

Анализ изменчивости различных видов ольхи (*Alnus* Mill., Betulaceae) методами классической и геометрической морфометрии

Ильинский В.В., Шипунов А.Б.

Аннотация

Методами многомерного анализа данных проведено сравнение формы и размеров листьев *Alnus incana* s.str., *A. glutinosa*, *A. barbata* и *A. kolaensis* при помощи классической и геометрической морфометрии. Мы выяснили, что: (1) результаты анализа данных, полученных методами геометрической и классической морфометрии, различаются; (2) *A. kolaensis* не следует рассматривать как таксон, обособленный от *A. incana*; (3) *A. barbata* представляет собой таксон видового ранга, наиболее близкий к *A. glutinosa*; (4) для описания формы листа методами геометрической морфометрии больше всего подходит разметка на основе концевых точек жилок второго порядка.

Введение

Род *Alnus* Mill. включает 30–40 видов, распространенных в умеренных широтах Северного полушария (Комаров, 1936; Давидов, 1972; Furlow, 1979; Цвелев, 2004). Некоторые виды заходят также в Южную Америку, а в Азии доходят до Бенгалии и Северного Вьетнама, но встречаются там только в горах. На севере отдельные виды доходят до лесотундры и тундры, а в горах поднимаются до субальпийского пояса. Большинство систематиков (Черепанов, 1955; Цвелев, 2002) род *Alnus* разделяется на несколько секций, среди которых следует назвать секцию *Alnobetula* Koch (часто выделяется в отдельный род *Dushekia* Opiz), секцию *Alnus*, к которой принадлежит, например, ольха клейкая — *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. и секцию *Proskeimostemon* Czer., которая распространена преимущественно в Европе и включает ольху серую — *A. incana* (L.) Moench. Следует отметить, однако, что данные анализа последовательностей ДНК (Navarro et al., 2003) не полностью согласуются с указанной системой.

Alnus incana — самый распространенный вид ольхи Евразии. Широко известен ее полиморфизм, причем существуют формы, которые часто считают отдельными видами, например, *Alnus kolaensis* Orlova (Орлова, 1954), произрастающая на юго-востоке Фенноскандии, в Норвегии, на Кольском полуострове и Карельском берегу Белого моря. Систематики по-разному понимают статус кольской ольхи. Так, Н.И. Орлова (1954), М.Л. Раменская и В.Н. Андреева (1982) считают ее отдельным видом; А.К. Скворцов (1959) и О. Nilsson (2000) — подвидом *A. incana*; многие авторы (Walters, 1993; Соколов, Филин, 1996) вовсе не выделяют этот таксон; а некоторые Н.Н. Цвелев (2002, 2004) авторы предполагает ее гибридное происхождение от скрещивания ольхи серой и клейкой, хотя в этом случае неясны ее взаимоотношения с давно описанным гибридом *A. x pubescens* Taush. Со своей стороны, О. Nilsson (2000) рассматривает *A. x pubescens* и *A. kolaensis* как отдельные формы. Дело осложняется тем, что в настоящее время на большей части ареала ольхи кольской не встречается один из предполагаемых “родителей” — *A. glutinosa*. Наконец, Е.В. Банаев и М.А. Шемберг (2000) считают, что некоторые экземпляры сибирской *A. hirsuta* (Spach.) Turcz. ex Rupr. неотличимы от *A. kolaensis*. Подобные формы свойственны и *A. glutinosa*, например, произрастающая на Кавказе ольха бородатая (*A. barbata* С.А. Мей.), таксономический статус которой колеблется от подвида до вида (Черепанов, 1995). Основные отличия этих форм ольхи указаны в таблице 1, составленной на основе литературных данных.

Таблица 1. Основные морфологические признаки видов и форм ольхи, упоминаемых в тексте статьи

вид	<i>Alnus barbata</i>	<i>Alnus cordata</i>	<i>Alnus glutinosa</i>	<i>Alnus incana</i>		<i>Alnus kolaensis</i>	<i>Alnus x pubescens</i>	<i>Alnus viridis</i>
-----	----------------------	----------------------	------------------------	---------------------	--	------------------------	--------------------------	----------------------

					<i>Alnus incana</i> var. <i>argentata</i>			
жизненная форма	Высокое дерево	Дерево до 9-15 м	Дерево 20-35 м, реже куст	Дерево до 20-30 м или куст	Дерево или куст	Куст или дерево до 8 м	Дерево или куст	Куст до 3-4 м
почки	На ножке 2-7 мм, с 2 чешуями, клейкие	На ножке 1-7 мм, с 2-4 чешуями, голые	На ножке 2-7 мм, с 2 чешуями, клейкие	На ножке 1-4 мм, с 2 чешуями, голые или опушенные	На ножке 1-4 мм, с 2 чешуями, голые или опушенные	На ножке 1-4 мм, с 2 чешуями, голые	Промежуточные между <i>A. incana</i> и <i>A. glutinosa</i>	Почти сидячие, с 3-черепитчаты чешуями
молодые побеги	Железистые, кора коричневая	Железистые, кора блестящая, коричневатая	Железистые, кора зеленовато- или красно-коричневая	Опушенные до войлочного опушения, кора серо-коричневая	Опушенные до войлочного опушения, кора темно-серая	Опушенные, кора красновато-коричневая или желтоватая	Опушенные	Железистые, кора зеленая или красновато-коричневая
размер листьев	6-10 см длиной и 5-8 см шириной	2-12 см длиной	4-10 см длиной и 2,5-8,5 см шириной	(2,5)3,5-9 см длиной и (2,5)3,2-6 см шириной	5,5-7,5(9) см длиной и 4,5-6(8) см шириной	3-5(6) см длиной и 2,7-5 см шириной	Более 6 см длиной	2-7 см длиной и 2-4,5 см шириной
форма листьев	Овальные или более вытянутые, с округлым основанием и притупленной, иногда выемчатой верхушкой	Овальные, с сердцевидным основанием и оттянутой тупоконечной верхушкой	Обратнойцевидные, реже овальные, с округлым основанием и выемчатой верхушкой	Овально-ланцетная до округлой, основание округлое, верхушка заостренная	В основном овальные, с округлым основанием и тупой или заостренной верхушкой	Овальные или яйцевидные, основание округлое, верхушка обычно тупая	Овальные, основание округлое, верхушка коротко заостренная	Овальные, основание клиновидное, верхушка треугольная
форма края листа	Городчато-пильчатый	Редко- и мелкозубчатый	Городчато-пильчатый	Дваждыпильчатый	Дваждыпильчатый с крупными зубцами	Дваждыпильчатый	Городчато-пильчатый	Слабо зубчатый
нижняя сторона листа	Светло-зеленая, опушенная в углах жилок и по жилкам	Бледно-зеленая, голая (у молодых листьев пучки)	Зеленоватая, с редкими волосками по жилкам	Серо-зеленая, опушенная	Серо-зеленая, густо опушенная	Серо-зеленые, по жилкам опушенные	Сероватая, опушенная в углах жилок и по жилкам	Зеленая, у молодых листьев клейкая

