

12. Заиконникова Т.И. Рябина — *Sorbus L.* // Флора Восточной Европы. Т. X. СПб., 2001. С. 535-543.
13. Крылов П.И. *Sorbus L.* — Рябина // Флора Западной Сибири. Вып. VII. Томск, 1933. С. 1464-1465.
14. Попов М.Г. Флора Средней Сибири. Т. 1. М.-Л., 1957. 551 с.
15. Науменко Н.И. Флора и растительность Южного Зауралья. Курган: Изд-во Курганского ун-та, 2008. 512 с.
16. Станков С.С., Талиев В.А. Рябина — *Sorbus L.* // Определитель высших растений Европейской части СССР. М., 1949. С. 402.
17. Anderson, E. Introgressive hybridization. New York, 1949. 109 p.
18. Озерская Т.М. Сравнительный анализ видов рябин (*Rosaceae: Sorbus L.*) коллекции ВИР по количественным морфологическим признакам листьев // Мат-лы VIII Молодеж. конф. ботаников в Санкт-Петербурге (17-21 мая 2004 г.). СПб., 2004. С. 223.
19. Walter, D.E., Proctor, H.C. Mites: Ecology, Evolution and Behaviour. Sydney, 1999. 322 p.
20. Сергеев М.Г., Молодцов В.В. Пространственное распределение биомассы беспозвоночных животных на Западно-Сибирской равнине // Биоразнообразие и динамика экосистем: информационные технологии. Новосибирск, 2006. С. 302-309.

Наталья Александровна ГАШЕВА —
старший научный сотрудник
Института проблем освоения Севера СО РАН,
кандидат биологических наук
nhob@mail.ru

УДК 581.44: 582. 623.2

КЛАССИФИКАЦИЯ ЭЛЕМЕНТАРНЫХ ПОБЕГОВ *SALIX MYRTILLOIDES L.* ПО МОРФОМЕТРИЧЕСКИМ ПОКАЗАТЕЛЯМ

THE CLASSIFICATION OF ELEMENTARY SPROUTS *SALIX MYRTILLOIDES L.* IN ACCORDANCE WITH MORPHOMETRIC INDICATORS

АННОТАЦИЯ. Представлен способ классификации побегов *Salix myrtilloides L.* по морфометрическим показателям. Используя 14 индексов, отражающих структурную характеристику побега, и кластерный анализ, мы выявили четыре типа побегов, которые отличаются по коэффициенту сгущения — соотношению длины стебля и количеству расположенных на нем листьев. Побеги двух групп появляются из двух верхних почек прошлогоднего годичного побега, остальные побеги — из спящих почек. Функционально эти морфометрические группы аналогичны побегам замещения, обогащения и дополнения.

SUMMARY. *Salix myrtilloides L.* was investigated. It lives in a strip of the forest on a coast of the river Sjesyegan in natural park Numto. The park is located in northern part of the Tyumen area. *S. myrtilloides* in these conditions is submitted by low bushes (30-50). The stems, leaves of all shoots on ramus were measured. These ramuses are characterized as an axes of the third order of branching. The measurements were used for drawing up 14 indexes. These indexes were used for realization of the Cluster Analysis. The indexes are the structural characteristics of shoots. The shoots form three groups, which differ by parameters of indexes. The shoots of each group differ by a parity of leaves quantity to length of a stem and by a parity of the sizes of the largest leaves to length of a stem.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА. Побеги ветвления, ветвь, система побегов, структура побега, кластерный анализ.

KEY WORDS. Laterate shoot, ramus, shoot system, structure of shoot, Cluster Analysis.

Введение. Ива черничная (*Salix myrtilloides* L.) ранее была представлена нами [1] как вид рода *Salix*, который благодаря своей продолговатой форме листа, простой таксономической диагностируемости и распространению по всему евроазиатскому континенту может служить «точкой отсчета» в классификационно-диагностических шкалах этого рода, построенных на основе межвидовых фенотипических дистанций, полученных в процессе дискриминантного анализа по комплексу индексов формы листа. Особенности листьев — это важный диагностический признак у ив, но в то же время изменчивость листьев ив очень велика даже в том случае, если листья принадлежат одному индивидууму. И.А. Гетманец, изучающая биоморфологические особенности разных видов ив, высказала предположение, что внутрикрановая изменчивость может быть связана с разнотипностью побегов в кроне одного дерева или куста [2]. Исходя из этого, понятна необходимость исследования особенностей побеговой системы видов, для которых строятся классификационно-диагностические шкалы.

