

К декоративным относятся: *Caragana pleiophylla*, *C. leucophloea*, *Atraphaxis virgata*, *Halimodendron halodendron*, *Gypsophila perfoliata*, *Dianthus kuschakewicsii*, *Atragene sibirica*, *Rosa alberti*, *Gerasus tianschanica*, *Spiraea hypericifolia*, *Ribes meyeri*, *Elaeagnus angustifolia*. Насчитывается более 40 видов.

Кроме того, встречаются ядовитые (*Equisetum palustre*, *Ceratoccephala testiculata*, *Aconitum karakolicum*), инсектицидные (*Anabasis tianschanica*) и наркотические (*Canabis ruderalis*, *C. sativa*) виды растений.

В настоящее время в Кыргызстане ведется активная деятельность по уничтожению конопли обыкновенной и конопли сорной.

Нами выявлено, что в составе флоры биосферной территории Иссык-Куль присутствуют следующие виды, занесенные в Красную Книгу Кыргызстана — *Acoqus calamus* L., *Inula helenium* L., *Chesniella villosa* Boriss., *Tulipa kolpakowskiana* Regel, *Saussurea involucrata* Kar. et Kir. ex Maxim., *Berberis kaschgarica* Rupr., *Tianschaniella umbellifera* B. Fedtsch. ex M. Pop., *Hedysarum kirghisorum* B. Fedtsch., *Anemone obtusiloba* Don, *Sibiraea tianschanica* (Krassn.) Pojark., *Zygophyllum kaschgaricum* Boriss.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Гроссгейм А. А. Анализ флоры Кавказа // Тр. Бот. ин-та АН АзербССР, I. Баку, 1936.
2. Кармышева Н. Х. Флора и растительность западных отрогов Таласского Ала-Тоо. Алма-Ата, 1982.
3. Красноборов И. М. Высокогорная флора Западного Саяна. Новосибирск, 1976.
4. Малышев Л. И. Высокогорная флора Восточного Саяна. М., Л.: Наука, 1965.
5. Никитина Е. В. Флора и растительность пастбищ и сенокосов хребта Киргизский Ала-Тоо. Фрунзе, 1962.
6. Рубцов Н. И. Флора Северного Тянь-Шаня и его географические связи // Бот. жур. 1956. Т. 41. № 1.
7. Султанова Б. А. Структура флоры северного склона хребта Терской Ала-Тоо // Ботаническое исследования в Киргизии, Илим, 1989, с 24-38.
8. Юрцев Б. А. Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов северо-востока Сибири. Л.: Наука, 1968.
9. Камелин Р. В. Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л.: Наука, 1973.

*Наталья Александровна ГАШЕВА —
старший научный сотрудник
Института проблем освоения Севера СО РАН,
кандидат биологических наук*

УДК 574.3: 575.21: 581.45

КОМПЛЕКСНАЯ МОРФОМЕТРИЯ ЛИСТА *SALIX BEBBIANA* SARG. КАК ЭЛЕМЕНТ ИЗУЧЕНИЯ ВНУТРИВИДОВОЙ СТРУКТУРЫ БИОРАЗНООБРАЗИЯ ИВ

АННОТАЦИЯ. В работе представлены данные и анализ соотношения фенотипических дистанций между листьями внутри кроны деревьев *Salix bebbiana* Sarg и между деревьями. Выявлены статистические особенности этих показателей.

Complex leaf morphometric of Salix bebbiana Sarg. as an element of intraspecies study of a willows biodiversity structure.

The data on the analysis of a Square Mahalanobis distances parity between leafs inside a crown of one tree Salix bebbiana Sarg. and between trees are submitted in clause. The statistical features of these parameters are revealed.

Введение

Понятие «биоразнообразие», как правило, используется в своей наиболее узкой трактовке, соответствующей «разнообразию видов», хотя «Конвенция по биологическому разнообразию» определяет его как вариабельность живых существ из всех сред и экологических комплексов, которые они составляют [1]. Биоразнообразие можно рассматривать как «многообразие» и как «разнородность»; необходимо различать «разнообразие» (diversity) и «несходство» (disparity); его можно описывать как набор объектов или через различия между объектами; выделяется инвентаризационное и дифференцирующее биоразнообразие [2]. В настоящее время все больше исследователей обращают внимание на необходимость изучения структуры биоразнообразия как соотношения его проявления на внутриорганизменном, межорганизменном, внутрипопуляционном, внутривидовом, межвидовом и экосистемном уровнях, а в качестве «стандартизированных» подходов применяют различные комплексные математические показатели [2]. Растения, обладающие метамерными органами, являются удобными объектами для изучения биоразнообразия-вариабельности на внутриорганизменном уровне и для сопоставления его проявления на других иерархических ступенях.