		ВОЛОСКОВ В УГЛАХ ЖИЛОК)						
количество жилок	5-7(9)	От 5 до 8	5-7(9)	(5)7-11(13)	(5)7-11(13)	(5)6-8	От 5 до 11	От 4 до 8
зрелые соплодия	6-8 мм шириной и 16- 20 мм длиной	10-15 мм шириной и 25- 30 мм длиной	(8)10-12 мм шириной и (7)9- 14(17) мм длиной, на ножках до 20 мм	10-17 мм длиной и 8-12 мм шириной, сидячие или на ножках до 6 мм	10-17 мм длиной и 8-12 мм шириной, сидячие или на ножках до 6 мм	До 10 мм шириной	10-17 мм длиной и 8-12 мм шириной, на коротких ножках	8-15 мм длиной и 3-5 мм шириной на ножках до 24 мм
орешек	Округлый, 2,5-4 мм длиной и 2,2- 3,2 мм шириной, крыло 0,3-1,2 мм шириной	С крылом	Округлый, 2,5-4 мм длиной и 2,2-3,2 мм шириной, крыло 0,3- 1,2 мм шириной	Эллиптический, 3-4,5 мм шириной и 2-3,8(4) мм длиной, крыло 0,5-1,5 мм шириной	Эллиптический, 3-4,5 мм шириной и 2-3,8(4) мм длиной, крыло 0,5-1,5 мм шириной	Эллиптический, крыло 1-1,5 мм шириной	Промежуточный между <i>A. incana</i> и <i>A. glutinosa</i>	Орешек с пленчатым крылом

К сожалению, подробный таксономический анализ вышеназванных форм до сих пор не проводился. Для такого анализа можно использовать кариологические данные, данные классической морфометрии (Банаев, Шемберг, 2000), анализ последовательностей ДНК (King et al., 1998; Navarro et al., 2003), а также достаточно новый метод, появившийся в девяностых годах прошлого века — геометрическую морфометрию (Павлинов, 2002), который хорошо зарекомендовал себя при изучении таксономического разнообразия сложных групп, включающих таксоны гибридного происхождения (Jensen et al., 2002; Shipunov, Bateman, in press).

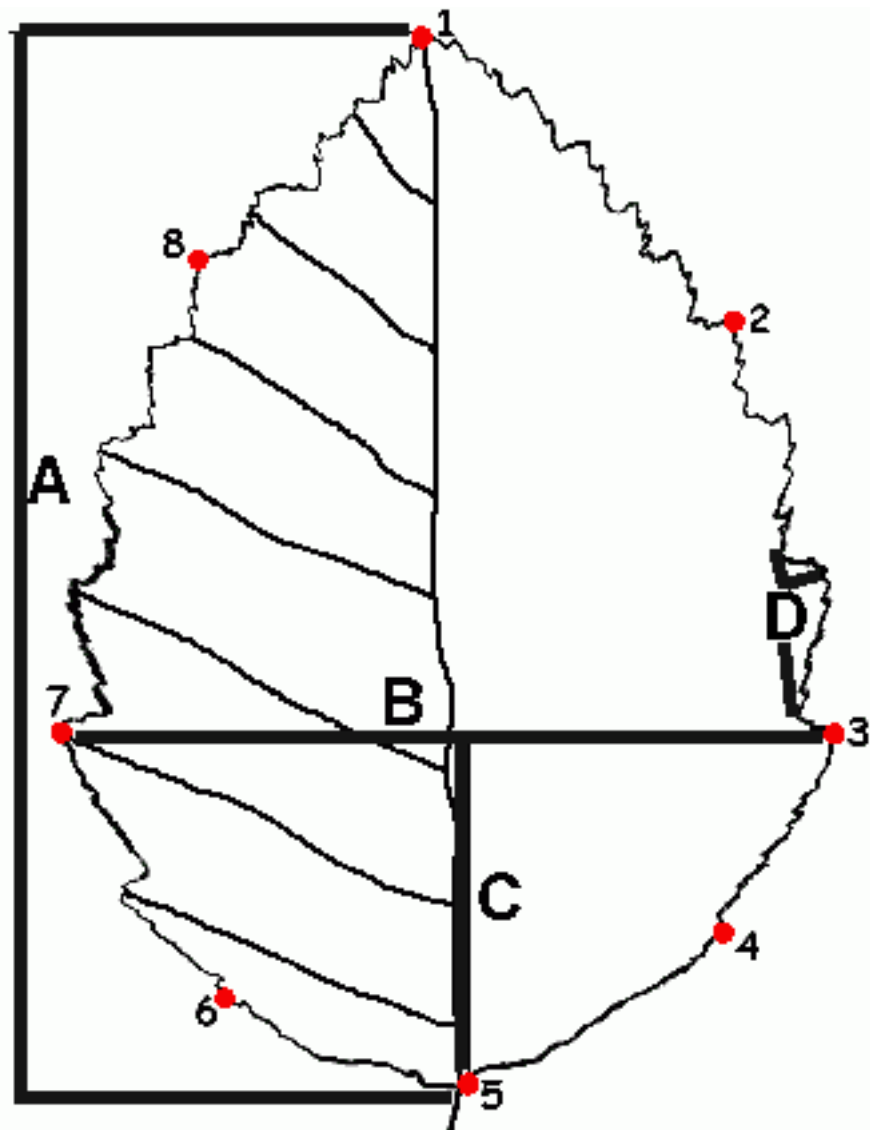
Для сравнения различных видов ольхи Е.В. Банаев и М.А. Шемберг (2000) применяли методы классической морфометрии, причем из 17 исследованных характеристик 11 являлись характеристиками листовой пластинки, которые, по мнению авторов, имеют большое таксономическое значение. В этой связи мы поставили задачу провести морфологический анализ признаков листьев видов ольхи Европейской России для того, чтобы: (1) оценить морфологическое разнообразие и возможные таксономические отношения, а также (2) сравнить результаты, полученные методами классической и геометрической морфометрии.

Материалы и методы

Сбор материала проводили в 2002–2004 гг. в Удомельском и Вышневолоцком районах Тверской области на биостанции Молдино, в Лоухском районе республики Карелия, на Соловецких островах Белого моря, в западном Закавказье (район Большого Сочи), а также ботанических садах Москвы и Лондона. Кроме того, изучены гербарные коллекции Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (МГУ) (MW), Гербария Ботанического Сада (ГБС) РАН (МНА) и Биологического Института им. Комарова (БИН) РАН (LE). Всего было исследовано 785 образцов из 171 местообитания. Для измерений с каждого растения выбирался наибольший лист листовой серии удлиненного побега текущего года. Были сделаны промеры длины и ширины листовой пластинки, расстояния от ее основания до положения наибольшей ширины, количества жилок первого порядка с левой стороны листа, размера наибольшего зубца первого порядка (рис. 1), а также опушение листа и побега по трехбалльной шкале. Изображения всех измеренных листьев (или только их контуры с отметками мест выхода жилок) были переведены в цифровой

вид при помощи планшетного сканера (разрешение 200 dpi, масштаб 100%) и сохранены в файлах графических форматов PCX или PNG (для отсканированных контуров) или JPEG (для отсканированных листьев).