Цель работы — изучение и классификация побегов ивы черничной с морфометрической точки зрения. Известно, что побеги различаются по своим функциональным задачам: по разворачиванию из почек разного типа, по положению в кроне и т.д. Отличаются ли эти типы побегов по морфометрическим показателям и можно ли выделить разные их типы по структурно-морфометрическим характеристикам?

Материалы и методы исследования. Биоморфологические особенности побега *S. myrtilloides* L. изучались на экземплярах, собранных 23 июля 2008 г. на территории природного парка Нумто (южная часть северной тайги Западно-Сибирской физико-географической страны), в кедрово-березовом травяно-сфагновом лесу на левом берегу р. Сэсюган (Сорумказым), в 1 км выше по течению от ее впадения в р. Казым. Эта полоса леса, вытянутая вдоль берега реки, представляла собой второй экологический уровень от уреза воды, шириною 50-70 м. Третий экологический уровень был представлен заболоченным редколесьем (отдельно расположенные деревья *Pinus sylvestris* L. на сфагново-багульниковом болоте, в переходной от леса полосе — заросли *Betula nana* L.). В пределах первого экологического уровня наблюдались заросли *S. lapponum* L., а в напочвенном покрове — преобладание *Calamagrostis langsдорffii* (Link) Trin. На исследованном участке леса (500x50 м) было обнаружено 15 кустов ивы черничной высотой около 30 см. Куст ивы черничной представляет собой симподиально ветвящуюся систему побегов с акромезотонным типом продольной симметрии. Для исследования производился отбор ветвей третьего порядка. Из этой системы побегов отделялись отдельные побеги. С помощью измерений и составленных из них индексов получали, соответственно, размерные и структурные характеристики побегов. Измерялась (в см) длина (L) и максимальная ширина (W_{max}) каждого листа, длина черешка (L_p), длина стебля (L_{st}), подсчитывалось количество листьев на каждом побеге (N_l) и определялось положение на стебле самого крупного листа (S_{lmax}) (по порядку метамера, к которому принадлежит этот лист, начиная от верхушки побега). Из измерений составлялись индексы, характеризующие побеги по соотношению разных измерений: 1) отношение длины черешка самого крупного на побеге листа к длине его листовой пластинки (L_p/L_{lmax}); 2) отношение длины черешка листа, расположенного на середине побега, к длине его листовой пластинки (L_p/L_{lme}); 3) среднеарифметическое значение отношения длины черешка к длине листовой пластинки каждого листа (L_p/L_{lma}); 4) отношение максимальной ширины листовой пластинки к ее длине у самого крупного листа (W_{max}/L_{lmax}); 5) отношение максимальной ширины листовой пластинки к длине у листа, располо-

женного на середине побега (W_{mx}/L_{lme}); 6) среднеарифметическое значение отношения максимальной ширины к длине листовой пластинки каждого листа (W_{mx}/L_{lma}); 7) отношение длины листовой пластинки самого крупного листа к длине стебля (Ll/Lst_{lmx}); 8) отношение длины листовой пластинки у листа, расположенного на середине побега, к длине стебля (Ll/Lst_{lme}); 9) отношение среднеарифметического значения длины листовой пластинки к длине стебля (Ll/Lst_{lma}); 10) отношение максимальной ширины самого крупного листа к длине стебля (W_{mx}/Lst_{lmx}); 11) отношение максимальной ширины листа, расположенного на середине, к длине стебля (W_{mx}/Lst_{lme}); 12) отношение среднеарифметического значения длины листовой пластинки к длине стебля (W_{mx}/Lst_{lme}); 13) отношение длины стебля к количеству листьев на нем — коэффициент сгущения листьев на стебле (Lst/Nl). Все эти отношения выражались в процентах. Статистическая обработка полученных данных осуществлялась с использованием ПКП STATISTICA 6.0.