Целью исследования является оценка соотношения внутриорганизменных и межорганизменных значений показателя фенотипической дистанции, полученной в процессе дискриминантного анализа по комплексу морфометрических признаков листа *Salix bebbiana* Sarg.

Материалы и методы исследования

Исследовались листья *S. bebbiana* Sarg. (ивы Бебба), собранные с деревьев, произрастающих в северотаежной и южнотаежной подзонах лесной зоны Тюменской области. Каждый лист измеряли по 10 одинаковым показателям в соответствии с методикой, описанной ранее [3]. Все измерения проводились на полностью распустившихся зрелых листьях, взятых из средней части побега. Данные по каждому дереву вводились в анализ отдельно, однако результаты объединялись в два ряда значений: внутрикронные показатели квадратов расстояний Махаланобиса D^2 и расстояния между деревьями (индивидуальные значения D^2 [4]). Такая группировка и последующее исследование результатов дискриминантного анализа позволяют оценить возможности ивы Бебба как вида в проявлении изменчивости по форме листа и выявить соотношение показателей этой изменчивости на внутриорганизменном и межорганизменном уровнях. Изменчивость длины листа сказывается на результатах дискриминантного анализа, поэтому для оценки формы листьев (а не их линейных размеров) из измерений составлялись индексы. Анализ уровня корреляции показал, что значения длины листа и индексов действительно не коррелируют или очень слабо коррелируют между собой.

Из различных сочетаний измерений составлено и пересчитано с использованием программы EXCEL 38 индексов. Дискриминантный анализ по комплексу 38 индексов в программе STATISTICA не запускается при заданном значении

$F < 4$. При этом появляется уведомление, что минимум толерантности больше, чем разрешенный предел [5]. После смены F часть индексов, не соответствующих установленному значению и тесно коррелирующих с другими, автоматически удаляется и начинается процесс дискриминантного анализа. В результате в модели остается десять переменных (W_{mnB}/L_p ; SL_pB/L_l ; W_{mnT}/SW_{mxT} ; SW_{mxB}/L_p ; D_p/L_p ; W_{mnT}/W_{mx} ; W_{mnB}/W_{mx} ; SL_pT/W_{mx} ; SL_pT/L_p ; W_{mnT}/SL_pB).

В дискриминантном анализе могут участвовать разные комплексы индексов, при этом, благодаря взаимной корреляции, возможно получение сходных результатов. Для сравнения возможностей разных комплексов использовались и другие сочетания индексов:

— «линнеевские» — индексы, описывающие форму листовой пластинки (без учета данных по черешку). Это условное название принято с учетом того, что с помощью индексов в математическом виде описывается форма листа в соответствии с рекомендациями К. Линнея: по пропорциям (W_{mx}/L_l) и по фигуре с учетом: а) формы контура ($SW_{mxT}\backslash L_l$; $SW_{mxB}\backslash L_l$); б) формы верхушки (W_{mnT}/W_{mx} ; в) формы основания (W_{mnB}/W_{mx}) [6]

— «по Филиппченко» — индексы, составленные из измерений, коррелирующих между собой. В этом случае значения индексов не должны сильно варьировать, поскольку отсутствует математическая компонента случайной вариации [7]. Среди максимального числа индексов этому условию соответствовало 17: два из них составлены из измерений с почти линейной зависимостью ($r > 0,95$) — $SW_{mxT}\backslash L_l$; $SW_{mxB}\backslash L_l$; пять индексов произведены из показателей, коррелирующих между собой на высоком уровне ($r > 0,70$) — W_{mx}/L_l ; SW_{mxT}/W_{mx} ; SW_{mxB}/W_{mx} ; SW_{mxB}/SW_{mxT} ; W_{mnB}/W_{mx} ; десять индексов — из среднекоррелирующих измерений ($r = 0,5-0,6$) — W_{mnT}/W_{mx} ; L_p/W_{mx} ; L_p/L_l ; SL_pB/L_p ; SW_{mxT}/L_p ; SW_{mxB}/L_p ; SL_pT/L_p ; SL_pT/L_l ; SL_pT/SW_{mxB} ; SL_pT/SW_{mxT} [8].