Рисунок 1. Основные морфологические измерения и правила расстановки меток (8 точек)



A – длина листа, B – ширина листа, C – расстояние от черешка до наибольшей ширины листа, D – длина зубца первого порядка

Для характеристики формы листа мы использовали подход, связанный с расстановкой так называемых меток (“landmarks”, Павлинов, 2002; Adams et al., 2003). Выбор соответствующих точек оказался непростой задачей, поскольку листья геометрически довольно однородны и лишь верхушка и основание листа хорошо подходят на роль меток. Двух меток, конечно, совершенно недостаточно, и для расстановки большего числа меток мы применяли два различных подхода. Во-первых, мы ставили 8 меток в точках наибольшей кривизны контура листа, считая основание и верхушку (рис. 1). Метки, полученные таким образом, хорошо характеризуют форму листа, однако нельзя утверждать с уверенностью, что они гомологичны для разных листьев; речь может идти лишь о “геометрической гомологии” (Павлинов, 2002). Другой подход состоял в расстановке 12 меток: на пересечениях первых пяти пар (считая от основания листа) жилок первого порядка с контуром листа, а также у основания и верхушки листа. Такой подход к описанию формы листа впервые предложен R. Jensen с соавторами (2002), однако, насколько нам известно, еще ни разу не использовался. 12 меток также неплохо характеризуют форму листа, но если лист имеет больше 5 пар жилок, то верхняя половина листа оказывается “свободной” от меток, что снижает точность описания формы. Таким образом, оба метода расстановки меток имеют свои преимущества и недостатки.

Координаты точек снимали с изображений и записывали в файл данных при помощи экранного дигитайзера tpsDig (Rohlf, 2004a). Исходные координаты экземпляров нормировали относительно так называемой эталонной (усредненной, или консенсусной) конфигурации при помощи прокрустова наложения. Координаты эталонной конфигурации, а также значения главных, относительных и частных трансформаций, характеризующие меру отличия образца от эталона, вычисляли при помощи программы tpsRelw (Rohlf, 2004b). Редактирование и конвертирование файлов данных производили при помощи вспомогательной программы tpsUtil (Rohlf, 2004c)

Для анализа данных классической морфометрии, а также для обработки выходных данных программы tpsRelw мы применяли многомерные статистические методы, такие как анализ главных компонент, кластерный и дискриминантный анализ. Последний вид анализа использовался нами для сравнения различных классификаций исходных форм. Для этого вычислялись так называемые “ошибки классификации” (misclassification errors), которые являются мерой несоответствия между заранее заданной классификацией и распределением форм по группам, полученным в результате анализа данных. Для всех статистических расчетов использовалась компьютерная статистическая среда R (R Development Core Team, 2004).

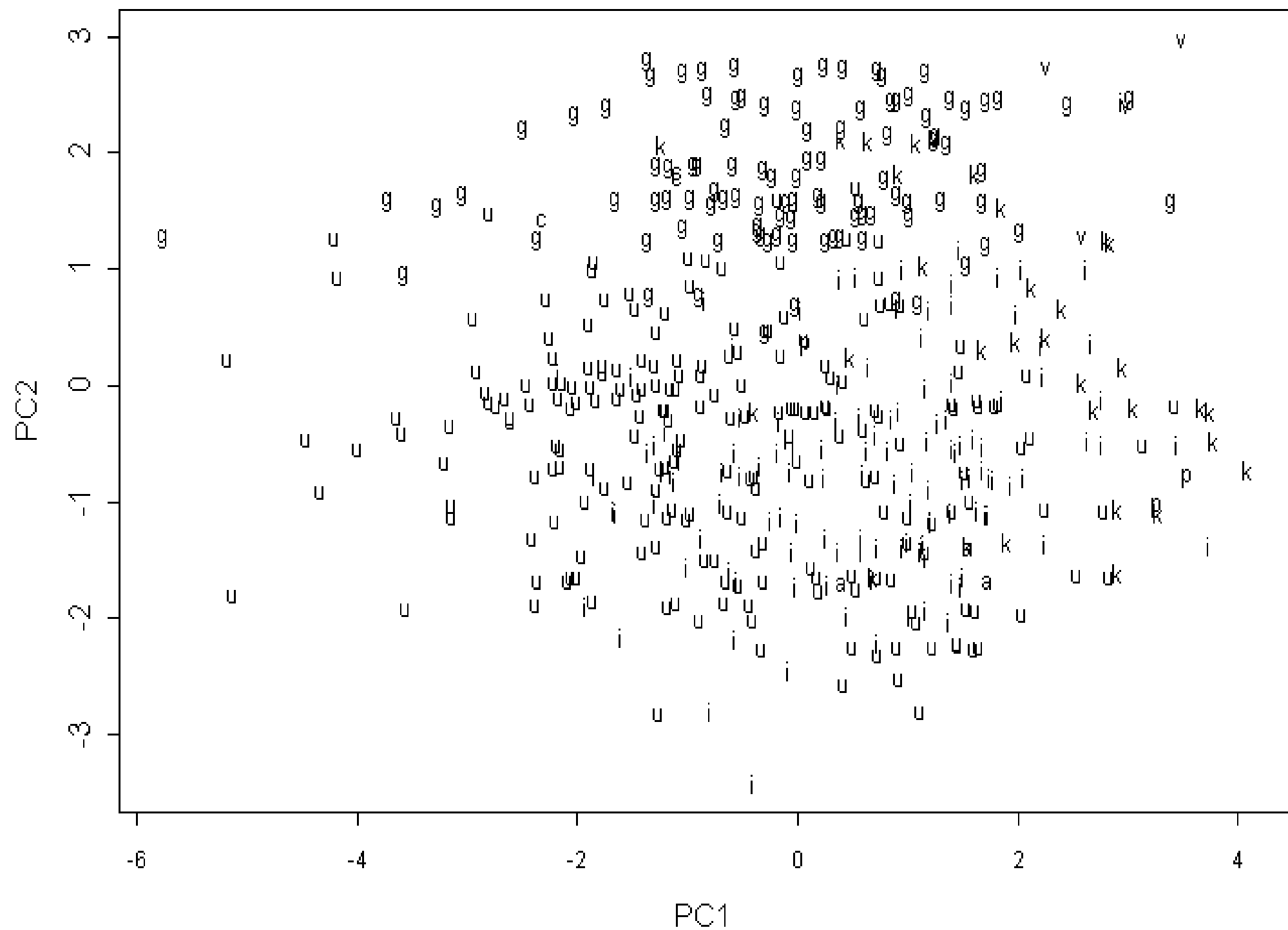
Поскольку нас преимущественно интересовали взаимоотношения с близкими видами ольхи двух относительно далеких друг от друга форм (*A. kolaensis* и *A. barbata*), все образцы были разделены на две пересекающиеся группы, в каждой из которых все перечисленные этапы анализа производились независимо. В состав первой группы вошли природные и гербарные образцы *A. incana* (только из центральной и северной России), [*A. incana* var. *argentata* Norrl. (= *A. argentata* (Norrl.) Tzvel.], [*A. x pubescens*], *A. kolaensis* (= *A. incana* subsp. *kolaensis* (Orlova) A. Love et D. Love, = *A. incana* var. *virescens* Wahlenb.), *A. glutinosa* (только из центральной и северной России), [*A. viridis* (Chaix) DC.] и [*A. cordata* Loisel.]. Виды, названия которых заключены в квадратные скобки, не вошли в анализ с использованием 12 меток. Последние два вида (относящиеся к секции *Alnobetula*) были взяты в качестве “якорных точек”, которые позволяют оценить таксономическое значение возможных различий. В состав второй группы вошли природные и гербарные образцы *A. incana* (только из центральной и южной России), *A. barbata* C.A. Mey., *A. glutinosa* (только из центральной и южной России), [*A. x pubescens*], [*A. viridis*] и [*A. cordata*].