Результаты и их обсуждение. Измерены 52 побега, получены описательные статистики и результаты их классификации с использованием кластерного анализа. Количество листьев на стебле каждого побега изменяется от 5 до 14. Наибольшее количество побегов имеет 9 листьев на стебле. Побеги сильно отличаются по длине стебля. Тип распределения значений этого показателя соответствует нормальному. Наибольшая длина стебля исследованных побегов — 13 см, минимальная — около 1 см. Можно выделить следующие размерные группы побегов, разница которых хорошо различима визуально: 1-2 см; 3-4 см; 5-6 см; 7-8 см; 9-10 см; 14-15 см. Большинство побегов относятся к размерным группам 3-4 и 5-6 см (примерно по 30%). Остальные побеги примерно по 10% представлены в других группах. Длина листа на побегах изменяется от самых маленьких (в основании побега и на его вершине) до самых крупных — в средней части побега, как это и положено для мезотонного типа продольной симметрии, однако самые крупные элементы находятся не на середине побега, а существенно смещены кверху, поэтому более точно тип продольной симметрии следует обозначить как акромезотонный. Размер междоузлий и почек изменяется в соответствии с этой же закономерностью. Тип распределения значений этого показателя соответствует нормальному. Отношение среднеарифметического значения длины листьев на побеге к длине стебля побега меньше 100%. Отношение длины листа, расположенного на середине побега, к длине стебля изменяется от 20 до 121%; в 6% случаев это соотношение больше 100%, т.е. в некоторых случаях срединные листья больше длины стебля побега. Отношение длины самого крупного на побеге листа к длине стебля также изменяется от 20 до 121%; в 20% случаев это соотношение больше 100%. Отношение значений средней максимальной ширины листьев к длине стебля побега во всех случаях не превышает 50%; у большинства листьев среднеарифметическое значение их ширины не превышает 30% от длины стебля. Отношение максимальной ширины листа, расположенного на середине побега, к длине стебля и отношение длины самого крупного на побеге листа к длине стебля изменяется от 20 до 70%. Длина черешка во всей совокупности листьев на всех побегах изменяется от 0,1 до 0,5 см. Тип распределения значений этого показателя соответствует нормальному. Разница в размерах черешков на каждом побеге от 0,13 до 0,40 см. Среднеарифметическая длина черешков на каждом побеге изменяется от 0,19 до 0,40 см. Размах длины черешка листа, расположенного на середине побега, — от 0,23 до 0,50 см. Размах длины черешка самого крупного листа составил 0,25 — 0,60. Отношение длины черешка к длине листа: среднеарифметическое — от 13 до 17%, у листа, расположенного на середине, — 13-18%

и у самого крупного листа — 11-20%. Отношение длины черешка к ширине листа: среднеарифметическое — от 22-29%, у листа, расположенного на середине, — 16-27% и у самого крупного листа — 18-30%. Самый крупный на побеге лист чаще всего располагается при 2 или 3 метамере, считая от верхушки побега. Тип распределения значений этого показателя соответствует логнормальному: у 40% побегов самый крупный лист располагался при 2 метамере; у 30% — при третьем, у 20% — при 4, у 10% — при восьмом (у самого длинного побега — Lst 13см; со значительно отличающимся от других количеством листьев — 14; с наименее густо расположенными листьями — коэффициент сгущения 93%). Таким образом, побеги отличаются не только по размерным характеристикам, но и по структурным, т.е. по соотношению размеров и положению своих элементов. Для того, чтобы выявить типы побегов по структурным характеристикам, выраженным количественно, можно применить кластерный анализ. Для проведения многомерных статистических анализов необходимо подобрать оптимальный комплекс признаков. Этот комплекс можно подобрать, используя два подхода: выявить различия побегов по структурным характеристикам, проанализировав график сравнительных значений индексов совокупности побегов (рис. 1) с использованием корреляционного анализа

