

МИНОБРНАУКИ РОССИИ
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего образования
«САРАТОВСКИЙ НАЦИОНАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ
ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ ИМЕНИ Н.Г. ЧЕРНЫШЕВСКОГО»

Кафедра генетики

**МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ВИДОВ *DELPHINIUM L.*
ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ**

Автореферат бакалаврской работы

Студентки 4 курса 422 группы

Направления подготовки бакалавриата 06.03.01 Биология

Биологического факультета

Комаровой Юлии Витальевны

Научный руководитель

доцент, к.б.н.

Зав. кафедрой генетики,

д.б.н., доцент

 11.06.2022

А.С. Пархоменко

 11.06.2022

О.И. Юдакова

Саратов 2022

Введение. Биологическое разнообразие в последнее время исчезает катастрофическими темпами. Выработке комплекса мер по сохранению биоразнообразия редких и исчезающих видов растений должны обязательно предшествовать изучение и мониторинг состояния природных популяций этих видов. Наличие точной информации о биоразнообразии, которое требует сохранения – является основой для эффективной охраны природы.

Delphinium L. – род многолетних и однолетних растений семейства лютиковые (Ranunculaceae). Большинство видов данного рода во многих регионах Европейской России и на прилегающих территориях относится к числу редких и малочисленных. Поэтому актуальность их изучения не подлежит сомнению.

Актуальность данному исследованию добавляет и тот факт, что род *Delphinium* является одним из интересных и полемичных в отношении таксономической структуры. Одни и те же представители рода одними авторами считаются биологическими видами, другими – подвидами, а третьими вообще не выделяются в качестве видовых или подвидовых таксонов, а рассматриваются в качестве синонимичных названий других видов.

Анализ формы играет важную роль во многих биологических исследованиях. Изменение формы может быть важным показателем, превосходящим по информативности типичные метрические характеристики, такие как линейные размеры, площадь или объем. Факторы внешней среды, воздействуя на развивающиеся листья, оказывают существенное влияние на становление особенностей их окончательной структуры и формы.

Целью исследования являлась оценка изменчивости формы листовой пластинки различных видов рода *Delphinium* Европейской России методами геометрической морфометрии.

Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

1. Ознакомиться с имеющимся гербарным материалом представителей рода *Delphinium* Европейской России и отобрать необходимые образцы для последующей оцифровки.

2. Провести анализ формы листовых пластинок различных видов подрода *Delphinastrum* рода *Delphinium* с использованием канонического дискриминантного анализа.

3. Провести анализ формы листовых пластинок различных видов подрода *Oligophyllon* рода *Delphinium* с использованием канонического дискриминантного анализа.

4. Оценить зависимость формы листовой пластинки представителей рода *Delphinium* от размерной составляющей с помощью регрессионного анализа, а также выявить влияние направленной и флуктуирующей асимметрии на вариацию формы листовых пластинок с использованием Прокрустова дисперсионного анализа.

Структура и объем работы. Работа изложена на 56 страницах машинописного текста и включает 6 разделов: введение, обзор литературы, экспериментальную часть, заключение, выводы, список использованных источников, содержащий 71 наименование.

Научная новизна и значимость работы. Впервые проведено исследование формы листовой пластинки рода *Delphinium* методом геометрической морфометрии. Получена информация о внутри- и межвидовой изменчивости формы листовой пластинки у представителей подродов *Delphinastrum* и *Oligophyllon*. Показано, что данный признак может быть использован в качестве таксономически значимого.

Основное содержание работы. Материалом исследования послужили гербарные сборы рода *Delphinium*, собранные в ходе полевых выездов сотрудниками отдела биологии и экологии растений УНЦ «Ботанический сад» СГУ, и гербарный материал образцов *D. elatum* и *D. uralense* из Республики

Башкортостан, который был любезно предоставлен Н. И. Фёдоровым и А. Р. Ишбирдиным.

Для геометрической морфометрии были отобраны листовые пластинки 665 растений (из 2500 представленных) из 38 популяций 18 видов рода *Delphinium*. Из подрода *Delphinastrum* исследовали виды *D. dictyocarpum* – 1, *D. duhmbergii* – 1, *D. elatum* – 1, *D. litwinowii* – 9, *D. pubiflorum* – 6, *D. subcuneatum* – 1, *D. uralense* – 1. Из подрода *Oligophyllon* исследовали виды: *D. arcuatum* – 1, *D. caucasicum* – 1, *D. crispulum* – 3, *D. fedorovii* – 1, *D. flexuosum* – 4, *D. freynii* – 1, *D. gelmetzicum* – 1, *D. mariae* – 1, *D. puniceum* – 3, *D. sergii* – 1, *D. bracteosum* – 1. В работе перечисленные таксоны понимались нами в трактовке, предлагаемой Н. Н. Цвелёвым и Н. И. Малютиным.