Результаты

Alnus kolaensis и близкие виды

Анализ главных компонент для данных классической морфологии показывает высокую полиморфность изученных групп ольхи по признакам листа. Вместе с тем на графике двух первых компонент (рис. 2) можно увидеть определенную структуру. Прежде всего, хорошо выделяется три “облака”, соответствующие *A. glutinosa*, *A. viridis* и формам, близким к *A. incana*. Последняя группа не имеет четкой структуры, образцы из природных популяций Карелии значительно перекрываются с гербарными образцами *A. kolaensis* и образцами *A. incana*. Гибриды *A. x pubescens* также находятся внутри этого “облака”. Некоторые образцы *A. kolaensis* “проникают” внутрь *A. glutinosa*. Парадоксально, что великолепно отличающаяся по форме листьев *A. cordata* не занимает обособленного положения на графике, а располагается внутри “облака” *A. glutinosa*.

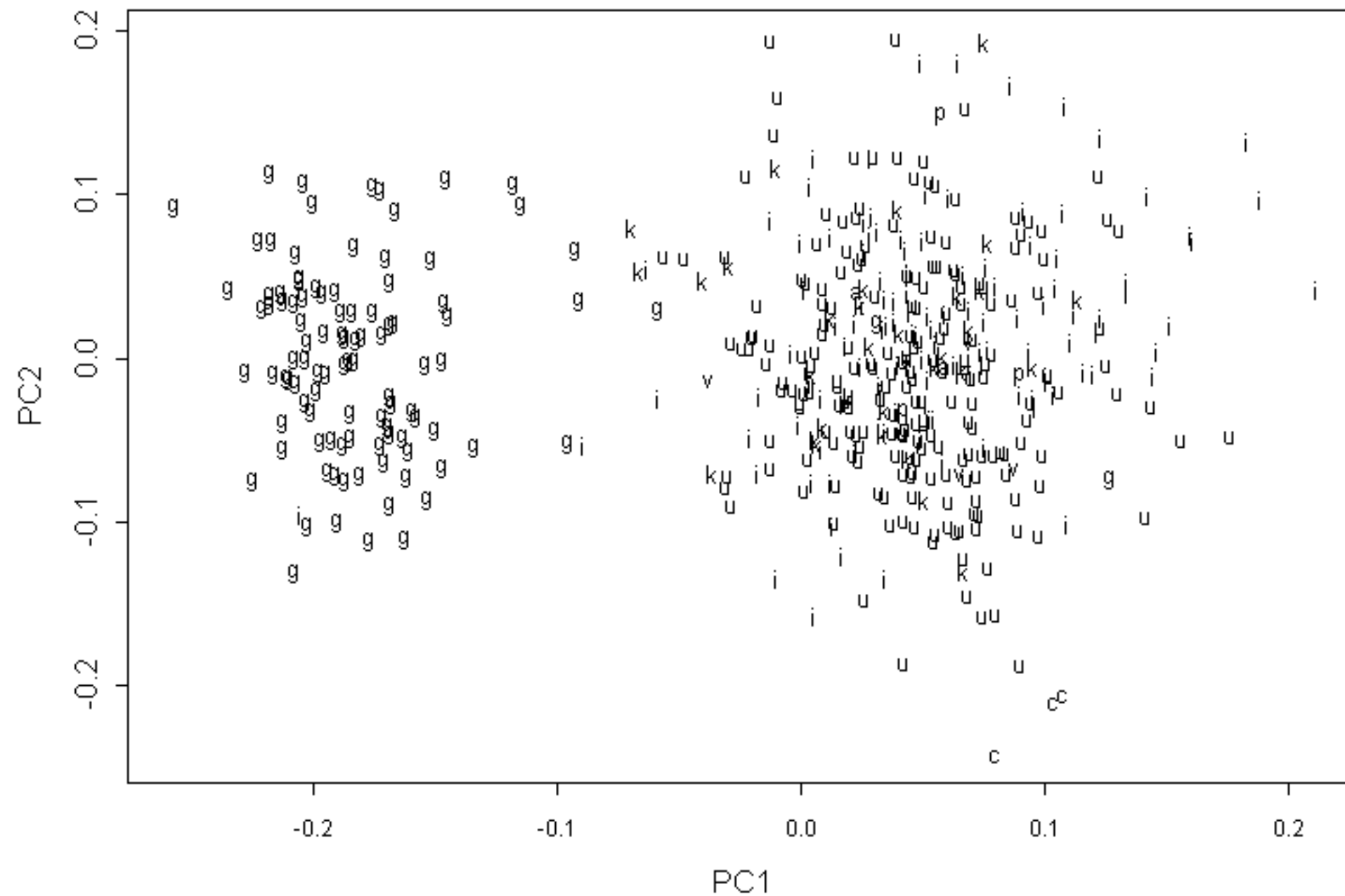
Рисунок 2. Распределение исследованных растений (формы, близкие к *A. kolaensis*) на плоскости первой (абсцисса) и второй (ордината) главных компонент для шкалированных морфологических данных



Буквами латинского алфавита обозначена видовая принадлежность образцов: а — *A. incana* var. *argentata*, с — *A. cordata*, g — *A. glutinosa*, i — *A. incana*, k — *A. kolaensis*, p — *A. x pubescens*, u — образцы *A. incana* s.l. из природных популяций северной Карелии и Соловецких островов, v — *A. viridis*.

На графике первых двух компонент для данных геометрической морфометрии по 8 меткам мы видим три очень четких “облака” (рис. 3). Первое образовано *A. glutinosa*, второе образовано формами, близкими к *A. incana*, а третье — образцами *A. cordata*. Внутри второго “облака” наблюдается сильное перекрытие всех форм. Многие образцы *A. kolaensis* занимают периферийное положение, в основном ближе к *A. glutinosa*. Этот тип анализа не привел к выделению отдельного “облака” для *A. viridis*.