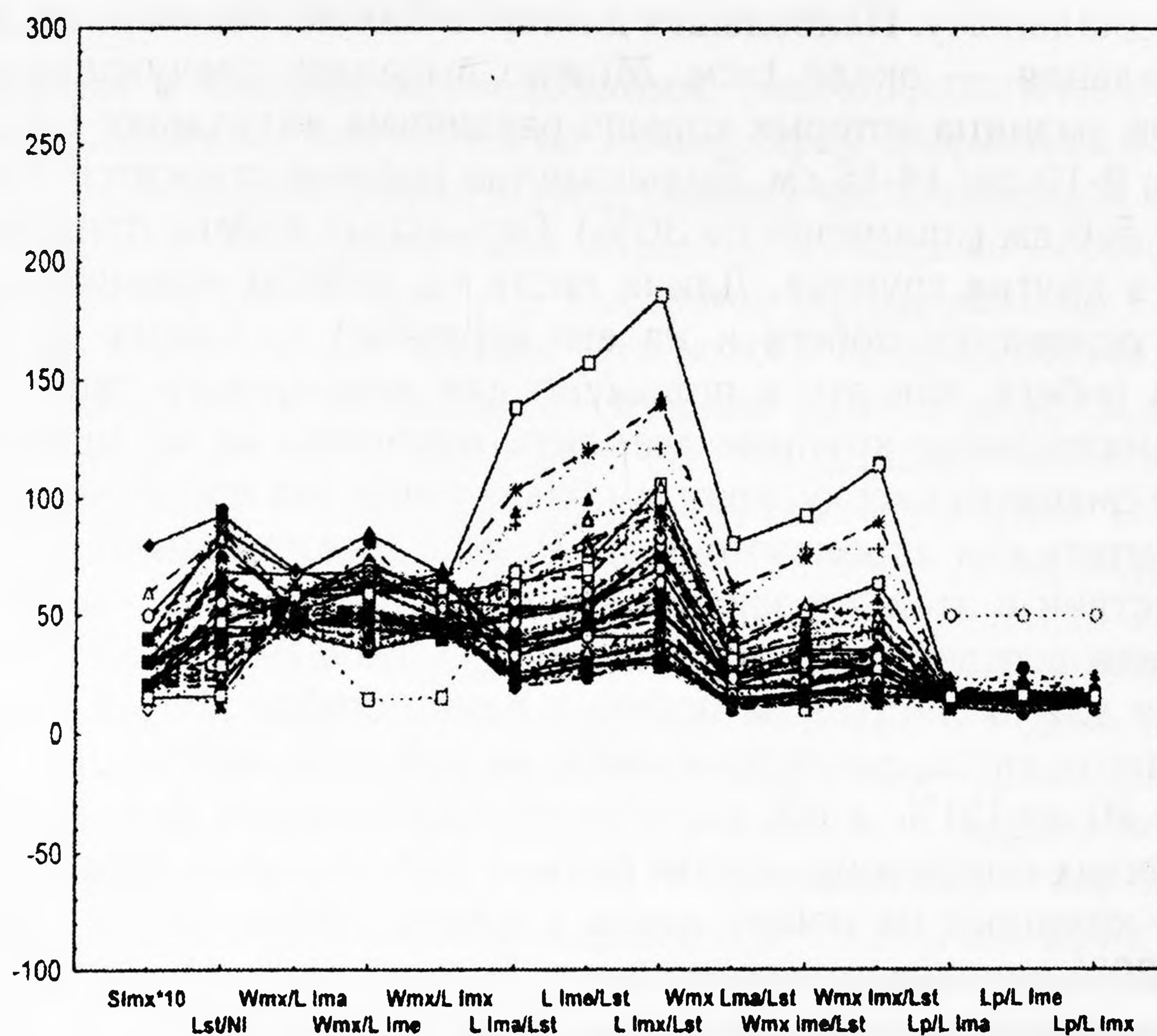


Рис. 1. График значений 14 индексов по каждому исследованному побегу

Анализ графика позволил выяснить, что все три показателя отношения длины черешка к длине листа проявляют сходные свойства у всех побегов, т.е. для характеристики побега можно использовать лишь 1 из трех индексов этого типа, например $Lp/L Lmx$. Такая же закономерность наблюдается и для трех индексов отношения максимальной ширины листа к длине стебля, т. е. для многомерного статистического анализа также следует использовать лишь один индекс из трех. Такие же тенденции и для соотношения длины листа к длине стебля.