Отобранные образцы были оцифрованы на сканере HP Laser CB537A с разрешением 1920x1080 пикселей, в формате Jpeg. По завершении сканирования имеющиеся изображения были собраны вместе для дальнейшей работы. Затем, с использованием программы «tpsUtil», был создан TPS файл, необходимый для дальнейшего анализа. После этого в программе «tpsDig2», в которую был загружен созданный TPS файл, произвели расстановку меток-ландмарков, которые бы максимально характеризировали форму листовых пластинок.

Всего было расставлено 30 ландмарков. Были выбраны точки, которые согласовались с отличиями в основных размерных показателях листовых пластинок разных видов рода *Delphinium*. Анализ проводили отдельно по каждому подроду рода – *Delphinastrum* и *Oligophyllon*, согласно трактовке Н. И. Малютина.

В результате процедур предварительной обработки в программе «Morpho j» были получены схемы-каркасы, дающие представление о средней форме листовых пластинок в видовых выборках подрода *Delphinastrum* (рисунок 1 а) и подрода *Oligophyllon* (рисунок 1 б).

Видно, что средние формы по таксонам в большинстве случаев заметно отличаются – как между собой, так и от каркаса средней формы по генеральной совокупности. В секции *Delphinastrum* лишь *D. dictyocarpum*, *D. duhmbergii* и *D. subcuneatum* близки к средней форме по всей выборке, тогда как в секции *Oligophyllon* близки к средней форме *D. crispulum*, *D. flexuosum* и *D. mariae*.