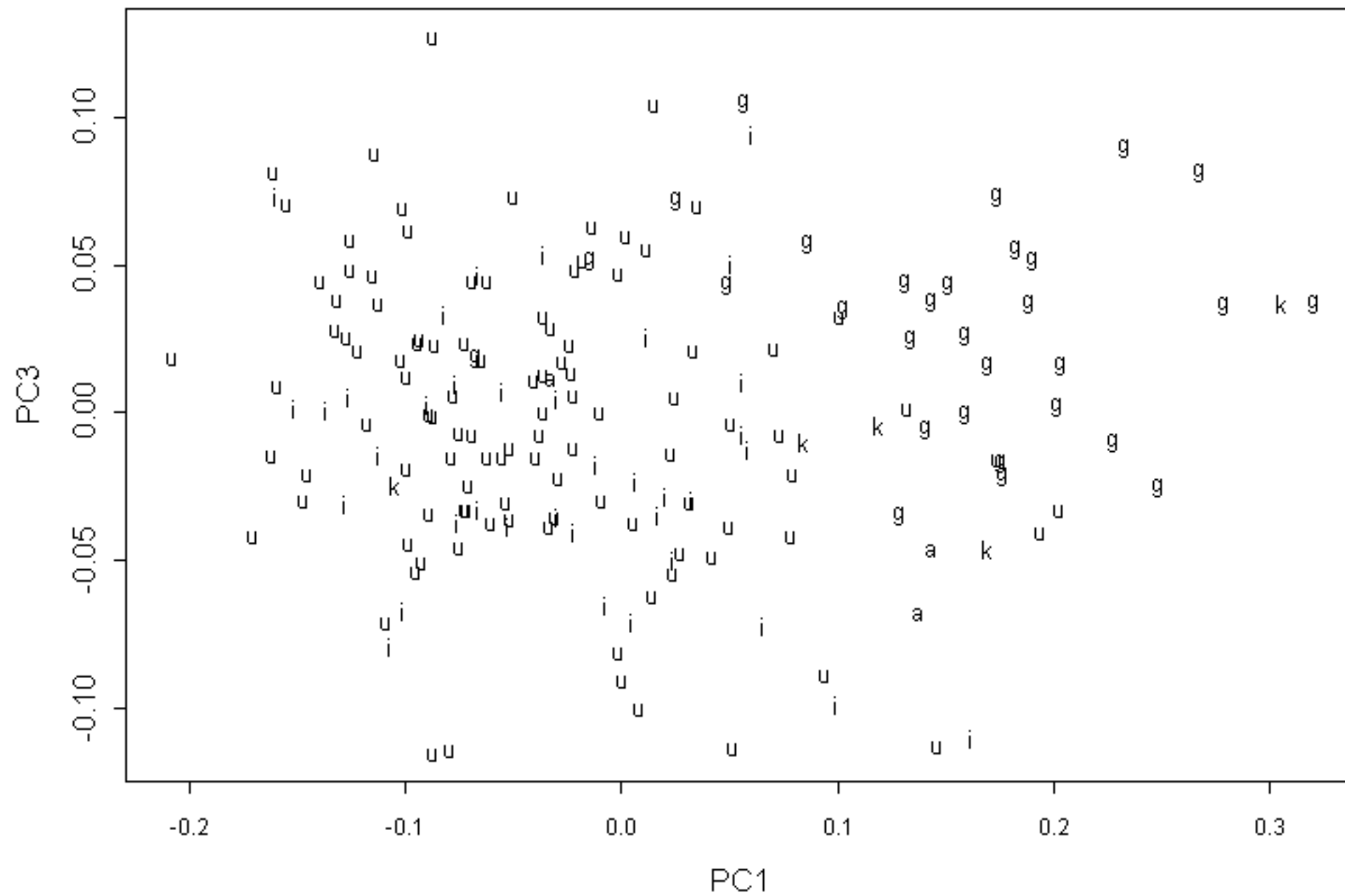
Рисунок 3. Распределение исследованных растений (формы, близкие к *A. incana*) на плоскости первой (абсцисса) и второй (ордината) главных компонент для частных деформаций (8 точек)



Обозначения как на рис. 2.

В анализе данных геометрической морфометрии по 12 меткам второй и третий компоненты имеют приблизительно равные вклады, причем наиболее четкое распределение форм наблюдается на графике первой и третьей компонент (рис. 4). Хорошо заметны “облака” для *A. glutinosa* и форм, близких к *A. incana*. Некоторые образцы из природных популяций Карелии и *A. kolaensis* занимают периферическое положение во второй группе, а в некоторых случаях даже попадают внутрь группы *A. glutinosa*.

Рисунок 4. Распределение исследованных растений (формы, близкие к *A. incana*) на плоскости первой (абсцисса) и третьей (ордината) главных компонент для частных деформаций (12 точек)



Для сравнения классификаций были выбраны четыре гипотезы (табл. 2), которые отражают различные подходы к таксономической принадлежности образцов из северной Карелии и к самостоятельности *A. kolaensis*. Налицо значительное снижение ошибок классификации в случае принятия четвертой гипотезы.

Таблица 2. Классификационные гипотезы для форм, близких к *A. kolaensis*, и результаты дискриминантного анализа, основанного на этих гипотезах

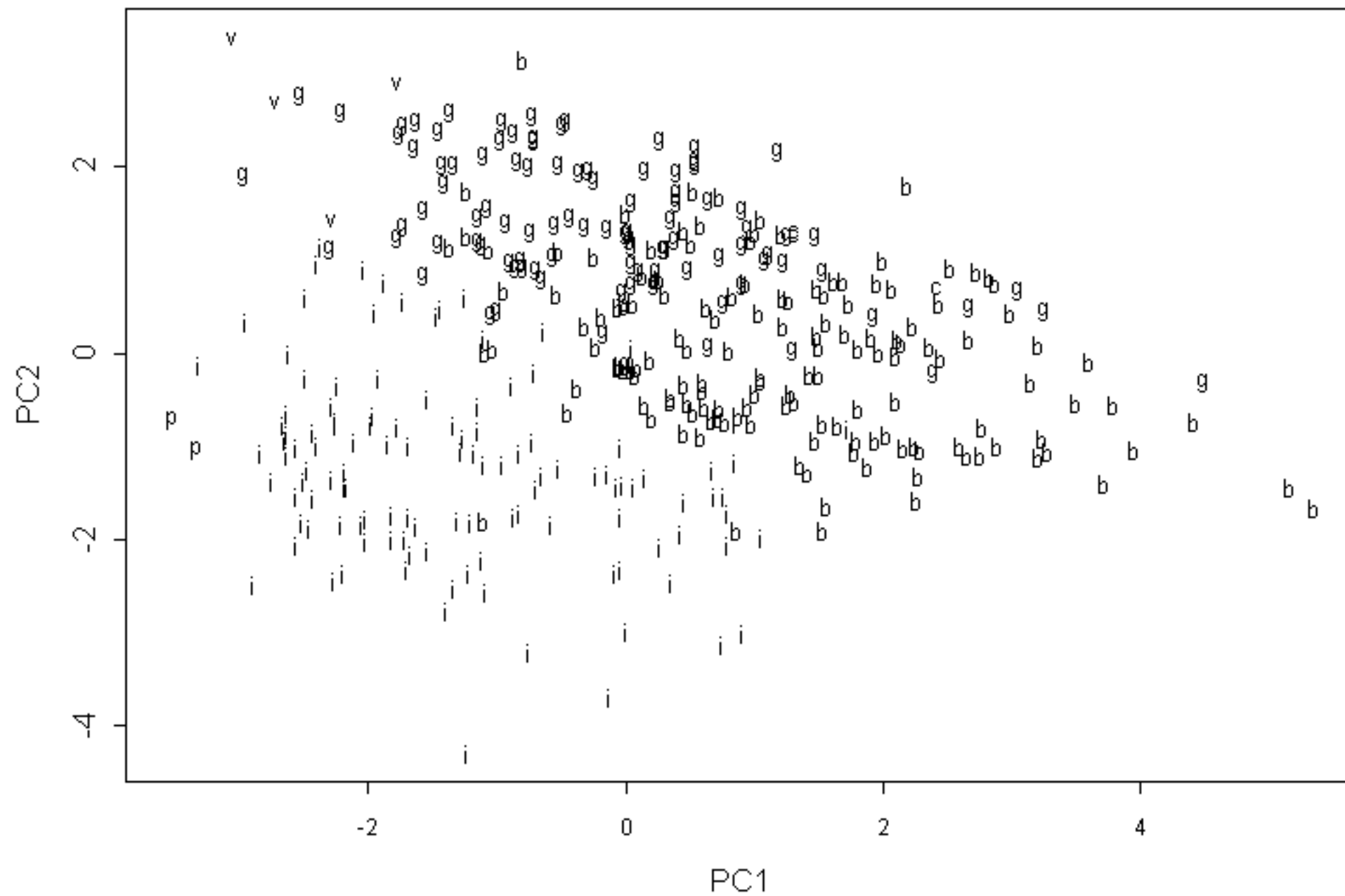
Гипотеза	Средний процент ошибок классификации	
	Геометрическая морфометрия	Классическая морфометрия
<i>Alnus kolaensis</i> , <i>A. incana</i> s.str., <i>A. incana</i> var. <i>argentata</i> и формы из северной	26.3%	48.8%