Несколько иные закономерности наблюдаются по соотношению максимальной ширины листа к длине, подсчитанное как среднеарифметическое значение для

всех листьев одного побега. Значение этого индекса почти не отличается у разных побегов. Более заметные отличия наблюдаются по индексам W_{mx}/L_{lme} и W_{mx}/L_{lmx} . Явные отличия на графике прослеживаются по индексам $Sl_{mx} \cdot 10$ (положение максимального листа) и Lst/Nl («коэффициенту сгущения»).

Таким образом, анализ графика сравнительных значений индексов всех исследованных побегов показал, что возможна оптимизация количества индексов, входящих в комплекс для проведения многомерного статистического анализа. Следует проверить этот вывод корреляционным анализом.

Корреляционный анализ подтвердил, что между тремя индексами по соотношению длины черешка и длины листа действительно существует практически линейная корреляция ($r = 0,88-0,95$). Между тремя индексами, отражающими соотношение максимальной ширины листа к длине стебля и тремя индексами по соотношению длины листа и длины стебля также очень высокие корреляционные зависимости $r = 0,95-0,96$. Таким образом, еще раз подтвержден вывод о том, что для многомерного статистического анализа можно брать по 1 индексу из трех вышеописанных блоков индексов.

В блоке индексов по соотношению максимальной ширины листа и длины листа корреляция несколько ниже — среднего уровня ($r = 0,69-0,75$), т.е. можно взять все три индекса W_{mx}/L_{lma} , W_{mx}/L_{lme} , W_{mx}/L_{lmx} .

Самым «независимым» оказался показатель положения на стебле самого крупного листа ($Sl_{mx} \cdot 10$) — коэффициенты корреляции с другими индексами или очень низкие, или корреляция отсутствует. Коэффициент сгущения (Lst/Nl) относительно независим, — на высоком уровне он коррелирует только с индексами, показывающими соотношение длины листа и длины стебля ($r = 0,77-0,80$) и на среднем уровне — с индексами, показывающими соотношение максимальной ширины листа и длины стебля ($r = 0,62-0,72$). В двух последних случаях меньшая корреляция с коэффициентом сгущения наблюдается по индексам с участием данных по листу, расположенному на середине побега, т.е. если для анализа выбираем индекс Lst/Nl , то лучше использовать индексы W_{mx}/Lst_{lme} и L/Lst_{lme} .

