изменчивости и детерминированности. Показано, что в ряду мужские—обоеполые—женские цветки наблюдается увеличение степени влияния на признаки цветка условий произрастания в Центральном и Юго-Восточном Алтае. Рассмотрена корреляционная структура признаков мужских, женских и обоеполых цветков в разных ценопопуляциях.

Ключевые слова: *Pentaphylloides fruticosa*, изменчивость, цветок, половая дифференциация, ценопопуляция.

Pentaphylloides fruticosa (L.) Schwarz образует 2 типа ценопопуляций: мономорфные (состоят только из обоеполых растений) и гетероморфные (включают мужские, женские и обоеполые растения) (Годин, 2002). В предыдущем сообщении (Годин, 2005) рассмотрена изменчивость признаков обоеполого цветка в мономорфных ценопопуляциях *P. fruticosa*. Показано, что мономорфные ценопопуляции вида, произрастающие в двух физико-географических подпровинциях и разных поясах растительности, образуют единую группу ценопопуляций. Данная работа посвящена изучению изменчивости признаков мужских, женских и обоеполых цветков гетероморфных ценопопуляций.

Ранее нами (Годин, 2004а) было показано, что в ряду от обоеполых к мужским и женским цветкам происходит закономерное увеличение размеров околоцветника и его частей. Пыльники женских цветков, не образуя пыльцу, превратились в стаминодии; в мужских цветках полностью отсутствует гинецей. Женские цветки имеют лучше выраженную рыльцевую поверхность и стилодии их длиннее, чем у обоеполых.

Некоторые систематики (Löve, 1954; Elington, 1969; Klackenberg, 1983) относят мономорфные и гетероморфные ценопопуляции *P. fruticosa* к разным подвидам или даже видам. Гетероморфные ценопопуляции обладают более широкой экологической

гической амплитудой, чем мономорфные. Последние отмечаются в степном поясе и реже — в лесном. Гетероморфные ценопопуляции изредка встречаются в степном поясе и постоянны в лесном и высокогорном поясах в различных сообществах (Годин, 2004б). Спорные таксономические вопросы внутривидового характера свидетельствуют о необходимости детального исследования ценопопуляций *P. fruticosa*. Современные статистические методы анализа данных позволяют уточнить характеристики изменчивости признаков, а также выявить комплексные изменения, наблюдающиеся в пределах ареала вида.

Цель данного сообщения — провести анализ структуры изменчивости признаков мужских, женских и обоеполюх цветков гетероморфных ценопопуляций *P. fruticosa* в естественных условиях Центрального и Юго-Восточного Алтая.

Материал и методика

Изучено около 1000 обоеполюх, женских и мужских цветков в 9 гетероморфных ценопопуляциях из разных районов Горного Алтая. В каждой ценопопуляции исследовали 10—15 особей каждой половой формы. Поскольку особь имеет цветки только одного полового типа (Годин, 2002), с каждого растения собирали 5 цветков в средней части побегов в отдельные марлевые мешочки и фиксировали их в растворе Карнуа. Размеры частей цветков измеряли под биноклем МБС-1. Измеряли следующие части цветка: диаметр венчика (А), длину и ширину лепестка (В, С), диаметр чашечки (D), длину и ширину наружного чашелистика (Е, F), длину и ширину внутреннего чашелистика (G, H), длину и ширину пыльника (J, K), длину тычиночных нитей наружного и внутреннего круга (L, M), длину стилодия (O), диаметр рыльца (P), длину и ширину завязи (Q, R). Подсчитывали число тычинок (стаминодиев в женских цветках) (I) и пестиков (в обоеполюх и женских цветках) (N). В каждом цветке все морфометрические признаки определяли в 5 повторностях. Данные обработаны методами вариационной статистики (Шмидт, 1984). Для каждого изучаемого признака определяли среднее значение ($\bar{M}$), его ошибку (m), коэффициент вариации (CV, %), коэффициент детерминации (R_m^2). Для изучения структуры изменчивости признаков применяли метод главных компонент и иерархический дисперсионный анализ (Рокицкий, 1964). При проведении корреляционного анализа использован подход, разработанный Н. С. Ростовской (2002).

На территории Центрального и Юго-Восточного Алтая описаны следующие гетероморфные ценопопуляции (10 ценопопуляций описаны ранее).

Центральный Алтай: 11. Семинская (лесной суходольный пятилистниково-разнотравно-злаковый луг, общее проективное покрытие (ОПП) — 80 %, проективное покрытие (ПП) *P. fruticosa* — 15 %, Онгудайский р-н, Семинский перевал, высота — 1700 м над ур. м.); 12. Топучинская (прирусловый еловый закустаренный лес с разнотравно-злаковым травостоем, ОПП — 100 %, ПП *P. fruticosa* — 50 %, Шеба-линский р-н, окр. с. Топучая, высота — 1200 м над ур. м.); 13. Кучерлинская (лесной деградированный луг, ОПП — 70 %, ПП *P. fruticosa* — 25 %, Усть-Коксинский р-н, берег оз. Кучерлинское, высота — 1500 м над ур. м.); 14. Карагайская (закустаренный разнотравно-злаковый луг, ОПП — 90 %, ПП *P. fruticosa* — 25 %, Усть-Коксинский р-н, окр. пос. Карагай, высота — 800 м над ур. м.).

Юго-Восточный Алтай: 15. Курайская-2 (лесной суходольный закустаренный злаково-разнотравный луг, ОПП — 60 %, ПП *P. fruticosa* — 20 %, Кош-Агачский р-н, окр. с. Курай, высота — 2100 м над ур. м.); 16. Курайская-3 (закустаренный разнотравно-злаковый луг, ОПП — 95 %, ПП *P. fruticosa* — 15 %, Кош-

Агачский р-н, окр. с. Курай, высота — 2200—2400 м над ур. м.); 17. Курайская-5 (субальпийский закустаренный разнотравно-манжетковый луг, ОПП — 100 %, ПП *P. fruticosa* — 30 %, Кош-Агачский р-н, окр. с. Курай, высота — 2200 м над ур. м.); 18. Курайская-6 (субальпийский закустаренный разнотравно-злаковый луг, ОПП — 80—90 %, ПП *P. fruticosa* — 15—20 %, Кош-Агачский р-н, окр. с. Курай, высота — 2100 м над ур. м.); 19. Чихачевская (парковый лиственный закустаренный лес с разнотравно-мятликовым травостоем, ОПП — 35—40 %, ПП *P. fruticosa* — 20—25 %, Кош-Агачский р-н, окр. с. Кокоря, высота — 2200 м над ур. м.).