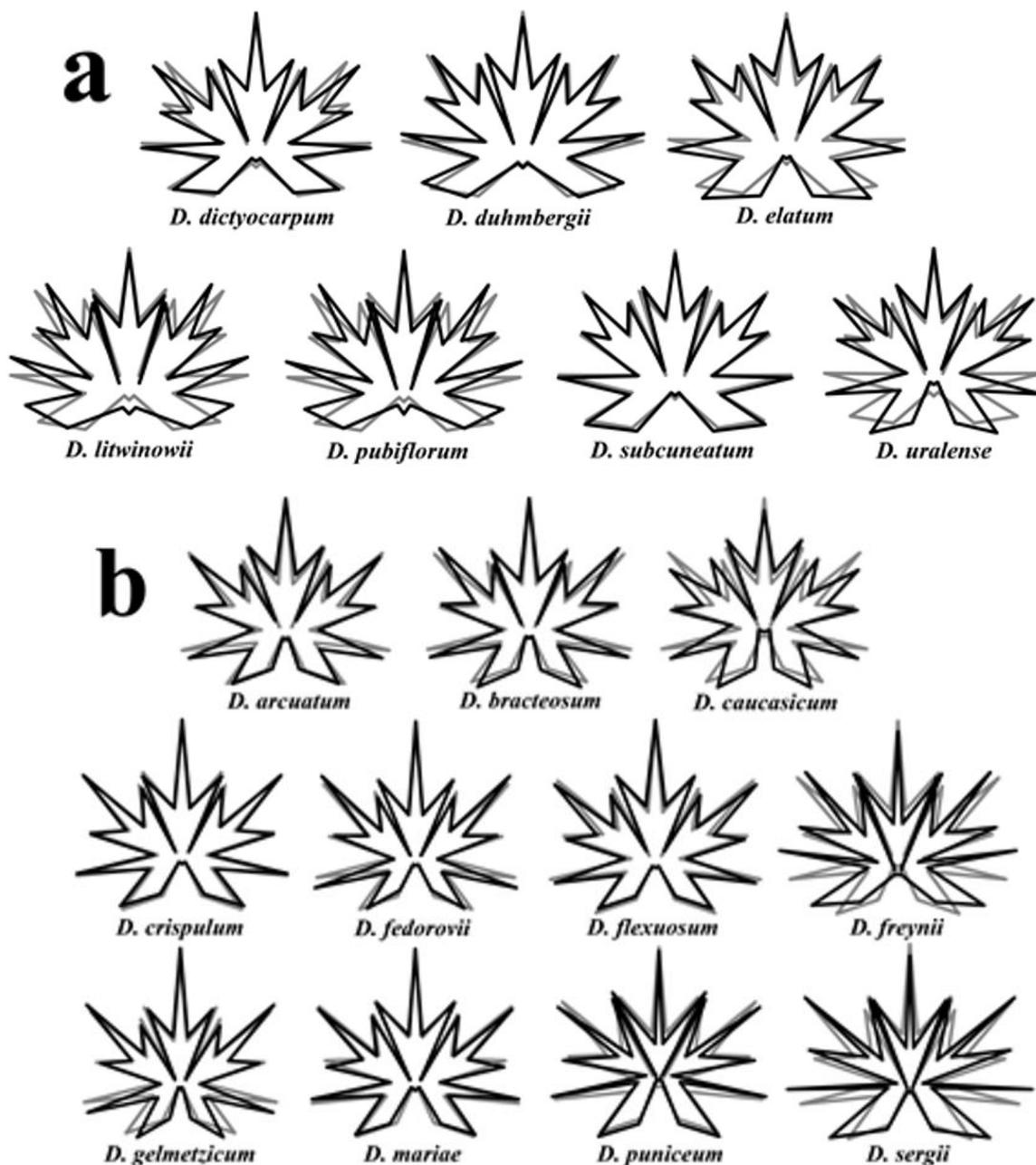


Рисунок 1 – Средние формы листовых пластинок разных видов подрода *Delphinastrum* (a) и *Oligophyllon* (b) рода *Delphinium*. Чёрным цветом показан каркас средней формы конкретного вида, серым – каркас средней формы по генеральной совокупности

Подрод *Delphinastrum*. При ординации точек рассеяния, соответствующих образцам таксонов подрода *Delphinastrum*, в пространстве первых двух канонических переменных, объясняющих 78 % дисперсии, наблюдалось их следующее распределение (рисунок 2).