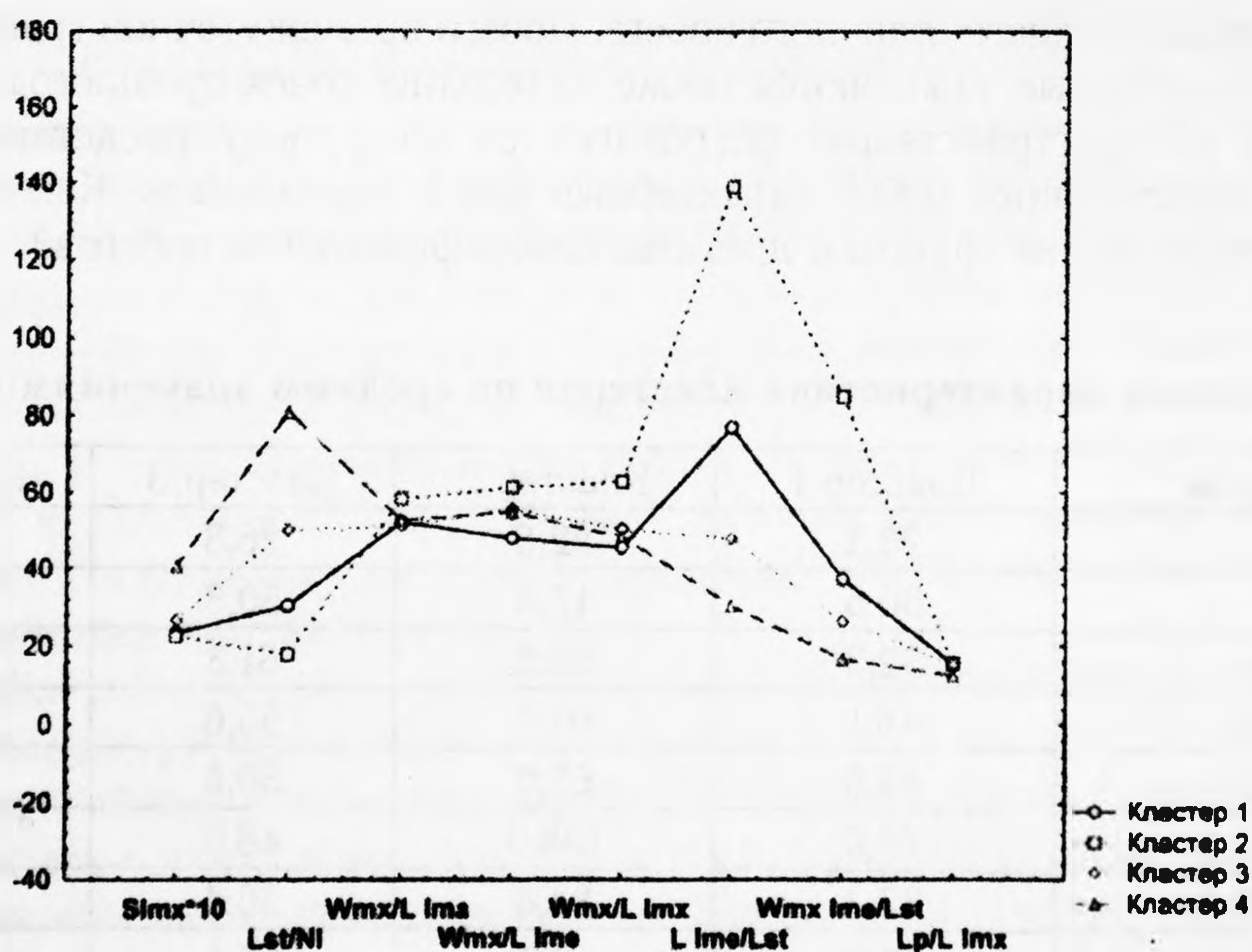


Рис. 2. График, характеризующий различия четырех кластеров по 8 оптимальным индексам

Таким образом, оптимальным комплексом для проведения многомерного статистического анализа будем считать набор из 8 индексов: $Slmx*10$, Lst/Nl , $Wmx\ lme/Lst$, $L\ lme/Lst$, $Wmx/L\ lma$, $Wmx/L\ lme$, $Wmx/L\ lmx$, $Lp/L\ lmx$. Кластерный анализ по этому комплексу индексов позволил сгруппировать все побеги в четыре кластера. Различия кластеров наглядно показаны на рис. 2. На графике видно, что наибольшие различия кластеров по: 1) Lst/Nl (коэффициенту сгущения) и 2) индексам, отражающим соотношение длины листа к длине стебля и ширины листа к ширине стебля. В табл. 1 даны средние значения индексов по каждому кластеру, а в табл. 2 — достоверность различий кластеров по этим показателям, проверенная с использованием критерия Фишера (F) в процессе дисперсионного анализа.

Из табл. 2 видно, что различия кластеров по индексам $Wmx/L\ lma$; $Wmx/L\ lme$; $Lp/L\ lmx$ недостоверны. Типы побегов наиболее очевидно отличаются по коэффициенту сгущения — чем он больше, тем листья на побеге расположены реже. Наибольшее количество побегов (около 40%) относится к кластеру 3 — со средним (50 %) сгущением листьев на стебле среднего размера; длина среднего листа у таких побегов меньше половины длины стебля. Два кластера с очень густым (20-30%) расположением листьев на стебле маленького размера отличаются еще и тем, что длина срединного листа у таких побегов гораздо больше половины стебля (77%) в первом кластере, а во втором даже больше всего стебля (139%). У группы побегов (кластер 4) с наиболее редко расположенными листьями ($Lst/Nl = 80\%$) на длинном стебле самые крупные по абсолютному значению листья, но отношение размеров самого крупного листа таких побегов к длине стебля меньше, чем в двух других группах. Такие характеристики, казалось бы, отражают возрастные стадии побегов: самые молодые — это побеги второго и первого кластеров, самые «взрослые» — в четвертом кластере. Однако, побеги, относящиеся к каждой из этих групп, занимают определенное место в побеговой системе исследованного вида ивы. Побеги четвертого кластера появляются из самых верхних почек прошлогоднего годичного побега и стремятся занять почти вертикальное положение. При рассмотрении системы побегов ивы черничной ясно видно, что побеги первого и второго кластеров происходят из нижних почек прошлогоднего годичного побега. Побеги промежуточной группы — наиболее многочисленные, появляются также из верхних почек прошлогоднего годичного побега, но пространственно располагаются по-другому; представляют собой типичный элементарный побег, характерный для *S. myrtilloides*. Как соотносятся эти морфометрические группы с другими классификациями побегов?