Результаты и обсуждение

Нами были получены значения и коэффициенты вариации изученных признаков у мужских, женских и обоеполюх цветков гетероморфных ценопопуляций (табл. 1). Видно, что, несмотря на существенные различия в условиях произрастания, средние значения признаков у обоеполюх и мужских цветков в разных ценопопуляциях относительно близки. У женских цветков обращает на себя внимание близость средних значений признаков ценопопуляций внутри одной подпровинции и отличие их между ценопопуляциями разных подпровинций. Так, средний диаметр венчика у цветков Юго-Восточного Алтая достоверно больше, чем у цветков Центрального Алтая — 25.8 и 24.4 мм соответственно ($P = 1 \cdot 10^{-7}$). Тем не менее ни один из 18 рассмотренных признаков у мужских, женских и обоеполюх цветков не дает надежного разделения ценопопуляций друг от друга.

Большинство признаков у цветков разных половых типов (табл. 1) имеет средний и низкий уровень изменчивости ($CV < 20$ %). Исключение составляют размеры наружных чашелистиков и число пестиков (у женских и обоеполюх цветков), внутривидовая изменчивость которых варьирует от 16 до 56 %. Таким образом, не обнаружено существенных различий по изменчивости признаков у обоеполюх, мужских и женских цветков гетероморфных ценопопуляций.

Анализ относительной изменчивости и детерминированности отдельных признаков у растений позволил разделить их на 4 группы, различающиеся по роли экзо- и эндогенных факторов в их варьировании (Ростова, 2002). Как и в случае обоеполюх цветков мономорфных ценопопуляций (Годин, 2005), у мужских, женских и обоеполюх цветков выделяется 2 группы признаков по общей и согласованной изменчивости: биологические и таксономические индикаторы. К биологическим признакам у всех типов цветков относятся диаметры венчика и чашечки — индикаторы изменчивости цветка в различных условиях произрастания (рис. 1). Они характеризуются относительно низким варьированием ($CV = 10$ — 12 %) и высокой детерминированностью ($R_{ch}^2 = 0.26$ — 0.33). К таксономическим индикаторам отнесены такие признаки, как число тычинок (стаминодиев у женских цветков), размеры завязи и рыльца, длина стилодия, для которых характерны незначительное варьирование ($CV = 6$ — 12 %) и низкий уровень связей с другими признаками ($R_{ch}^2 = 0.07$ — 0.11). Таксономические индикаторы автономны в своем развитии, что может быть связано или с более ранним завершением их формирования в онтогенезе цветка (число тычинок или стаминодиев), или с ростом и функционированием их на конечных стадиях онтогенеза (размеры завязей и рыльца). В целом для мужских, женских и обоеполюх цветков гетероморфных ценопопуляций наблюдаются те же закономерности, которые отмечены для цветков мономорфных ценопопуляций, а именно: четкое разделение признаков околоцветника и генеративных органов по степени детерминации, большая детерминированность

ТАБЛИЦА I
Морфометрические показатели цветков гетероморфных ценопопуляций *Pentstemonoides fruticosa*

Признаки	Обоеполые цветки									
	Ценопопуляции Центрального Алтая (№)					Ценопопуляции Юго-Восточного Алтая (№)				
	11	12	13	14	15	16	17	18	19	
A	23.64 ± 0.22 8.1	22.45 ± 0.27 10.8	22.92 ± 0.19 6.0	21.28 ± 0.15 8.6	22.27 ± 0.22 9.0	23.95 ± 0.23 8.7	25.44 ± 0.36 12.5	22.81 ± 0.36 14.0	24.21 ± 0.37 9.2	
B	10.48 ± 0.12 10.4	10.11 ± 0.16 13.2	10.14 ± 0.11 7.5	9.02 ± 0.08 11.1	10.09 ± 0.12 10.9	10.37 ± 0.11 9.8	11.34 ± 0.18 14.1	10.05 ± 0.19 16.0	11.57 ± 0.17 12.8	
C	9.86 ± 0.11 10.0	9.29 ± 0.15 10.7	9.69 ± 0.10 7.3	8.52 ± 0.08 11.5	9.61 ± 0.13 12.2	10.40 ± 0.15 13.1	10.15 ± 0.15 13.4	9.89 ± 0.17 14.3	11.27 ± 0.16 13.0	
D	15.02 ± 0.17 9.8	16.39 ± 0.30 16.3	16.55 ± 0.18 7.6	15.35 ± 0.12 10.4	14.08 ± 0.18 11.2	15.96 ± 0.12 6.5	16.64 ± 0.21 11.3	16.32 ± 0.30 16.6	16.97 ± 0.15 7.8	
E	4.29 ± 0.08 16.4	4.83 ± 0.15 27.2	5.30 ± 0.16 21.4	4.89 ± 0.06 19.6	4.25 ± 0.10 20.8	5.20 ± 0.06 18.0	6.01 ± 0.15 22.5	4.97 ± 0.15 25.9	5.53 ± 0.11 17.9	
F	1.33 ± 0.04 24.5	2.55 ± 0.16 22.8	1.30 ± 0.06 32.3	1.34 ± 0.02 24.6	1.64 ± 0.04 22.1	2.01 ± 0.06 26.6	2.40 ± 0.14 55.6	1.60 ± 0.05 26.1	1.35 ± 0.03 33.2	
G	5.49 ± 0.06 9.5	6.02 ± 0.12 17.5	6.02 ± 0.05 6.3	5.49 ± 0.04 10.5	5.18 ± 0.07 12.2	5.57 ± 0.05 8.0	5.81 ± 0.08 13.0	5.78 ± 0.14 20.8	6.93 ± 0.11 9.1	
H	3.97 ± 0.04 9.5	3.63 ± 0.08 15.8	3.85 ± 0.03 5.7	3.40 ± 0.02 11.3	3.77 ± 0.04 8.5	3.93 ± 0.03 6.5	3.75 ± 0.11 9.5	4.36 ± 0.10 19.9	4.09 ± 0.07 10.3	
I	23.75 ± 0.60 10.2	22.75 ± 0.58 10.2	20.0 ± 0.40 6.3	26.36 ± 0.27 4.4	26.31 ± 0.51 7.7	26.75 ± 0.73 10.9	25.31 ± 0.30 4.8	23.32 ± 0.51 8.7	25.31 ± 0.54 8.5	
J	1.31 ± 0.01 9.0	1.34 ± 0.02 12.7	1.55 ± 0.01 6.3	1.30 ± 0.01 7.9	1.12 ± 0.01 9.9	1.44 ± 0.02 11.0	1.26 ± 0.01 10.5	1.40 ± 0.02 13.5	1.40 ± 0.02 15.4	
K	0.99 ± 0.01 11.6	1.00 ± 0.01 7.4	0.99 ± 0.01 7.7	1.03 ± 0.01 7.5	0.89 ± 0.01 11.1	1.10 ± 0.01 10.3	0.94 ± 0.01 10.2	1.04 ± 0.01 10.9	0.99 ± 0.02 14.8	
L	3.78 ± 0.05 11.7	3.84 ± 0.04 11.0	3.3 ± 0.03 5.5	2.56 ± 0.01 7.0	3.14 ± 0.02 6.3	3.63 ± 0.04 9.8	3.41 ± 0.03 7.7	3.69 ± 0.06 13.5	3.35 ± 0.04 11.0	