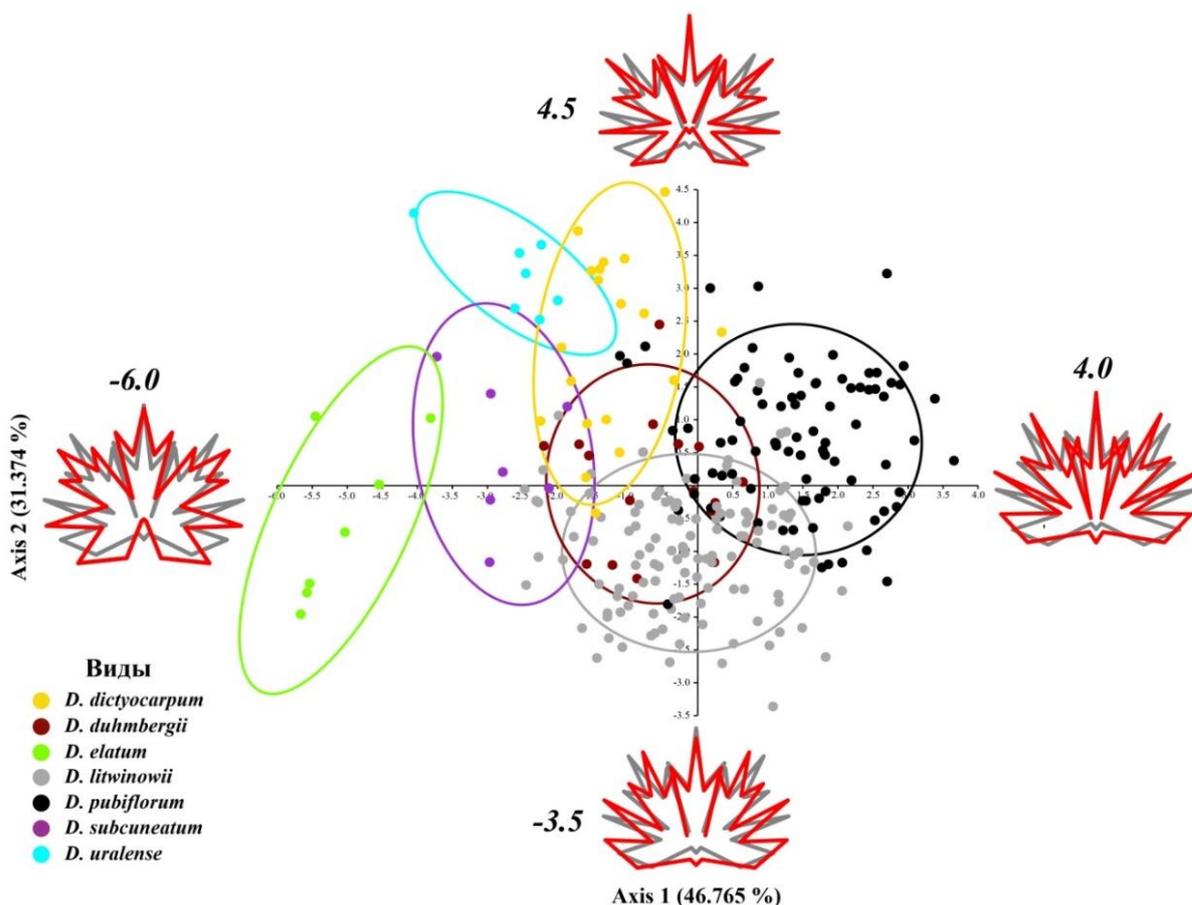


Рисунок 2 – Ординация точек, соответствующих формам листовых пластинок особей популяций разных видов рода *Delphinium* подрода *Delphinastrum*, методом канонического дискриминантного анализа. По краям осей показаны экстремальные формы листовых пластинок, соответствующие конечным числовым значениям осей

Преимущественно в правой части области ординации расположилось единое облако рассеяния, образованное образцами таксонов *D. duhmborgii*, *D. litwinowii*, *D. pubiflorum*. В этом общем облаке в большей степени обособлены точки рассеяния, соответствующие образцам *D. pubiflorum*.

Листовые пластинки этих трёх таксонов в большинстве своём отличаются относительно широкими сегментами, средней (по отношению к другим таксонам) длиной нерасчленённой части и большим расстоянием между нижними лопастями, клиновидным, вытянутым в черешок основанием. В понимании Н. Н. Цвелёва два из них, – *D. duhmbergii* и *D. litwinowii*, – относятся к *D. aggr. cuneatum*, а третий (*D. pubiflorum*) – к *D. aggr. dictyocarpum*. К описываемому облаку в левой части пространства ординации примешиваются точки рассеяния, соответствующие образцам других групповых выборок. В частности, довольно значительно присутствие точек, отвечающих образцам *D. subcuneatum* и *D. dictyocarpum*. Это соответствует тому, что *D. duhmbergii*, *D. litwinowii*, *D. subcuneatum* объединяются Н. Н. Цвелёвым в *D. aggr. cuneatum*, а *D. pubiflorum* и *D. dictyocarpum* – в *D. aggr. dictyocarpum*. Для формы листовой пластинки *D. dictyocarpum* характерны: относительно широкое расстояние между нижними лопастями при средней ширине сегментов в целом, небольшая нерасчленённая часть, клиновидное или слабо клиновидное основание. Для листьев *D. subcuneatum* характерны средние по ширине сегменты и нерасчленённая часть, небольшой центральный сегмент средней лопасти, относительно широкое расстояние между нижними лопастями и слабо клиновидное основание.

Фактически за пределами общего облака рассеяния точек, соответствующих образцам *D. duhmbergii*, *D. litwinowii*, *D. pubiflorum*, оказались только облака рассеяния точек, соответствующих образцам *D. elatum* и *D. uralense*, между собой также хорошо разделяясь. Согласно положению точек, для листовых пластинок *D. uralense* характерны: относительно узкие сегменты, небольшая нерасчленённая часть, удлинённый центральный сегмент средней лопасти, небольшое расстояние между нижними лопастями, тупое или слабо клиновидное основание. Для листовых пластинок *D. elatum* характерны относительно широкие сегменты, значительная нерасчленённая часть, небольшой центральный сегмент средней лопасти и неширокое расстояние

между нижними лопастями, а также – обрубленное или слабо клиновидное основание.

В целом распределение точек рассеяния хорошо иллюстрирует высокий полиморфизм форм в популяциях исследованных таксонов. Хорошо разделяются фактически только *D. elatum* и *D. uralense*. Остальные исследованные таксоны этой секции данным методом не разделились, в разной степени перекрываясь облаками рассеяния своих точек.

Проведённый регрессионный анализ показал слабую зависимость формы листовой пластинки от логарифма размера центроида, выступающего в данном случае размерным показателем. Перестановочный тест опроверг нулевую гипотезу об отсутствии зависимости формы от размера при высоком уровне значимости. Следовательно, имеет место аллометрическая зависимость формы от размеров листовой пластинки. Однако размерный компонент при этом вносит достаточно малый вклад в изменчивость формы листовых пластинок видов подрода *Delphinastrum*.