— «Остальные» индексы — в модель были введены 15 индексов, которые не вошли в предыдущие комплексы, в том числе и те, которые в комплексе «38 индексов» в процессе дискриминантного анализа не были включены в модель: W_{mnB}/L_p ; SL_pB/W_{mx} ; W_{mnT}/L_l ; $W_{mnT}\backslash L_p$; D_p/W_{mnT} ; SL_pB/SW_{mxT} ; $SL_pB\backslash SL_pT$; W_{mnT}/SL_pT ; SL_pB/SW_{mxB} ; W_{mnT}/W_{mnB} ; W_{mnT}/SW_{mxB} ; W_{mnB}/SL_pB ; W_{mnB}/SW_{mxB} ; W_{mnB}/SW_{mxT} ; W_{mnB}/SL_pT .

Таким образом, нами исследовались и сопоставлялись внутрикронные и межындивидуальные фенотипические дистанции, выраженные квадратом расстояния Махаланобиса, полученные по 5 комплексам признаков («моделям» — в соответствии с терминологией, принятой в программе STATISTICA).

Результаты и их обсуждение

Результаты дискриминантного анализа, проведенного по разным комплексам морфометрических признаков, показали, что надежность классификации, оцениваемая по критерию Лямбда Уилкса и по уровню значимости, очень высокая по всем исследованным моделям (табл. 1); однако процент корректных классификаций оказался очень низким по комплексу «линнеевских» индексов.

Элементом изучения структуры биоразнообразия является сравнение внутрикронных и индивидуальных значений фенотипических дистанций, выраженных квадратом расстояния Махаланобиса (D^2). Анализ показал, что ряды этих значений перекрываются; коэффициенты трансгрессии достигают 95%-97%, но

различия между рядами внутрикронных и индивидуальных дистанций достоверны на всех уровнях значимости. Параметры листьев, оцениваемые по показателю D^2 , могут быть идентичными или значительно отличаться, как внутри кроны одного дерева, так и между разными деревьями, однако соотношение средних внутрикронных и индивидуальных значений D^2 показывает, что фенотипические дистанции между деревьями во всех случаях в 2-3 раза больше внутрикронных (табл. 1)

Таблица 1

**Результаты дискриминантного анализа
разных морфометрических комплексов листьев ивы Бебба**

Комплекс признаков	Значение Лямбды Уилкса	Уровень значимости	Процент корректных классификаций	Недостовверные значения и варианты D^2	Пределы внутрикронных и индивидуальных D^2	Соотношение средних внутрикронных и индивидуальных D^2
измерения	0,012	<0,0001	77	0,87 дерево 1- дерево 3	1,6-44,3 1,4-106,0	3
38 индексов	0,012	<0,0001	75	нет	1,6-78,6 1,0-148,	2,8
индексы «по Филип- ченко»	0,024	<0,0001	70	0,69 дерево 1- дерево 3	0,9-80,5 1,6-89,0	2,7
«линне- евские» индексы	0,13	<0,0001	50	0,27 0,28 дерево 1- дерево 3; дерево 5 – дерево 8	0,2-30,0 0,3-52,4	3
«осталь- ные» индексы	0,013	<0,0001	76	2,12 дерево 5- дерево 6	1,1-129,6 1,7-176,3	2-3

Статистическая обработка вариационных рядов внутрикронных и индивидуальных значений квадратов расстояний Махаланобиса, полученных по разным комплексам признаков, показывает, что, несмотря на достаточную точность среднеарифметического значения (табл. 2), дисперсия слишком высока, что позволяет предположить отличающуюся от нормальной закономерность варьирования. Действительно, тестирование рассматриваемых распределений подтвердило, что варьирование внутрикронных и индивидуальных значений расстояния Махаланобиса подчиняется закону логнормального распределения, поэтому для оценки средних значений и уровня изменчивости дополнительно приведены структурная средняя (медиана) и размах изменчивости — разница между самым малым и самым большим значением.