M	3.03 ± 0.07 19.1	3.16 ± 0.04 15.0	3.87 ± 0.02 3.7	3.55 ± 0.02 7.8	2.44 ± 0.03 11.2	2.83 ± 0.04 11.1	2.86 ± 0.03 10.7	2.73 ± 0.06 18.1	2.44 ± 0.05 10.0
N	44.38 ± 1.43 12.9	49.69 ± 3.60 29.0	53.5 ± 1.73 10.2	47.14 ± 2.06 16.6	48.13 ± 2.06 17.1	46.63 ± 2.04 18.1	43.13 ± 2.66 24.7	49.19 ± 3.87 31.5	58.43 ± 5.09 23.8
O	1.40 ± 0.01 8.2	1.49 ± 0.03 15.1	1.44 ± 0.01 4.7	1.31 ± 0.01 4.7	1.26 ± 0.02 12.5	1.52 ± 0.01 5.4	1.58 ± 0.02 13.0	1.53 ± 0.02 13.0	2.11 ± 0.02 8.5
P	0.26 ± 0.004 13.4	0.28 ± 0.006 18.0	0.26 ± 0.003 8.2	0.21 ± 0.002 10.4	0.24 ± 0.004 16.2	0.27 ± 0.004 13.1	0.20 ± 0.004 10.3	0.26 ± 0.005 18.0	0.42 ± 0.01 13.6
Q	0.56 ± 0.009 14.6	0.59 ± 0.01 8.6	0.59 ± 0.005 6.1	0.60 ± 0.003 7.3	0.51 ± 0.01 17.4	0.64 ± 0.007 9.4	0.59 ± 0.01 11.1	0.60 ± 0.01 10.0	0.71 ± 0.01 11.1
R	0.38 ± 0.006 13.2	0.41 ± 0.004 9.6	0.37 ± 0.003 6.4	0.36 ± 0.002 9.0	0.33 ± 0.005 13.5	0.40 ± 0.003 7.4	0.34 ± 0.01 11.3	0.41 ± 0.01 11.6	0.45 ± 0.01 10.2
R _m ²	0.167	0.169	0.075	0.161	0.193	0.182	0.141	0.279	0.176
CV	12.3	15.0	8.8	10.6	12.8	10.9	14.8	16.8	13.3

Женские цветки

A	23.68 ± 0.18 6.9	21.34 ± 0.31 12.7	25.91 ± 0.12 5.7	24.46 ± 0.19 9.4	26.39 ± 0.37 12.5	25.33 ± 0.37 13.1	27.72 ± 0.26 8.2	24.24 ± 0.48 11.7	23.63 ± 0.38 12.8
B	10.42 ± 0.08 6.9	9.09 ± 0.15 14.9	11.39 ± 0.07 7.7	10.27 ± 0.09 11.3	11.14 ± 0.19 15.0	10.74 ± 0.19 15.8	12.22 ± 0.14 9.4	10.34 ± 0.31 17.4	10.26 ± 0.18 14.2
C	9.50 ± 0.09 8.9	8.98 ± 0.14 13.3	11.07 ± 0.07 8.2	10.65 ± 0.10 12.1	11.25 ± 0.19 15.4	11.23 ± 0.20 15.9	11.53 ± 0.15 11.3	10.19 ± 0.21 11.8	9.63 ± 0.18 15.2
D	17.35 ± 0.17 8.5	16.60 ± 0.24 12.7	17.64 ± 0.11 7.9	16.88 ± 0.15 10.4	19.58 ± 0.23 10.6	19.27 ± 0.27 12.3	19.22 ± 0.18 8.0	17.33 ± 0.32 12.3	18.82 ± 0.25 11.0
E	5.43 ± 0.12 19.0	5.48 ± 0.15 25.0	6.00 ± 0.07 13.8	5.01 ± 0.07 18.2	6.44 ± 0.18 24.3	6.18 ± 0.20 29.3	6.77 ± 0.12 15.6	4.53 ± 0.18 26.6	6.54 ± 0.16 20.1
F	1.66 ± 0.04 21.8	1.78 ± 0.08 28.5	1.61 ± 0.04 24.2	1.69 ± 0.04 24.2	2.76 ± 0.11 35.1	2.67 ± 0.12 39.8	1.81 ± 0.05 34.3	1.46 ± 0.06 25.3	1.73 ± 0.08 20.2
G	6.36 ± 0.07 9.3	5.87 ± 0.09 13.1	6.23 ± 0.04 8.8	6.21 ± 0.06 9.7	6.99 ± 0.08 10.3	6.86 ± 0.08 10.9	7.21 ± 0.08 9.7	6.62 ± 0.14 13.7	6.93 ± 0.11 13.4

ТАБЛИЦА 1 (продолжение)