Карелии — отдельные группы		
То же, но формы из северной Карелии принадлежат к <i>A. kolaensis</i>	22.4%	39.8%
То же, но формы из северной Карелии принадлежат к <i>A. incana</i> s.str.	20.5%	47.6%
Все перечисленные формы принадлежат к одной группе	3.7%	31.1%

***Alnus barbata* и близкие виды**

Анализ главных компонент для данных классической морфологии показывает четкую структуру (рис. 5). Видны три обширные группы: *A. incana*, *A. glutinosa* и *A. barbata*. *Alnus viridis* (в отличие от *A. cordata*) образует более или менее четкую группу в верхнем левом углу графика. Интересно, что в отсутствие других форм *A. incana* два образца *A. x pubescens* группируются вместе и достаточно далеко от *A. barbata*.

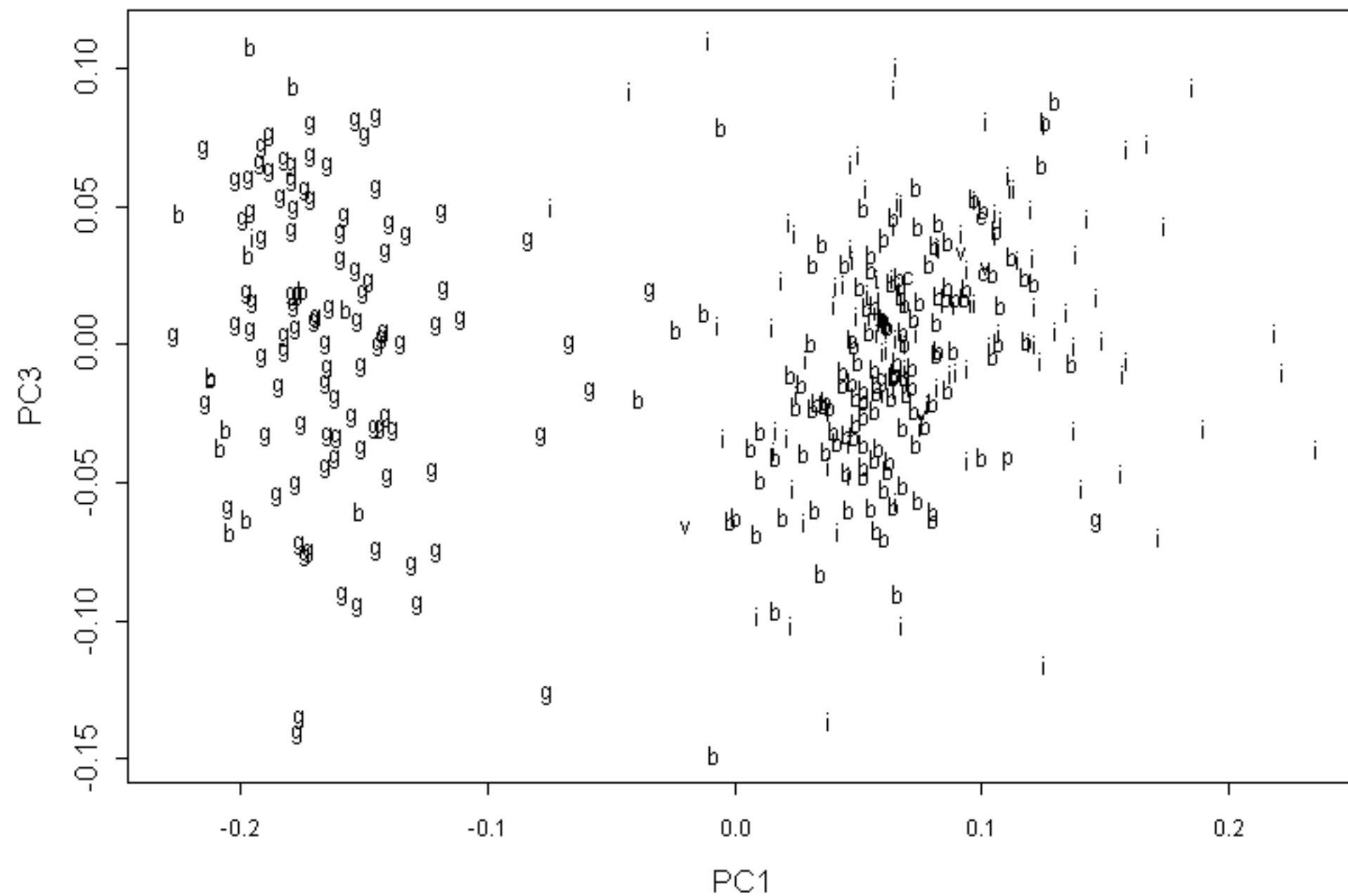
Рисунок 5. Распределение исследованных растений (формы, близкие к *A. barbata*) на плоскости первой (абсцисса) и второй (ордината) главных компонент для шкалированных морфологических данных



Буквами латинского алфавита обозначена видовая принадлежность образцов: b — *Alnus barbata*, c — *A. cordata*, g — *A. glutinosa*, i — *A. incana*, p — *A. x pubescens*, v — *A. viridis*.

В анализе данных геометрической морфометрии по 8 меткам второй и третьей компоненты имеют приблизительно равные вклады, причем наиболее четкое распределение форм наблюдается на графике первой и третьей компонент (рис. 6). Видны два резко отличающихся “облака”, причем образцы *A. barbata* находятся преимущественно среди *A. incana*, хотя некоторые формы попали к *A. glutinosa*. Все прочие формы (в том числе *A. viridis* и *A. cordata*) не занимают обособленного положения.