Таблица 1

Сравнительная характеристика кластеров по средним значениям индексов

Индексы	Кластер 1	Кластер 2	Кластер 3	Кластер 4
$Slmx*10$	23,3	22,5	26,8	40,7
Lst/Nl	30,5	17,8	50,3	80,8
$Wmx/L\ lma$	52,3	58,2	51,3	52,8
$Wmx/L\ lme$	48,1	61,4	55,6	54,8
$Wmx/L\ lmx$	45,5	62,9	50,5	48,4
$L\ lme/Lst$	77,0	138,9	48,0	30,5
$Wmx\ lme/Lst$	37,3	84,8	26,4	16,7
$Lp/L\ lmx$	15,4	15,7	15,4	12,6
Доля побегов в каждом кластере, %	29	8	36	27

Таблица 2

Результаты дисперсионного анализа кластеров

Индексы	Межгрупповая	df	Внутригрупповая	df	F	Значимость
Slmx*10	2657,51	3	5511,72	48	7,71	0,0003
Lst/Nl	23140,93	3	4997,10	48	74,09	0,0000
Wmx/L lma	165,36	3	2254,51	48	1,17	0,3296
Wmx/L lme	793,13	3	7280,60	48	1,74	0,1708
Wmx/L lmx	989,85	3	3934,95	48	4,02	0,0124
L lme/Lst	44085,56	3	5109,83	48	138,04	0,0000
Wmx lme/Lst	15419,66	3	3668,12	48	67,25	0,0000
Lp/L lmx	85,57	3	1533,75	48	0,89	0,4518

В биоморфологическом словаре побег характеризуется как «один из основных органов высших растений, представляющий собой неразветвленный стебель, несущий листья, почки и (или) другие придатки и образующийся в результате деятельности одной и той же апикальной меристемы...» [3; 133]. Побеги можно классифицировать по конструктивным признакам, например, по тому, к чему примыкает основание побега. Если снизу побег ограничен корневой шейкой, то это — главный побег. Если снизу побег ограничен своим основанием, то это побег ветвления. Название «побег ветвления» используется для обозначения побегов любого порядка ветвления (в том числе и верхушечного, и бокового). Синонимами этого понятия являются словосочетания «побег дочерний», «побег производный». Главный побег — это частный случай понятия «материнский побег». Если побег главный — это первый по происхождению побег (синонимы первичный, первый), развитие которого начинается с момента формирования проростка, то материнский — это как главный побег, так и побег любого порядка ветвления, который дал боковое ответвление. Классификация побегов ветвления может быть функциональной. В зависимости от функции, которую выполняют побеги ветвления, различают [3]:

1). Побег замещения (или возобновления) — побег ветвления, развивающийся из почки зимующей и обеспечивающий возобновление скелетной оси растения после периода покоя. У древесных растений он перерастает побег материнский, как бы «замещая» его, отсюда и название. Побегом возобновления его чаще называют у травянистых растений. Нередко побег возобновления называют приростом годичным. Годичный прирост побега называют побегом годичным или побегом элементарным. В сезонном климате, как правило, годичный побег состоит из одного прироста. Но иногда в середине лета возобновляется рост побега и тогда образуется вторичный прирост побега этого года. Такой вторичный прирост называют Ивановым побегом. Летом у наших листопадных деревьев листьями покрыты только годичные побеги текущего года; на годичных побегах прошлых лет листьев нет [4].