Признаки	Обеспечение цветности									
	Ценопопуляции Центрального Алтая (%)					Ценопопуляции Юго-Восточного Алтая (%)				
	11	12	13	14	15	16	17	18	19	
H	4.32 ± 0.04 8.1	4.54 ± 0.05 17.6	4.56 ± 0.03 9.4	4.48 ± 0.04 10.5	5.08 ± 0.05 9.2	5.13 ± 0.05 8.7	5.18 ± 0.07 11.1	5.09 ± 0.09 11.8	4.33 ± 0.03 13.6	
I	20.63 ± 0.41 8.0	22.75 ± 0.58 10.2	17.8 ± 0.30 6.0	23.74 ± 0.22 4.7	22.19 ± 0.52 9.3	22.19 ± 0.52 9.3	22.33 ± 0.93 16.1	24.9 ± 0.01 0.7	21.79 ± 0.64 11.0	
J	0.90 ± 0.01 9.0	0.95 ± 0.01 11.3	1.02 ± 0.01 8.7	0.86 ± 0.01 10.8	0.88 ± 0.01 10.0	0.91 ± 0.01 12.4	0.92 ± 0.01 11.2	0.98 ± 0.03 20.2	0.97 ± 0.02 17.1	
K	0.60 ± 0.01 10.8	0.66 ± 0.01 10.0	0.68 ± 0.01 10.8	0.58 ± 0.01 12.0	0.59 ± 0.01 16.5	0.64 ± 0.02 20.6	0.62 ± 0.01 13.8	0.75 ± 0.02 17.7	0.66 ± 0.01 16.3	
L	2.80 ± 0.04 13.9	2.67 ± 0.04 14.3	2.50 ± 0.03 11.7	1.99 ± 0.02 13.5	2.91 ± 0.06 19.4	3.14 ± 0.08 22.6	3.60 ± 0.07 15.0	3.75 ± 0.10 17.8	3.17 ± 0.15 17.9	
M	2.16 ± 0.04 16.3	2.06 ± 0.04 15.2	3.11 ± 0.03 10.5	2.74 ± 0.03 12.0	2.34 ± 0.06 21.9	2.55 ± 0.07 24.3	2.90 ± 0.06 15.3	2.89 ± 0.08 17.8	2.44 ± 0.05 17.9	
N	62.75 ± 4.68 29.8	57.56 ± 5.61 39.0	51.65 ± 2.51 16.7	57.3 ± 1.75 18.3	61.63 ± 2.27 14.7	57.94 ± 2.49 17.2	53.43 ± 2.78 19.5	51.11 ± 3.06 18.0	58.43 ± 5.09 32.6	
O	1.90 ± 0.02 7.2	1.86 ± 0.01 7.0	1.95 ± 0.01 4.0	1.77 ± 0.01 6.3	2.02 ± 0.02 7.8	2.05 ± 0.02 8.9	2.23 ± 0.02 7.5	2.17 ± 0.03 8.1	2.11 ± 0.02 6.3	
P	0.38 ± 0.006 13.3	0.36 ± 0.005 15.0	0.33 ± 0.002 9.0	0.32 ± 0.002 9.6	0.40 ± 0.006 13.2	0.40 ± 0.006 13.1	0.34 ± 0.01 12.4	0.39 ± 0.006 10.3	0.42 ± 0.01 12.3	
Q	0.69 ± 0.007 8.5	0.71 ± 0.01 14.1	0.65 ± 0.004 7.3	0.67 ± 0.005 8.1	0.73 ± 0.01 10.2	0.72 ± 0.008 10.3	0.72 ± 0.01 5.9	0.68 ± 0.01 8.0	0.71 ± 0.01 8.4	
R	0.42 ± 0.004 9.2	0.43 ± 0.01 13.2	0.41 ± 0.003 7.9	0.41 ± 0.003 8.4	0.45 ± 0.004 8.6	0.46 ± 0.004 8.0	0.44 ± 0.01 8.9	0.46 ± 0.01 7.9	0.45 ± 0.01 10.6	
R _m ²	0.241	0.128	0.236	0.294	0.204	0.257	0.095	0.251	0.170	
CV	12.0	15.9	9.9	11.6	14.7	16.3	13.0	14.2	14.8	

Мужские цветки

A	26.56 ± 0.18 6.0	23.40 ± 0.32 12.5	26.70 ± 0.32 8.2	25.06 ± 0.17 8.0	26.98 ± 0.22 7.4	27.76 ± 0.16 5.1	29.06 ± 0.34 10.3	26.91 ± 0.28 6.9	25.14 ± 0.26 13.7
B	11.86 ± 0.10 7.3	10.70 ± 0.16 14.1	11.77 ± 0.14 9.1	10.70 ± 0.10 11.4	12.13 ± 0.13 9.6	12.38 ± 0.10 7.1	13.39 ± 0.17 10.6	11.87 ± 0.22 12.2	10.87 ± 0.20 16.6
C	11.47 ± 0.13 10.5	10.08 ± 0.13 14.0	11.30 ± 0.10 10.1	10.65 ± 0.09 11.8	10.36 ± 0.10 8.3	11.68 ± 0.17 12.7	12.98 ± 0.13 8.5	10.94 ± 0.20 12.1	10.07 ± 0.18 15.9
D	17.33 ± 0.17 8.8	17.29 ± 0.20 10.1	18.08 ± 0.19 8.2	17.02 ± 0.13 12.0	17.40 ± 0.15 7.8	19.80 ± 0.16 7.3	18.95 ± 0.14 6.7	17.32 ± 0.24 10.2	18.15 ± 0.20 9.9
E	5.40 ± 0.12 19.3	6.08 ± 0.12 17.4	6.43 ± 0.12 15.0	5.10 ± 0.07 20.3	5.92 ± 0.11 17.0	7.09 ± 0.13 15.8	6.79 ± 0.11 13.8	5.24 ± 0.14 20.2	6.11 ± 0.11 16.5
F	1.51 ± 0.05 29.3	1.89 ± 0.06 24.4	1.56 ± 0.04 19.2	1.46 ± 0.03 25.0	1.78 ± 0.34 18.9	2.61 ± 0.05 18.5	1.50 ± 0.05 40.1	1.45 ± 0.03 17.5	1.70 ± 0.03 23.8
G	6.80 ± 0.07 9.0	6.34 ± 0.08 11.5	6.44 ± 0.08 9.8	6.57 ± 0.05 10.3	6.37 ± 0.06 8.4	7.55 ± 0.09 10.7	7.33 ± 0.07 8.2	7.02 ± 0.12 12.4	7.09 ± 0.10 12.0
H	4.44 ± 0.06 11.9	4.61 ± 0.05 12.9	4.40 ± 0.04 9.1	4.14 ± 0.03 11.0	4.48 ± 0.03 6.6	5.11 ± 0.06 10.1	4.73 ± 0.08 11.9	4.71 ± 0.05 7.4	5.06 ± 0.06 10.0
I	19.70 ± 0.30 6.1	21.50 ± 0.53 9.9	16.50 ± 0.29 7.8	21.96 ± 0.30 5.8	21.06 ± 0.49 9.3	19.88 ± 0.12 2.4	19.67 ± 0.13 1.3	19.55 ± 0.11 1.8	18.75 ± 0.54 11.5
J	1.59 ± 0.02 9.6	1.42 ± 0.02 10.4	1.49 ± 0.01 7.2	1.38 ± 0.01 8.5	1.23 ± 0.01 7.3	1.52 ± 0.02 9.5	1.42 ± 0.01 7.7	1.27 ± 0.01 8.1	1.61 ± 0.02 11.8
K	1.16 ± 0.01 9.3	1.08 ± 0.01 11.7	1.13 ± 0.01 7.3	1.10 ± 0.01 9.3	0.91 ± 0.01 7.7	1.13 ± 0.01 7.1	1.08 ± 0.01 8.5	1.03 ± 0.01 10.2	1.23 ± 0.01 10.8
L	4.33 ± 0.04 7.6	4.05 ± 0.05 8.3	3.44 ± 0.04 8.5	3.12 ± 0.03 9.5	3.41 ± 0.02 5.1	4.16 ± 0.05 10.8	4.40 ± 0.05 9.5	4.16 ± 0.07 13.1	4.01 ± 0.05 10.3
M	3.63 ± 0.04 10.1	3.28 ± 0.05 10.1	4.00 ± 0.04 7.7	3.68 ± 0.03 7.1	2.92 ± 0.02 5.0	3.56 ± 0.05 13.5	3.95 ± 0.04 9.6	3.41 ± 0.07 14.4	3.50 ± 0.03 8.4
R _m ²	0.152	0.176	0.304	0.301	0.188	0.278	0.117	0.216	0.192
CV	11.1	12.9	9.8	11.5	9.1	10.1	11.1	11.1	13.2

Примечание. Расшифровку номеров популяций (11–19) и признаков цветка (A–R) см. «Материал и методика»; в числителе — M ± m, в знаменателе — CV, %.