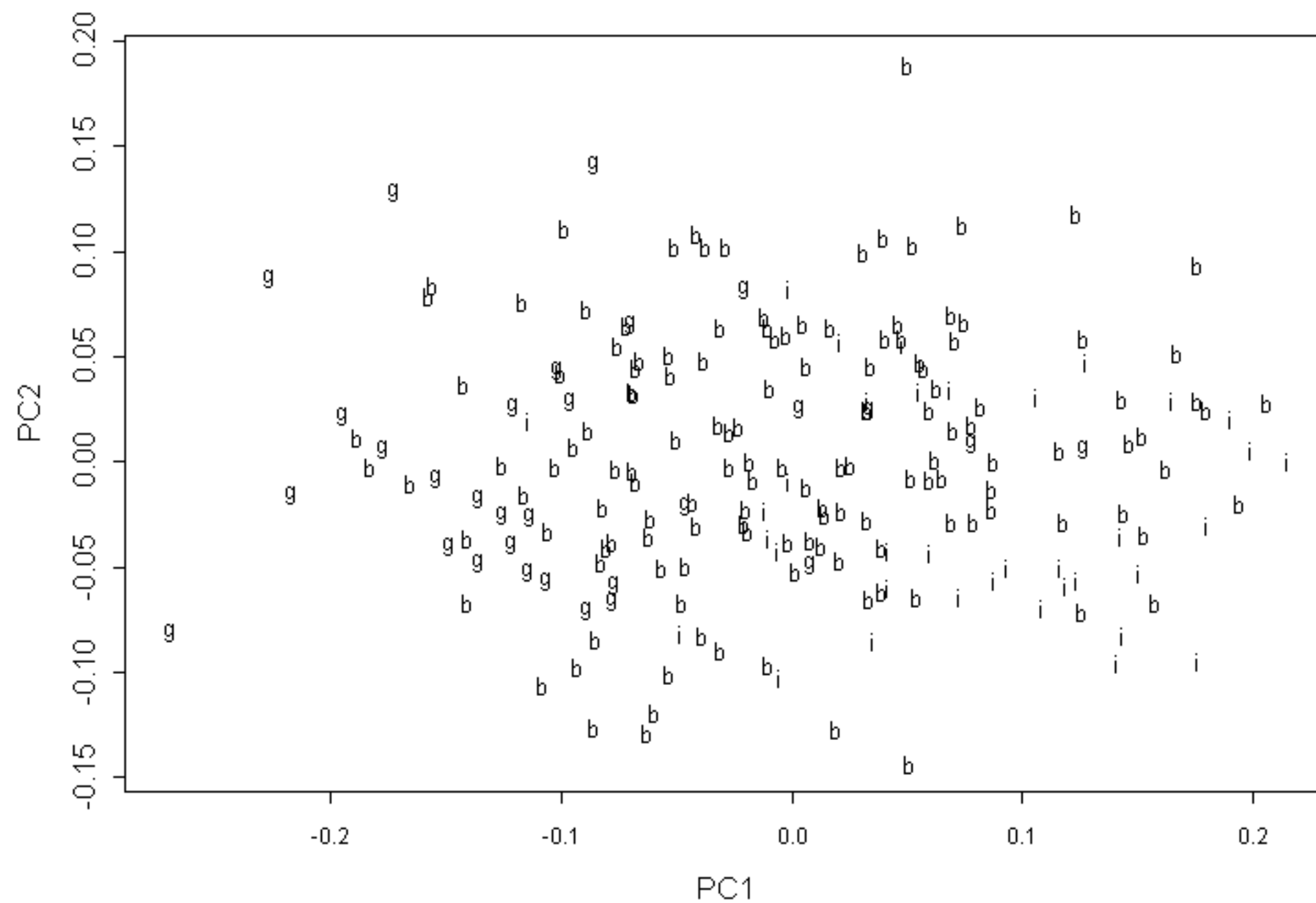
Рисунок 6. Распределение исследованных растений (формы, близкие к *A. barbata*) на плоскости первой (абсцисса) и третьей (ордината) главных компонент для частных деформаций (8 точек)



Обозначения как на рис. 5.

На графике первых двух компонент для данных геометрической морфометрии по 12 меткам (рис. 7) структура выражена значительно меньше, причем в этом случае образцы *A. barbata* не перекрываются с *A. incana* и занимают более или менее промежуточное положение между этим последним видом и *A. glutinosa* (со значительным перекрытием).

Рисунок 7. Распределение исследованных растений (формы, близкие к *A. barbata*) на плоскости первой (абсцисса) и второй (ордината) главных компонент для частных деформаций (12 точек)



Обозначения как на рис. 5.

Для сравнения классификаций были выбраны три гипотезы (табл. 3). Характерно увеличение ошибок классификации при принятии любой гипотезы, объединяющей *A. barbata* с другими видами.

Таблица 3. Классификационные гипотезы для форм, близких к *A. barbata*, и результаты дискриминантного анализа, основанного на этих гипотезах.

Гипотеза	Средний процент ошибок классификации	
	Геометрическая	Классическая

	морфометрия	морфометрия
<i>Alnus barbata</i> отличается от <i>A. glutinosa</i> и <i>A. incana</i>	15.6%	9.2%
<i>Alnus barbata</i> и <i>A. incana</i> относятся к одной группе	17%	13.9%
<i>Alnus barbata</i> и <i>A. glutinosa</i> относятся к одной группе	17%	19.6%

Обсуждение результатов

Alnus kolaensis и близкие виды

Многомерный анализ данных классической морфометрии свидетельствуют о том, что формы, близкие к *A. incana*, не обнаруживают обособленности ни друг от друга, ни от *A. incana* s.str. Лишь гербарные образцы *A. kolaensis* несколько обособлены от остальных форм, хотя и здесь нельзя провести четкой границы между ними и природными образцами из Карелии. Это и неудивительно, поскольку *A. kolaensis* выделялась преимущественно по размерным признакам листьев. Наши личные наблюдения показывают, что листья, сходные с “типичной” *A. kolaensis*, можно найти как на укороченных побегах, так и на угнетенных удлиненных побегах *A. incana* из северной Карелии. Некоторые формы, в особенности растущие по окраинам сфагновых болот, имеют листья в основном “*kolaensis*-типа”. Все это может свидетельствовать об экологической приуроченности мелколистных форм. Близость обоих образцов *A. x pubescens* к *A. kolaensis* не позволяет на основании размерных данных отбрасывать гипотезу о гибридном происхождении *A. kolaensis*. Неспособность данного анализа выделить *A. cordata* показывает различие между классической и геометрической морфометрией: в то время как *A. cordata* легко выделяется по форме листа (см. следующий анализ), размерные признаки листа этого вида не отличают ее от *A. glutinosa*.

Резкое различие между *A. glutinosa* и всеми остальными формами в анализе по 8 точкам объясняется, на наш взгляд, не только большей информативностью признаков геометрической морфометрии, но и типом постановки меток, при котором вторая и восьмая точки для большинства образцов ольхи клейкой были сильно смещены к верхушке за счет наличия выемки. Таким образом, “левая” группа на графике маркирует листья с выемкой. Периферийное положение многих образцов *A. kolaensis* свидетельствует об отклонениях формы листа по сравнению с типичными *A. incana*. *Alnus viridis* не отличается принципиально по форме листа от *A. incana*, а образцы *A. x pubescens* не группируются с *A. kolaensis*: таким образом сходство между этими формами лишь размерное. *Alnus incana* var. *argentata* не отличается от типичных *A. incana* ни в одном из типов анализа.

Анализ с использованием 12 точек, в общем, соответствует предыдущему, но разница между группами выражена менее резко за счет того, что данный метод не учитывает выемку на верхушке листа. Таким образом, разница между первым и вторым анализом возникла не только за счет того, что классическая морфометрия не учитывает наличие выемки; очевидно, что форма листа в целом позволяет более четко распределить образцы по группам.

Результаты дискриминантного анализа свидетельствуют о том, что для анализируемых данных лучше всего принять гипотезу о единстве всех форм, близких к *A. incana*. Об этом же говорит и сравнение с “якорными точками”: ни в одном случае различия между формами *A. incana* не велики так, как велики они между “нормальными” видами. Наконец, анализ показывает, что образцы из северной Карелии и с Соловецких островов также должны быть отнесены к *A. incana*.