Таблица 2

Результаты статистического анализа варьирования внутрикронных и индивидуальных значений квадрата расстояния Махаланобиса (D^2)

Комплекс признаков	Средние значения квадрата расстояния Махаланобиса (D^2)		Точность среднего D^2 , %	σ^2	CV D^2 , %	Медиана	Размах значений D^2
измерения	Внутрикронные	8,6±0,39	4,5	34	68	7,2	42,7
	Междо деревьями	25,5±0,52	2,1	225	59	22,3	104,6
38 индексов	Внутрикронные	9,6±0,68	7,1	108	108	6,6	77,0
	Междо деревьями	27,0±0,67	2,5	363	71	22,7	147,8
индексы «по Филиппченко»	Внутрикронные	8,6±0,5	5,8	57	88	7,7	79,6
	Междо деревьями	23,6±0,51	2,2	217	63	20,1	87,4
индексы «линнеевские»	Внутрикронные	3,8±0,25	6,6	15	99	2,8	29,8
	Междо деревьями	11,7±0,31	2,6	77	75	9,8	52,1
«остальные» индексы	Внутрикронные	14,4±1,14	7,9	301	121	9,8	128,5
	Междо деревьями	31,2±0,82	2,6	555	76	25,0	174,6

Примечание: $n=230$ — численность выборки по внутрикронным значениям, $n=820$ — численность выборки по индивидуальным значениям

Из табл. 2 видно, что оценка вариабельности по размаху во всех моделях меньше в случае внутрикронных фенотипических дистанций; по коэффициенту вариации и дисперсии результаты противоположны. В случае сильно ассиметричных распределений, каковым является логнормальное, показатели дисперсии и коэффициента вариации не совсем адекватно отражают характер варьирования, т. к. имеет место высокая корреляция между средним значением и дисперсией. Наименьший размах вариабельности — в модели по «линнеевским» индексам, наибольший — по «остальным» признакам. Высокий уровень показателей изменчивости образуется за счет отдельных сильно уклоняющихся по форме листьев.

Наименьшие средние фенотипические дистанции (арифметические и структурные) по внутрикронным и индивидуальным значениям D^2 — в модели по комплексу «линнеевских» индексов, наибольшие — в модели по комплексу «остальные» индексы. Эти же показатели в других моделях очень близки. Соотношение средних внутрикронных и индивидуальных значений квадратов расстояний Махаланобиса во всех моделях остается постоянным, примерно равным 3. Такое соотношение предполагает, что различия в форме листа определяются не только случайными факторами, действующими в процессе реализации одного и того же генотипа, но и индивидуальными особенностями каждого дерева, к которым могут относиться генотип, характеристики условий произрастания и т. д.

Исследование в процессе дискриминантного анализа свойств разных морфометрических признаков листа позволяет выяснить, по каким именно переменным наблюдаются различия между листьями, сформированными на основе од-

ного и того же генотипа, между листьями с разным генотипом, но относящихся к деревьям одного вида. При межвидовом дискриминантном анализе можно выявить индексы и измерения, по которым отсутствуют или выявляются различия по форме листа между видами. В процессе дискриминантного анализа исключаются переменные, по которым нет отличий между исследуемыми объектами. Так, при анализе по комплексу измерений из модели исключается переменная $SW_{mx}B$ — расстояние от основания листа до линии наибольшей ширины. Критерий F по этому показателю оказался очень низким и равным 0,4; уровень значимости $p=0,07$; т. е. листья ивы Бебба не отличаются по этому измерению и можно проводить дальнейшие исследования по выяснению возможности использования этого признака в качестве диагностического. Среди индексов такими переменными, по которым отсутствуют достоверные различия между листьями ивы Бебба ($F < 1,6$; $p > 0,1$; $k > 3$) оказались: $SW_{mx}B/Ll$; $SW_{mx}B/W_{mx}$; $SW_{mx}B/Lp$; $SW_{mx}B/SW_{mx}T$; $SLpT/SW_{mx}B$; $SLpT/SW_{mx}T$; $W_{mn}B/SLpT$; $W_{mn}T/SLpT$; $SLpB/SLpT$; $SLpB/Lp$; $SLpB/W_{mx}$; $W_{mn}T/W_{mn}B$; $Dp/W_{mn}T$; $SW_{mx}T/Ll$; $SW_{mx}T/W_{mx}$; $SW_{mx}T/Lp$. Эти индексы можно применять для комплексного описания видовых особенностей листа ивы Бебба. Переменные, по которым выявлены различия, могут использоваться, когда необходимо охарактеризовать разные листья одного дерева (например, для изучения стохастической изменчивости) или различия деревьев одного вида по форме листа.