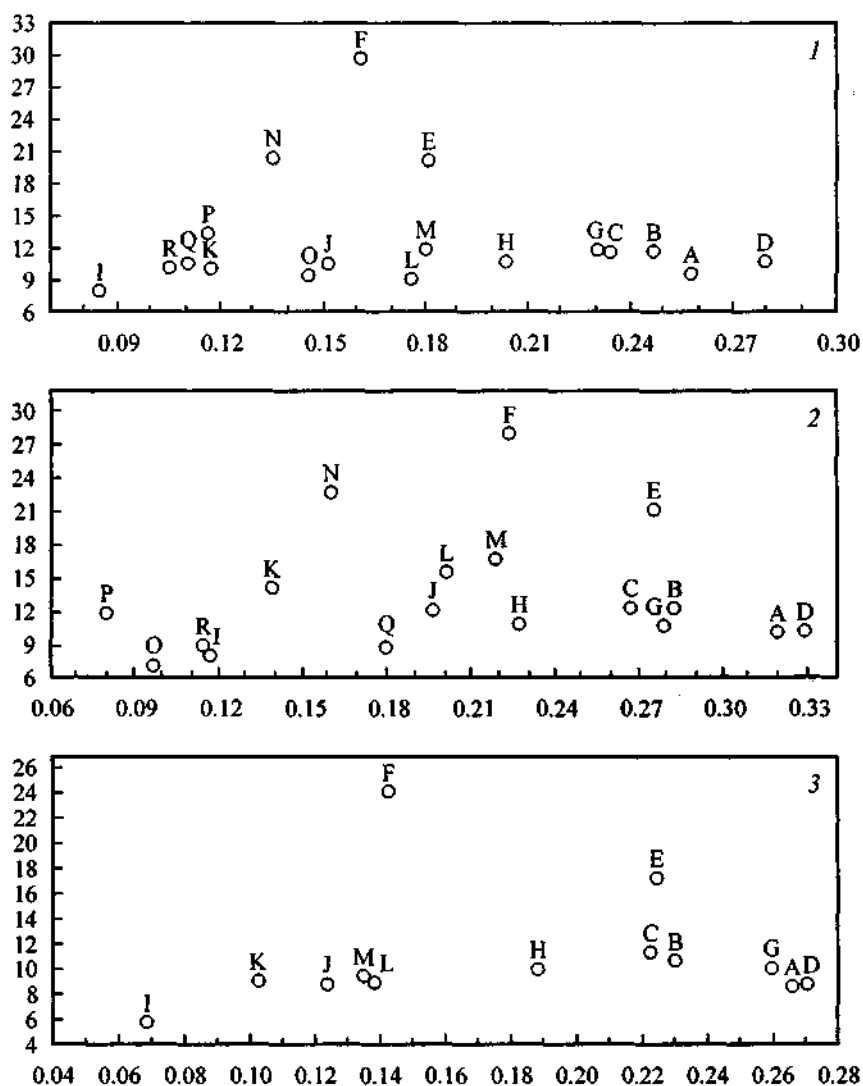


Рис. 1. Относительная изменчивость признаков и ее согласованность у цветков гетероморфных ценопопуляций *Pentaphylloides fruticosa*.

1 — обоеполые цветки, 2 — женские цветки, 3 — мужские цветки. По оси абсцисс — средний коэффициент детерминации, по оси ординат — средний коэффициент вариации.

длины органа по сравнению с его шириной (Годин, 2005). Также отмечается четкое выделение по размаху варьирования размеров чашелистиков наружной чашечки из признаков околоцветника и числа стилодиев из признаков генеративных органов цветка.

Для изучения изменчивости проведен четырехфакторный иерархический дисперсионный анализ по значениям главных компонент (табл. 2, 3). Первые 2 (мужские цветки) или 3 главные компоненты (женские и обоеполые цветки) объясняют от 56 до 62 % общей дисперсии. 1-я главная компонента у всех типов цветков интерпретируется как общие размеры цветка. 2-я компонента объясняет степень развития венчика и андроея (обоеполые цветки), степень развития андроея (жен-

ТАБЛИЦА 2

Результаты анализа главных компонент признаков цветков
гетероморфных ценопопуляций *Pentaptychoides fruticosa*

Признаки	Цветки							
	обоеполые			женские			мужские	
	ГК ₁	ГК ₂	ГК ₃	ГК ₁	ГК ₂	ГК ₃	ГК ₁	ГК ₂
A	0.660	-0.540	-0.132	0.838	-0.153	0.314	0.812	-0.400
B	0.732	-0.451	-0.184	0.777	-0.105	0.381	0.766	-0.411
C	0.760	-0.332	-0.023	0.732	-0.268	0.376	0.723	-0.181
D	0.876	-0.048	0.161	0.904	-0.171	0.034	0.865	-0.056
E	0.627	-0.377	0.278	0.751	-0.250	0.144	0.789	-0.001
F	0.512	0.009	0.299	0.594	-0.525	-0.142	0.474	0.219
G	0.759	-0.200	0.014	0.858	-0.045	-0.033	0.859	-0.065
H	0.676	0.428	-0.087	0.757	-0.067	-0.099	0.651	0.022
I	-0.241	-0.420	0.463	0.025	-0.129	-0.455	-0.224	-0.330
J	0.554	0.449	0.523	0.581	0.610	0.153	0.387	0.826
K	0.436	0.516	0.444	0.439	0.728	-0.052	0.322	0.799
L	0.567	0.484	-0.194	0.596	0.424	-0.243	0.523	0.010
M	0.419	0.187	-0.369	0.497	0.431	0.478	0.441	0.260
N	0.433	0.095	0.535	0.318	-0.269	0.001	—	—
O	0.643	-0.133	-0.131	0.574	0.336	-0.351	—	—
P	0.459	0.480	-0.380	0.407	-0.025	-0.524	—	—
Q	0.473	-0.223	-0.163	0.681	-0.146	-0.324	—	—
R	0.592	0.131	-0.310	0.573	0.022	-0.521	—	—
Собственное значение	6.44	2.21	1.68	7.407	1.972	1.733	5.348	1.913
Доля дисперсии, %	35.8	12.3	9.3	41.1	11.0	9.6	41.1	14.7

Примечание. ГК₁, ГК₂, ГК₃ — главные компоненты.