Прокрустов дисперсионный анализ показал слабое влияние флуктуирующей асимметрии (сумма квадратов (SS) = 1.542) на форму, и отсутствие влияния направленной асимметрии (SS = 0.01) на таковую. При этом указанные значения в обоих случаях намного меньше, чем у влияния различий между образцами (S = 6.896).

Подрод *Oligophyllon*. При ординации точек рассеяния, соответствующих образцам таксонов подрода *Olygophyllon*, в пространстве первых двух канонических переменных, объясняющих 69 % дисперсии, наблюдалось их следующее распределение (рисунок 3). В правой части пространства ординации с двух сторон от оси 2 расположилось хорошо отделившееся от остальных облако рассеяния точек, соответствующих образцам *D. freynii*, *D. puniceum*, *D. sergii*. Листовые пластинки данного конгломерата характеризуются узкой шириной сегментов, сильным, вплоть до жилок рассечением, длинным центральным сегментом средней лопасти, различным расстоянием между

нижними лопастями – от среднего до совсем незначительного, обрубленным основанием. Интересно, что ареалы этих трёх таксонов пространственно разделены. *D. puniceum* произрастает в Нижнем Поволжье и Калмыкии, *D. sergii* – в Воронежской обл., *D. freynii* – в Дагестане.

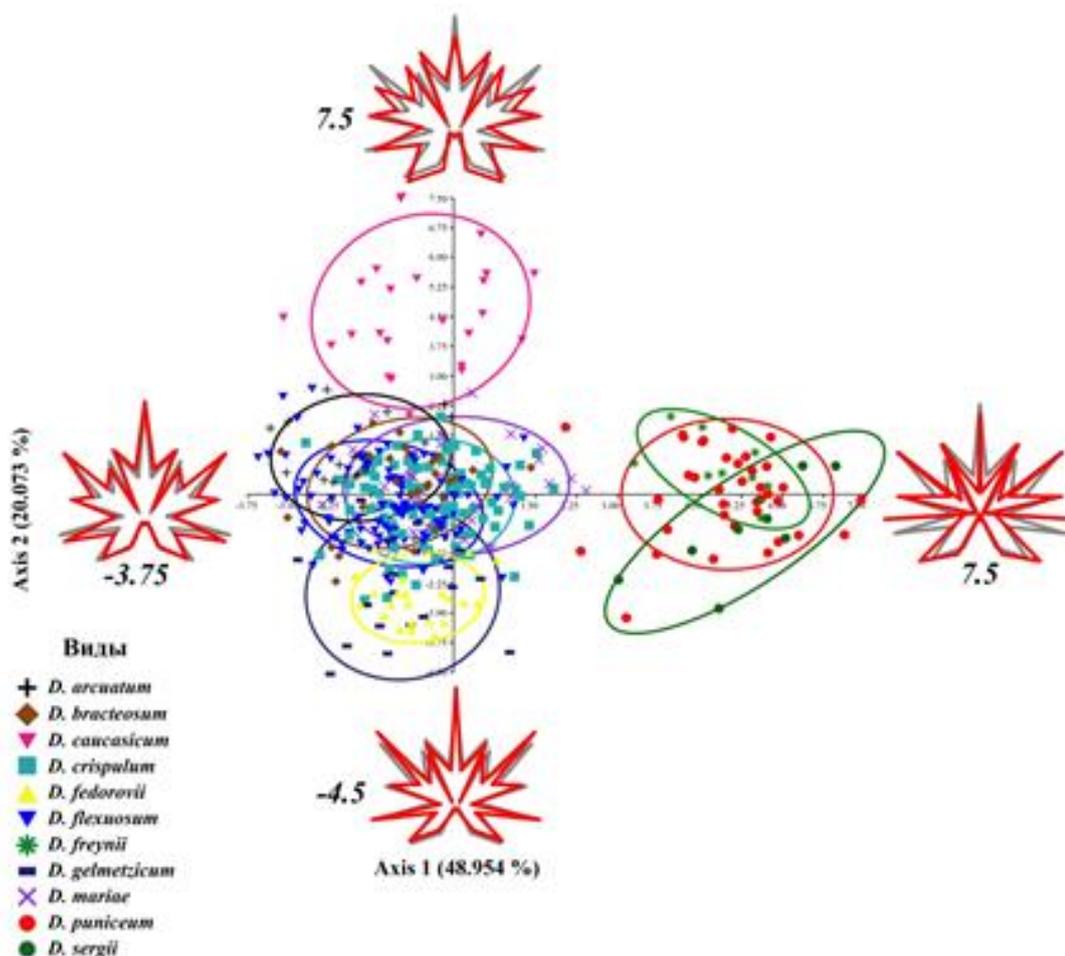


Рисунок 3 – Ординация точек, соответствующих формам листовых пластинок особей видов подрода *Oligophyllon*, методом канонического дискриминантного анализа. По краям осей показаны экстремальные формы листовых пластинок, соответствующие конечным числовым значениям осей

В верхней части области ординации с обеих сторон от оси 1 расположилось хорошо отделившееся от остальных облако рассеяния точек, соответствующих образцам *D. caucasicum*. Для листовых пластинок этого

таксона характерны – небольшой центральный сегмент средней лопасти, небольшое расстояние между нижними лопастями листовой пластинки, небольшая длина нерасчленённой части, обрубленное или слабо клиновидное основание.

В центральной части области ординации расположилось облако рассеяния, образованное точками, соответствующими образцам пяти таксонов – *D. arcuatum*, *D. bracteosum*, *D. crispulum*, *D. flexuosum*, *D. mariae*. Точки *D. arcuatum*, *D. bracteosum*, *D. crispulum*, *D. flexuosum*, располагаются несколько левее центральной оси, а точки, соответствующие листовым пластинкам *D. mariae*, занимают более или менее центральное положение области ординации, а от остальных таксонов данного облака *D. mariae* отличает несколько более узкие сегменты и более широкое расстояние между нижними лопастями. Наиболее близко к точкам *D. mariae* располагаются точки *D. crispulum*.