Alnus barbata и близкие виды

Обращает на себя внимание различие между всеми тремя видами анализа для этой группы: в то время как анализ признаков классической морфометрии выделяет *A. barbata* в отдельное “облако”, методы геометрической морфометрии сближают ее с *A. incana* (8 точек) или с *A. glutinosa* (12 точек). Видно, что в данном случае классическая морфометрия несколько лучше отражает разнообразие исходных данных (об этом свидетельствуют и данные дискриминантного анализа), а на данные, полученные в анализе по 8 точкам, влияет наличие или отсутствие выемки у листьев *A. barbata* (возможны оба варианта, что и приводит к “миграции” части образцов в группу *A. glutinosa*). Данные по 12 точкам свидетельствуют от том, что по форме листа *A. barbata* ближе всего к *A. glutinosa*; об этом говорят и другие признаки этих видов (см. табл. 2).

Дискриминантный анализ дает довольно неожиданный результат: процент ошибок классификации при уменьшении числа групп возрастает. Возрастание процента ошибок однозначно говорит за принятие такой таксономической гипотезы, в которой все три группы рассматриваются как отдельные таксоны. К сожалению, провести сравнение с остальными видами не удастся, поскольку “якорные” группы ни в одном из случаев четко не выделяются. В общем, наши данные говорят о том, что *A. barbata* — отдельный таксон видового ранга. Следует отметить также, что наиболее близким таксоном к *A. barbata* является *A. glutinosa*, причем вряд ли можно говорить о гибридной природе первого таксона.

Общие выводы

Таким образом, полученные результаты говорят за то, чтобы рассматривать *A. kolaënsis* в составе *A. incana* (как разновидность или даже как экологическую форму), а *A. barbata* — как отдельный вид, близкий к *A. glutinosa*.

Наши данные свидетельствуют также о том, что результаты анализа данных, полученных методами геометрической и классической морфометрии, могут значительно различаться. Эта ситуация отличается от наблюдавшейся при анализе формы губы цветка *Dactylorhiza* (Shipunov, Bateman, in press) и листьев *Acer* (Jensen et al., 2002). Тест Мантеля, проведенный нами для выяснения соответствия (корреляции) между методами классической и геометрической морфометрии, свидетельствует о незначительном соответствии ($r=0.1008$, $p=0.01$, 1000 репликаций). По-видимому, различия состоят не только в способности или неспособности отразить характерный признак наличия выемки, но значат также, что классическая и геометрическая морфометрия описывают существенно различающиеся аспекты морфологии листьев ольхи. Таким образом, эти два типа данных могут использоваться совместно. Что же касается различных способов размещения меток, то наш анализ свидетельствует о преимуществах подхода с использованием концевых точек жилок второго порядка (метод 12 точек).

Благодарности

Сбор большей части данных для настоящей работы проводился в рамках биологических практик Московской Гимназии на Юго-западе N1543. Мы благодарим всех участников и руководителей практик за помощь, оказанную нам в сборе и подготовке материала. Мы также выражаем благодарность сотрудникам гербариев МГУ (MW), ГБС (МНА) и БИН РАН (LE) за содействие в работе.

Список литературы

- Банаев Е. В., Шемберг М. А. Ольха в Сибири и на Дальнем Востоке России // Новосибирск, 2000. 100 с.
- Давидов М. В. Лесоводственно-биологическая характеристика ольхи // М., 1972. С. 4–13.
- Комаров В. Л. Род Ольха – *Alnus* Gaertn. // Флора СССР. М.;Л., 1936. С. 306–319.
- Орлова Н. И. Новый вид ольхи с Кольского полуострова // Бот. мат. Герб. БИН. 1954. Т. 16. С. 70–75.
- Павлинов И.Я., Микешина Н.Г. Принципы и методы геометрической морфометрии // Журн. общ. биол. 2002. Т. 63. N 6. С. 473–493.
- Раменская М. Л., Андреева В. Н. *Alnus* Mill. — Ольха // Определитель высших растений Мурманской области и Карелии. Л., 1982. С. 169–170.
- Скворцов А. К. Новые флористические находки в районе Денежкина Камня (Северный Урал) // Бот. мат. Герб. БИН. 1959. Т. 19. С. 558–571.
- Соколов Д. Д., Филин В. Р. *Alnus* Mill. — Ольха // Определитель сосудистых растений окрестностей ББС МГУ. М., 1996. С. 76.
- Цвелев Н.Н. О родах *Betula* L. и *Alnus* Mill. (*Betulaceae*) в Восточной Европе. // Новости систематики высших растений. Т. 34. Спб., 2002. С. 47–70.
- Цвелев Н.Н. Ольха — *Alnus* Mill. // Флора Восточной Европы. Т. 11. Спб., 2004. С. 87–90.
- Черепанов С. К. Система рода *Alnus* Mill. s. str. и близких к нему родов // Бот. мат. герб. БИН. М.;Л., 1955. Т. 17. С. 91–105.
- Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. Спб., 1995. 990 с.
- Adams D.C., Rohlf F.J., Slice D.E. Geometric morphometrics: ten years of progress following the “revolution”. Ecology and Evolution, SUNY at Stony Brook. 2002.
- Furlow J. J. The systematic of American species of *Alnus* (*Betulaceae*) // Rhodora. Vol. 81. N. 825. 1979. P. 1–69.
- Jensen R.J., Ciofani K.M., Miramontes L.C. Lines, outlines and landmarks: morphometric analyses of leaves of *Acer rubrum*, *Acer saccharinum* (*Aceraceae*) and their hybrid // Taxon. 2002. V. 51, N 3. P. 475–492.
- King A. R., Ferris C. Chloroplast DNA phylogeography of *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. // Molecular ecology. 1998. Vol. 7. P. 1151–1161.

Navarro E., J. Bousquet, A. Moiroud, A. Munive, D. Piou, Ph. Normand. Molecular phylogeny of *Alnus* (*Betulaceae*), inferred from nuclear ribosomal DNA ITS sequences // Plant and Soil. Vol. 245. P. 207–217. 2003.

Nilsson O. *Alnus* Mill. // Flora Nordica. Stockholm, 2000. Vol. 1. P. 203–208.

R Development Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. 2004.

Rohlf F.J. tpsDig. N.Y.: State Univ. at Stony Brook. Version 1.40. 2004a. [Electronic resource]. Mode of access: <http://life.bio.sunysb.edu/morph>

Rohlf F.J. tpsRelw: relative warps. N.Y.: State Univ. at Stony Brook. Version 1.39. 2004.и [Electronic resource]. Mode of access: <http://life.bio.sunysb.edu/morph>

Rohlf F.J. tpsUtil — TPS utility program. N.Y.: State Univ. at Stony Brook. Version 1.40. 2004c. [Electronic resource]. Mode of access: <http://life.bio.sunysb.edu/morph>

Shipunov A. B., R. M. Bateman. Geometric morphometrics as a tool for understanding *Dactylorhiza* (*Orchidaceae*) diversity in European Russia // Biol. J. Linn. Soc., in press.

Walters S. M. *Alnus* Mill. // Flora Europea. 2nd ed. Cambridge, 1993. Vol. 1. P. 68–70.