ские цветки) и размеры пыльников (мужские цветки). 3-я компонента интерпретируется как соотношение между степенью развития андроеца и числом стилодиев и диаметром рыльца (обоеполые цветки) и соотношение между степенью развития венчика, числа стаминодиев и развитием женской генеративной сферы (женские цветки) (табл. 2).

Результаты дисперсионного анализа по комплексам признаков у цветков разных половых типов показали, что основной вклад (от 70 до 99 %) в общую фенотипическую изменчивость признаков цветков разных половых типов вносят достоверные различия между цветками разных ценопопуляций геоботанических подпровинций, цветками особей в пределах ценопопуляции и цветками в кроне (табл. 3). Как было показано ранее (Годин, 2005), разнообразие значений признаков цветка в кроне куста обусловлено несколькими причинами. Доля межпопуляционной изменчивости, как правило, ниже внутривидовых различий, однако она имеет принципиальное значение и свидетельствует о трансформации индивидуальной изменчивости в групповую. Проявление групповой изменчивости — обнаружение достоверных различий между совокупностями, собранными в территориально разобщенных местах, заставляет предполагать, что данные совокупности представляют собой выборки из самостоятельных ценопопуляций. Очевидно, на территории Горного Алтая естественный отбор благоприятствует существованию большого числа разных генотипов мужских, женских и обоеполых растений, способных

ТАБЛИЦА 3
Иерархический дисперсионный анализ признаков цветков
гетероморфных ценопопуляций *Pentaphylloides fruticosa*

Источники варьирования	Цветки					
	обоеполые		женские		мужские	
	доля влияния	P	доля влияния	P	доля влияния	P
ГК ₁						
Различия между подпровинциями	0.05	0.913	17.7	0.004	6.9	0.201
Межпопуляционные отличия	24.9	0.209	5.9	0.582	21.0	0.008
Внутрипопуляционная гетерогенность	39.5	0.000	33.3	0.000	29.4	0.000
Изменчивость в пределах кроны	32.9		40.1		39.6	
ГК ₂						
Различия между подпровинциями	10.3	0.240	0.5	0.778	3.8	0.488
Межпопуляционные отличия	43.5	0.002	33.7	0.007	42.6	0.000
Внутрипопуляционная гетерогенность	23.0	0.000	44.5	0.000	23.8	0.000
Изменчивость в пределах кроны	21.8		20.3		28.0	
ГК ₃						
Различия между подпровинциями	11.6	0.005	33.0	0.036	—	—
Межпопуляционные отличия	5.0	0.969	30.0	0.000	—	—
Внутрипопуляционная гетерогенность	48.5	0.000	13.6	0.000	—	—
Изменчивость в пределах кроны	32.3		22.2		—	—

Примечание. P — достоверность. Остальные обозначения те же, что и в табл. 2.

выжить в различных условиях. Именно вследствие высокой внутри- и межпопуляционной изменчивости *P. fruticosa* способен адаптироваться к различным условиям и занимать большое число биотопов. Подтверждением этому служит более широкая экологическая амплитуда гетероморфных ценопопуляций, чем мономорфных.

Отмечаются различия между женскими цветками разных ценопопуляций Центрального и Юго-Восточного Алтая по общим размерам цветка и соотношению между степенью развития венчика, числом стаминодиев и развитием женской генеративной сферы. Аналогичные различия обнаружены и между обоеполыми цветками по степени развития андроеца, числу пестиков и диаметру рыльца. Так, среднее число тычинок у обоеполых цветков растений Юго-Восточного Алтая 25.6, а у цветков растений Центрального Алтая — 23.2 ($P < 0.0000$). Число стилодиев больше в обоеполых цветках Юго-Восточного Алтая (48.8), чем в цветках Центрального Алтая (43.9; $P = 0.02$). Обнаруженные различия принципиальны и являются доказательством существования географической изменчивости некоторых признаков обоеполых и большинства признаков женских цветков *P. fruticosa*. Объясняется это, по-видимому, различиями физико-географических и фитоценологических условий подпровинций Центрального и Юго-Восточного Алтая, определяющих различные направления естественного отбора и, в связи с этим, дивергенцию ценопопуляций. Наблюдающиеся различия говорят о клинальном характере дифференциации признаков у разных половых типов цветков: без выраженного направления (у мужских цветков) и четкой зависимости от физико-географических и климатических факторов двух подпровинций Горного Алтая (у обоеполых и особенно у женских цветков).

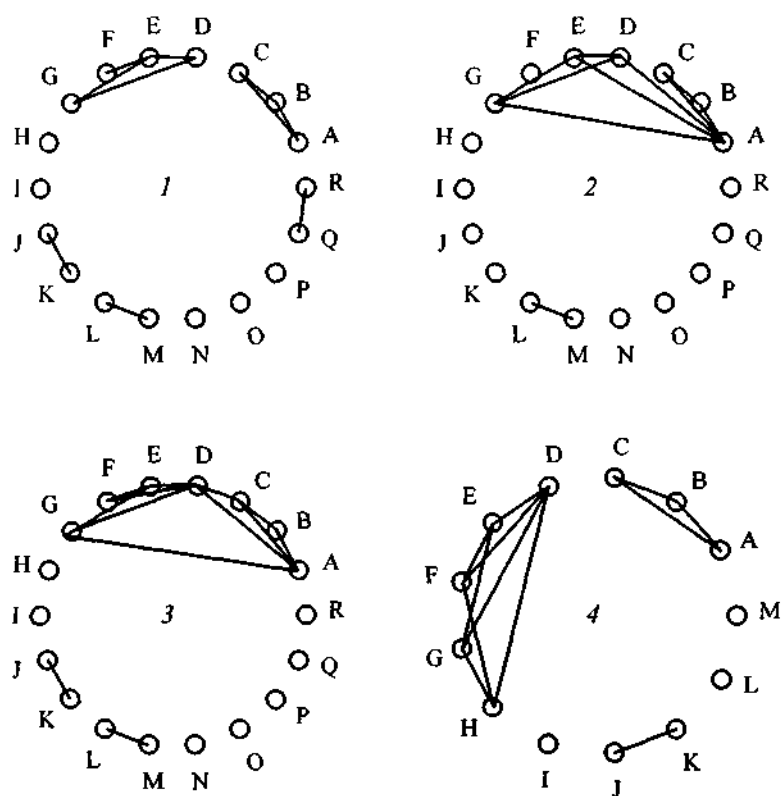


Рис. 2. Корреляционные плеяды цветков гетероморфных ценопопуляций *Pentaphylloides fruticosa*. 1 — обоеполые цветки, 2 — женские цветки (Центральный Алтай), 3 — женские цветки (Юго-Восточный Алтай), 4 — мужские цветки. Уровень связей $r > 0.6$.