Ниже описанного облака, частично перекрываясь с ним, расположилось облако рассеяния точек, соответствующих образцам ещё двух таксонов *D. fedorovii* и *D. gelmetzicum*. Их листовые пластинки характеризуются относительно узкими сегментами, значительным рассечением, длинным центральным сегментом средней лопасти и небольшим расстоянием между нижними лопастями, тупым или слабо клиновидным основанием.

Проведённый регрессионный анализ показал достоверную зависимость формы листовой пластинки от логарифма размера центроида, выступающего в данном случае размерным показателем. Перестановочный тест опроверг нулевую гипотезу об отсутствии зависимости формы от размера при высоком уровне значимости. Следовательно, имеет место аллометрическая зависимость формы от размеров листовой пластинки. Однако размерный компонент при этом вносит достаточно малый вклад в изменчивость формы листовых пластинок видов подрода *Oligophyllon* рода *Delphinium*.

Прокрустов дисперсионный анализ показал слабое влияние флуктуирующей асимметрии (сумма квадратов (SS) = 3.183) на форму, и отсутствие влияния направленной асимметрии (SS = 0.008) на таковую. При этом указанные значения в обоих случаях намного меньше, чем у влияния различий между образцами (S = 12.949).

Заключение. По результатам изучения форм листовой пластинки таксонов подрода *Delphinastrum* методом канонического анализа хорошо разделились только *D. elatum* и *D. uralense*, в то время как *D. litwinowii*, *D. pubiflorum*, *D. duhmbergii*, *D. litwinowii*, *D. subcuneatum* не разделились.

В пределах подрода *Oligophyllon* этим методом хорошо отделился *D. caucasicum*. Разделились также облака точек рассеяния образцов *D. freynii*, *D. puniceum*, *D. sergii*, – с одной стороны, – и *D. fedorovii*, *D. gelmetzicum*, – с другой. *D. arcuatum*, *D. bracteosum*, *D. crispulum*, *D. flexuosum*, *D. mariae* между собой не разделились, образовав одно общее облако точек рассеяния в центральной части области ординации, что также указывает на неопределённый характер филогенетических отношений между кавказскими видами.

Из вышесказанного следует, что род *Delphinium*, по исследуемому признаку формы листовой пластинки, является высоко полиморфным. Последнее обстоятельство связано с обширным распространением некоторых видов *Delphinium*, перекрыванием ареалов тех таксонов, популяции которых в географическом отношении близко расположены относительно друг друга, а также влиянием природно-климатических условий. Характер обособления групповых видовых выборок в пространстве канонических переменных и относительная их близость друг к другу в большинстве случаев определяется экологическим или географическим сходством мест произрастания популяций изученных таксонов.