2). Побег дополнения — побег ветвления, развивающийся из спящей почки и выполняющий функцию обрастания скелетной оси кустарника или кустарничка. Развитие побегов дополнения обычно усиливается при механических повреждениях растений или в конце онтогенеза. К побегам дополнения также относятся колючки побегового происхождения и укороченные генеративные побеги [3].

3). Побег формирования — развивается из спящей почки и служит основой для формирования новой главной скелетной оси, выполняя функцию омоложения побеговой системы и завоевания растением пространства. Синонимы: ту-

рион, волчок, поросль стеблевая, побег (п.) ростовой, п. порослевой, п. нарастания, п. сильный, п. обновляя, п. водяной, п. жирующий. От других побегов ветвления отличается крупными размерами и усиленным ростом [3].

4). Побег обогащения — эфемерный побег, однолетний, т.е. полный онтогенез которого длится не более года, а затем он отмирает. Побег обогащения развивается в верхней части стебля и обеспечивают увеличение фотосинтезирующей или репродуктивной поверхности растения. К побегам обогащения относятся также генеративные побеги и столоны. Побег обогащения культурных растений называют пасынками [3].

Все вышперечисленные функциональные типы побегов ветвления в конструктивно-иерархическом плане представляют следующую систему соподчиненных структурно-биологических единиц (модулей разного порядка): 1) простейший метамер *s. sl.*, состоящий из узла, кроющего листа, почки и нижележащего междоузлия. И.А. Гетманец отмечает, что у ив можно выделить несколько типов таких элементарных побеговых единиц [5]; 2) элементарный побег, для которого у ив И.А. Гетманец отмечает три зоны (от верхушки до основания побега): нарастания, генеративных почек и резервную. Резервная зона производит побеги дополнения, которые недолговечны. Зона нарастания представлена двумя сближенными метамерами (длина междоузлия не более 0,5 см) с ежегодным одновременным разворачиванием двух почек [2], что дает систему следующего иерархического уровня; 3) акросимподиальное формирование двулетних трехосных побеговых комплексов, что по системе И.С. Антоновой [5] соответствует элементарной побеговой системе; 4) многолетний, многоосный побеговый комплекс, закрепленный базальной частью в субстрате [2].

Заключение. Таким образом, проведя морфометрические исследования элементарных побегов ивы черничной (*S. myrtilloides* L.), применив кластерный анализ, обнаружили, что по соотношению морфометрических показателей некоторых элементов побега выделяется несколько групп побегов, которые отличаются и по своим функциям в побеговой системе исследованного вида ивы. Побег, который разворачивается из почек в нижней части прошлогоднего годичного побега, т.е. из резервной зоны, являются побегами дополнения и характеризуются небольшим размером стебля и густо расположенными листьями (коэффициент сгущения 20-30%), длина которых может быть даже больше длины стебля. Два типа побегов, разворачивающихся из двух верхних почек, можно отнести к побегам замещения (коэффициент сгущения около 80%, кластер 4) и побегам обогащения (коэффициент сгущения около 50%, кластер 3). По форме срединных листьев побеги разных кластеров не отличаются.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Гашева Н.А. Межвидовые фенотипические дистанции ив по комплексам морфометрических признаков листа // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. ИПОС СО РАН. 2007. №8. С. 116-123.

2. Современные подходы к описанию структуры растения / Под ред. Н.П. Савиных и Ю.А. Боброва. Киров: Лобань, 2008. 355 с.

3. Жмылев П.Ю., Алексеев Ю.Е., Карпухина Е.А., Баландин С.А. Биоморфология растений: иллюстрированный словарь. М., 2005. 256 с.

4. Серебрякова Т.И., Воронин Н.С., Еленевский А.Г. и др. Ботаника с основами фитоценологии: Анатомия и морфология растений. М.: Академкнига, 2007. 543 с.

5. Гетманец И.А. Модульная организация побегового тела ив // Вестник Тверского государственного университета. №25(85). 2008. С. 46-50.