Признаки 3 половых типов цветков по-разному объединяются в корреляционные плеяды (рис. 2). Для обоеполых цветков гетероморфных ценопопуляций характерно образование 5 корреляционных плеяд: «чашечка», «венчик», «пыльнички», «тычиночные нити» и «завязи». У мужских цветков *P. fruticosa* характерно наличие тех же корреляционных плеяд признаков, за исключением плеяды «завязи». У женских цветков признаки чашечки и венчика объединяются в плеяду «околоцветник», отсутствует плеяда «завязи», остальные признаки объединяются в плеяды «стерильные пыльники» и «тычиночные нити».

В связи с существованием различий между параметрами женских цветков ценопопуляций разных районов рассмотрим отдельно структуру корреляционных плеяд признаков цветков Центрального и Юго-Восточного Алтая. Для женских цветков Центрального Алтая характерно наличие двух плеяд признаков: «околоцветник» и «тычиночные нити». У цветков Юго-Восточного Алтая выделяется 3 плеяды признаков: «околоцветник», «стерильные пыльники» и «тычиночные нити». В целом изменчивость и скоррелированность признаков цветка выше в Центральном Алтае ($CV = 25.2\%$ и $R_m^2 = 0.194$), чем у цветков Юго-Восточного Алтая ($CV = 21.5\%$ и $R_m^2 = 0.147$). Как показала Ростова (2002), в неблагоприятных условиях повышаются размах варьирования и уровень взаимосвязей у большинства признаков различных организмов. По всей видимости, изменение общей и согласованной изменчивости признаков женского цветка свидетельствует о более

благоприятных условиях для произрастания и существования женских растений в условиях Юго-Восточного Алтая. В пользу этого говорит также тот факт, что в более засушливых районах Алтае-Саянской горной области (Юго-Восточный Алтай и Тува) в половом спектре гетероморфных ценопопуляций преобладают женские особи (Годин, 2004б).

Связи между признаками каждой плеяды у всех трех типов цветков, скорее всего, представляют собой морфогенетические корреляции (по классификации И. И. Шмальгаузена, 1969). Образование всех выделенных плеяд признаков у мужских, женских и обоеполюх цветков, как и у цветков мономорфных ценопопуляций (Годин, 2005), связано с аллометрическим ростом соответствующих частей цветка относительно друг друга. Причина отсутствия тесных межплеядных связей между признаками цветка *P. fruticosa* — разное время остановки роста одних частей, в то время как другие продолжают расти.

При сравнении 9 корреляционных матриц признаков каждого из 3 типов цветков выявлено относительно низкое сходство структуры корреляций (от 36.1 до 65.2 %). Ординация матриц методом главных компонент (рис. 3) показывает разнонаправленный характер изменения корреляционной структуры признаков мужских, женских и обоеполюх цветков. При этом матрицы каждого типа цветка образуют более или менее локализованные группы, обладающие разной степенью сходства структуры связей. Для обоеполюх цветков характерно образование достаточно рыхлого облака и выделение матрицы признаков цветка Топучинской ценопопуляции. Корреляционная структура обоеполюх цветков Топучинской ценопопуляции отличается от остальных разрушением общих плеяд обоеполюх цветков и образованием новых: «венчик и тычиночные нити», «пыльники» и «диаметр чашечки, ширина наружного чашелистика и диаметр рыльца». Возможная причина этого — влияние условий произрастания на обоеполые растения в данной ценопопуляции: для долинных еловых лесов с участием *P. fruticosa* характерны низкая температура почвы и пересыщенность ее влагой.

У женских цветков наблюдается большее различие между матрицами ($FD_1 = 36.1$ %), чем у других типов цветка, что, по всей видимости, связано с географической зависимостью параметров самого цветка. У женских цветков обособленно расположены матрицы признаков цветков Кучерлинской и Карагайской ценопопуляций, для которых характерны высокая детерминация всех признаков ($R_m^2 = 0.236—0.269$) и пониженная их вариабельность ($CV = 9.9—11.6$ %). Большинство признаков цветков (кроме числа стаминодиев и размеров стилодия) в этих ценопопуляциях объединяется в единую плеяду.

Мужские цветки характеризуются наибольшей степенью сходства корреляционных матриц: четко выделяется группа сходных матриц признаков ($FD_1 = 65.2$ %). Обособленно расположены матрицы признаков цветка Курайская-3 и Курайская-5 ценопопуляций. Признаки цветка последних двух ценопопуляций образуют новые плеяды: «околоцветник» и «андроцей» (Курайская-3) и «лепестки», «наружные чашелистики» и «тычиночные нити» (Курайская-5 ценопопуляция).

При одинаковых условиях произрастания мужских, женских и обоеполюх растений в одной ценопопуляции наблюдается разная общая и согласованная изменчивость признаков цветка (табл. 1). Так, в Кучерлинской ценопопуляции при одинаковом размахе варьирования ($CV = 8.8—9.9$ %) наблюдаются значительные изменения уровня скоррелированности признаков у цветков разных половых типов ($R_m^2 = 0.075—0.304$). В Курайской-2 ценопопуляции обнаружена обратная картина: при сходном уровне согласованной изменчивости ($R_m^2 = 0.189—0.204$) происходят заметные изменения размаха варьирования признаков ($CV = 9.1—14.7$ %).