Таким образом, структуру биоразнообразия рода *Salix* мы изучаем, используя один комплексный признак — форму листьев, выраженную системой измерений и индексов. Дискриминантный анализ, проведенный по этим признакам, позволяет получить формализованные («стандартизированные») оценки дифференцирующего биоразнообразия на внутрикронном (организменном), индивидуальном (между отдельными организмами), внутривидовом и межвидовом уровнях, выраженные фенотипическими дистанциями — квадратами расстояний Махаланобиса. Изучение варьирования значений этих дистанций на разных иерархических уровнях дает возможность приблизиться к формированию модели «экологической нормы», оцениваемой по фенотипу, к изучению эпигенетических процессов [9] и в таксономических целях для выявления границ видов и внутривидовых группировок математическими методами.

Заключение

Сравнение и оценку разнообразия формы листьев ивы Бебба с достаточной степенью надежности можно проводить, используя показатель фенотипической дистанции — квадрат расстояния Махаланобиса (D^2), вычисляемый в процессе дискриминантного анализа на основе комплекса измерений листа или произведенных из них индексов.

Комплексы признаков, составленные из измерений и разных наборов индексов, показывают близкие результаты дискриминантного анализа и описательных статистик вариационных рядов фенотипических дистанций. Исключение составляет набор из «линнеевских» индексов, который дает малый процент корректных классификаций.

В процессе дискриминантного анализа выявлены 1 измерение и 16 индексов, по которым отсутствуют различия между листьями ивы Бебба.

Значения квадратов расстояний Махаланобиса (D^2) по всем исследованным моделям сильно варьирует как внутри кроны, так и между деревьями. Распределение значений фенотипических дистанций (D^2) ассиметрично и соответствует логнормальной закономерности варьирования.

Размах значений D^2 меньше в ряду внутрикронных показателей, по сравнению с индивидуальными. Структурные и среднеарифметические средние значения внутрикронных показателей D^2 также в 3 раза меньше, чем индивидуальные.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Конвенция о биологическом разнообразии // Природные ресурсы. 1998. № 3. С. 113-128.
2. Седелников В. П., Сергеев М. Г. Пространственно-временная структура и иерархия биоразнообразия: опыт формализации понятийно-терминологического аппарата // Сибирский экологический журнал. 2004. № 5. С. 589-598.
3. Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М.: Наука, 1972. 289 с.
4. Гашева Н. А. Сопоставление линнеевских и индексных способов описания формы листа при диагностике видов ив // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2006. Вып. 7. С. 108-115.
5. Боровиков В. П. Популярное введение в программу STATISTICA. М.: Компьютер-Пресс, 1998. 267 с.
6. Корона В. В., Васильев А. Г. Строение и изменчивость листьев растений: Основы модульной теории. Екатеринбург: Изд-во «Екатеринбург», 2000. 224 с.
7. Филипченко Б. А. Изменчивость и методы ее изучения. М.: Наука, 1978. 240 с.
8. Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика. Мн.: Вышэйш. шк., 1967. 328 с.
9. Васильев А. Г. Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии. Екатеринбург: Академкнига, 2005. 640 с.

Борис Степанович ХАРИТОНЦЕВ —

доцент кафедры ботаники

Тобольского государственного педагогического

института имени Д. И. Менделеева,

кандидат биологических наук

УДК 582.757.2.

ВИДЫ РОДА *CENTAUREA* L. НА ЮГЕ ТЮМЕНСКОЙ ОБЛАСТИ

АННОТАЦИЯ. Приведен ключ по определению видов васильков (*Centaurea* L.) юга Тюменской области и рассмотрены флорогенетические аспекты видов в данном регионе.

The article supplies the key for identification of Centaurea L. species of the South of the Tyumen Region. We analyze flora-genetic aspects of the species in the region.

Введение

Виды рода *Centaurea* на юге области немногочисленны — 9 видов из 14 Западной Сибири; но они имеют определенное флорогенетическое значение, так как среди них присутствуют эндемики юга Западной Сибири, ряд видов играет существенную фитоценотическую роль. Кроме этого, в последнее время у некоторых видов наблюдается перемещение на восток региона. Это определило выбор объектов для нашего изучения.

Материалы и методы исследования

Сбор материала проводился во время экскурсионных поездок по югу Тюменской области. В течение ряда полевых сезонов были сделаны сборы в Упо-