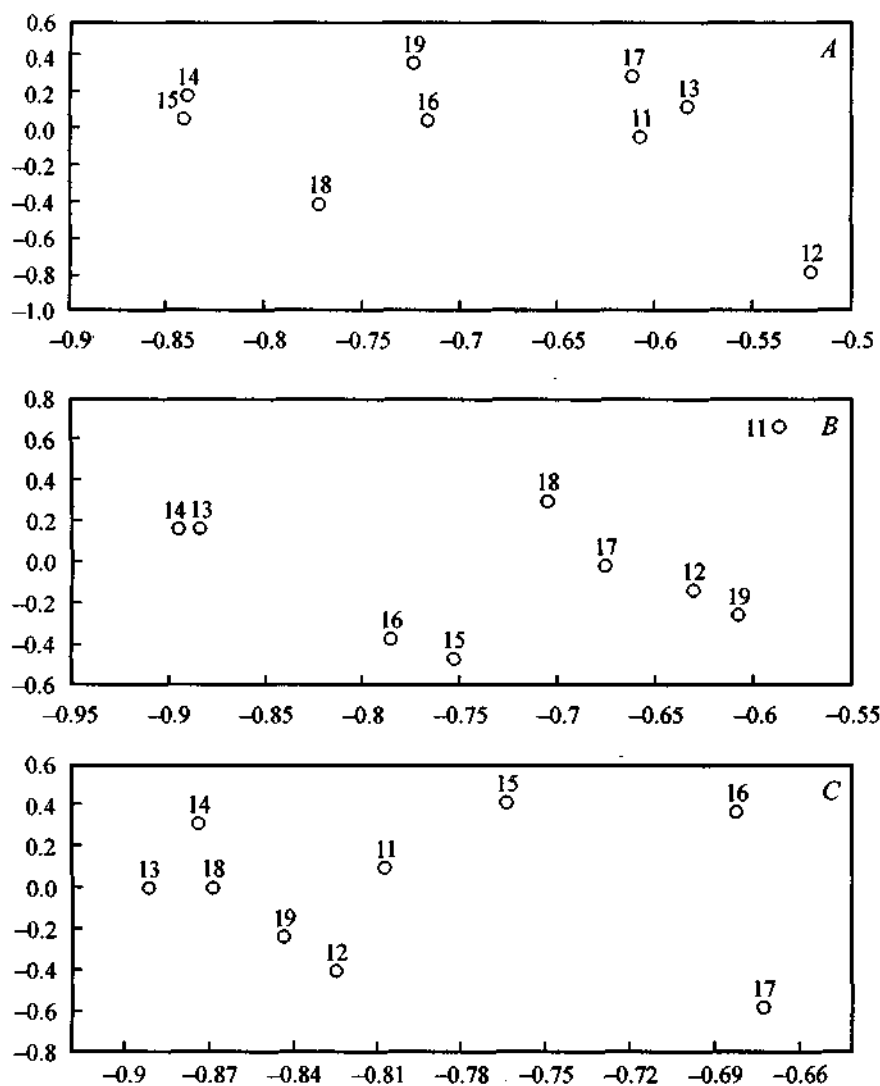


Рис. 3. Сравнение корреляционных матриц признаков цветка *Pentaphylloides fruticosa* гетероморфных ценопопуляций.

A — обоеполые цветки, B — женские цветки, C — мужские цветки. По оси абсцисс — фактор 1, по оси ординат — фактор 2.

По всей видимости, объясняется это различным характером реагирования и значений самих признаков и системы их корреляций у мужских, женских и обоеполых цветков на одни и те же условия произрастания.

Выводы

1. По внутрипопуляционной изменчивости большинство признаков мужских, женских и обоеполых цветков гетероморфных ценопопуляций *P. fruticosa* относятся к стабильным ($CV < 20\%$). Исключение составляют размеры чашелистиков наружного круга и число пестиков (у женских и обоеполых цветков).

2. По степени общей и согласованной изменчивости среди изученных признаков цветков разных половых типов *P. fruticosa* выделяются в 2 группы: биологические (диаметр венчика и чашечки) и таксономические (число тычинок, размеры завязи и рыльца, длина стилодия) индикаторы.

3. Различия условий геоботанических подпровинций Центрального и Юго-Восточного Алтая влияют на значения части морфологических признаков обоеполых цветков и большинство признаков женских цветков. Подобной зависимости для признаков мужских цветков не выявлено.

4. Основной вклад в общую изменчивость признаков цветка разных половых типов вносят различия между цветками ценопопуляций разных геоботанических подпровинций (21—43.5 %), между цветками растений в пределах ценопопуляции (13.6—44.5 %) и варьирование признаков в кроне куста (20—40 %).

5. Для цветков разных половых типов гетероморфных ценопопуляций характерно образование сходных корреляционных плеяд, что связано с одинаковыми особенностями морфогенеза этих типов цветка. Признаки женских цветков ценопопуляций Центрального и Юго-Восточного Алтая образуют разные плеяды.

6. Отмечается перестройка системы взаимосвязей признаков цветка каждого полового типа в зависимости от условий произрастания, но эта перестройка имеет разнонаправленный характер у цветков разных типов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Годин В. Н. Половая структура ценопопуляций *Pentaphylloides fruticosa* (Rosaceae) в естественных условиях Горного Алтая // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 9. С. 92—99.
- Годин В. Н. Морфология цветков *Pentaphylloides fruticosa* (Rosaceae) в связи с половой дифференциацией // Бот. журн. 2004а. Т. 89. № 3. С. 123—130.
- Годин В. Н. Половая структура ценопопуляций *Pentaphylloides fruticosa* в условиях Горного Алтая и Республики Тыва // Методы популяционной биологии. Матер. VII Всерос. популяционного семинара. Сыктывкар, 2004б. С. 43—45.
- Годин В. Н. Изменчивость признаков цветка *Pentaphylloides fruticosa* (Rosaceae) в Центральном и Юго-Восточном Алтае. 1. Мономорфные ценопопуляции // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 4. С. 563—575.
- Кумина А. В. Растительный покров Алтая. Новосибирск, 1960. 450 с.
- Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика. Минск, 1964. 327 с.
- Ростова Н. С. Корреляции: структура и изменчивость. СПб., 2002. 308 с.
- Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. Л., 1969. 494 с.
- Шлидт В. М. Математические методы в ботанике. Л., 1984. 288 с.
- Elkington T. T. Cytotaxonomic variation in *Potentilla fruticosa* L. // New Phytologist. 1969. Vol. 68. N 2. P. 151—160.
- Klackenberg J. The holarctic complex *Potentilla fruticosa* (Rosaceae) // Nord. J. Bot. 1983. Vol. 3. N 2. P. 181—191.
- Löve A. Cytotaxonomical remarks on some american species of circumpolar taxa // Svensk Bot. Tidskr. 1954. Bd 48. N 2. S. 211—232.

SUMMARY

The variability structure of 18 morphological floral characters of bisexual, female and male flowers of *Pentaphylloides fruticosa* in heteromorphic populations has been studied in two geobotanical infraprovinces of the Mountain Altai. Classification of the studied characters into groups on the basis of their relative variability and determinancy has been made. An increased influence of growth conditions on the floral characters in the Central and South-Eastern Altai is observed in the range: male — bisexual — female flowers. The correlation structure of the characters of male, female and bisexual flowers in different coenopopulations is discussed.