

Виталитетная структура и онтогенетическая стратегия *Delphinium puniceum* (Ranunculaceae)

Vitality structure and ontogenetic strategy of *Delphinium puniceum* (Ranunculaceae)

Богослов А. В., Кашин А. С., Шилова И. В., Пархоменко А. С., Гребенюк Л. В., Шушуннов В. А.

Bogoslov A. V., Kashin A. S., Shilova I. V., Parhomenko A. S., Grebenyuk L. V., Shushunov V.A.

*Саратовский национальный исследовательский государственный университет им. Н. Г. Чернышевского,
г. Саратов, Россия. E-mail: dandelioncave@mail.ru
Saratov State University, Saratov, Russia*

Реферат. На основании данных, полученных в ходе камеральных и полевых исследований 2018–2019 гг., нами были изучена виталитетная структура пяти ценопопуляций *Delphinium puniceum*, а также установлена онтогенетическая стратегия данного вида. Было установлено, что в четырёх ценопопуляциях безоговорочно доминирующей была группа среднего класса виталитета, лишь в ценопопуляции из окрестностей хутора Грузинов преобладала группа наивысшего класса. Немногим большее количество, относительно других ценопопуляций, растений низшего класса виталитета отмечены для ценопопуляции из окрестностей села Плодовитое. Согласно критерию Q все популяции оказались процветающими. По критерию IVC наибольшей жизнённостью отличалась указанная ценопопуляция из окрестностей х. Грузинов, на втором месте находилась ценопопуляция из окрестностей озера Эльтон, индексы остальных ценопопуляций незначительно отличались друг от друга. Индекс размерной пластичности *D. puniceum* – 1,56. У *D. puniceum* при нарастании стресса происходит сначала ослабление, а затем усиление взаимообусловленности в развитии структур растения, иными словами, наблюдается чередование стрессовой и защитной компонент в онтогенетической стратегии.

Ключевые слова. Виталитет, онтогенетическая стратегия, *Delphinium puniceum*.

Summary. Based on the data obtained in the course of desk and field studies in 2018–2019, we studied the vitality structure of the five cenopopulations of *Delphinium puniceum*, and also established the ontogenetic strategy of this species. It was found that in four cenopopulations the group of the middle class of vitality was unconditionally dominant, only in the cenopopulation from the vicinity of the Gruzinov village the group of the highest class prevailed. A slightly larger number, relative to other cenopopulations, of plants of the lower class of vitality were noted for cenopopulations from the vicinity of the Plodovitoye village. According to the Q criterion, all populations were prosperous. According to the IVC criterion, the indicated cenopopulation from the vicinity of the Gruzinov village was the most viable; the second place was the cenopopulation from the vicinity of Lake Elton, the indices of the remaining cenopopulations were slightly different from each other. Dimensional ductility index *D. puniceum*– 1,56. In *D. puniceum*, with increasing stress, first there is a weakening, and then an increase in the interdependence in the development of plant structures, in other words, there is an alternation of the stress and protective components in the ontogenetic strategy.

Keywords. *Delphinium puniceum*, ontogenetic strategy, vitality.

Одной из ключевых задач популяционной ботаники является оценка виталитетного состояния растений, а также определения онтогенетической стратегии отдельных видов. Изучение данных вопросов крайне важно с точки зрения понимания адаптивной способности растений к условиям места произрастания. Результаты подобных исследований для редких и исчезающих видов имеют неоспоримую диагностическую ценность – они в полной мере отражают степень устойчивости и возможность существования растений в условиях стресса, вызванного различными причинами, а также дают представление о способности ценопопуляций (ЦП) к самостоятельному поддержанию и восстановлению в естественных условиях.

Целью данного исследования было определение жизненного состояния ЦП *Delphinium puniceum* Pall., а также определение онтогенетической стратегии указанного вида на основании данных о виталитете.

Живокость пунцовая (*Delphinium puniceum* Pall.) – редкое многолетнее травянистое растение, занесенное в Красную книгу Российской Федерации (Куваев, 2008), встречающееся в Западном и Восточном флористических районах Восточной Европы, а также на Кавказе и северо-западе Средней Азии (Цвелев, 2001). Является одним из немногих представителей секции *Diedropetala* на территории Восточной Европы (Цвелёв, 1996). В период полевых сезонов 2018–2019 гг. изучены пять ЦП *D. puniceum*, расположенных на территории Волгоградской области: Палласовский район, окр. озера Эльтон (Elt), Дубовский р-н, окр. с. Полунино (Pol); Астраханской обл.: Ахтубинский р-н, Богдинско-Баскунчакский заповедник, подножие горы Большое Богдо (Bsk); Ростовской обл.: Морозовский р-н, окр. хутора Грузинов (Gru); а также на территории Республики Калмыкии – Малодербетовский р-н, окр. с. Плодовиное (Pld).

В качестве учётной единицы принимали особи генеративного зрелого онтогенетического состояния (Sharma, Pandit, 2011). В каждой ЦП у 30 случайно выбранных растений измерялись следующие количественные признаки: диаметр растения, число генеративных побегов, длина генеративного побега, число листьев на генеративном побеге, длина междоузлия, диаметр стебля, число цветков в соцветии, длина соцветия, число паракладиев первого порядка, длина наиболее развитого паракладия, длина чашелистика, ширина чашелистика, длина шпорца, ширина шпорца, длина листовой пластины, длина нерасчленённой части листовой пластины, длина центрального сегмента средней лопасти, ширина листовой пластины, ширина основания центрального сегмента средней лопасти, максимальная ширина средней лопасти, ширина основания средней лопасти, длина черешка, ширина черешка, длина прицветника, ширина прицветника, длина прицветничка, ширина прицветничка, длина цветоножки.

Одна из главных задач при оценке жизненности – это отбор признаков, являющихся показательными и удобными для измерения. По мнению Ю. А. Злобина (Злобин и др., 2013), при выборе ключевых параметров следует отдавать предпочтение экологически и биологически важным, наиболее варибельным, вносящим наибольший вклад в главные компоненты, признакам, принимая во внимание при этом их взаимосвязь друг с другом.

Выбор признаков для виталитетного анализа проводили с учетом корреляционных связей между ними. Корреляционный анализ выполнен с использованием непараметрического коэффициента корреляции Спирмена в программе Past 3.0. Коэффициенты корреляции по силе связи были разделены на 4 группы: 1) $r > 0,81$ – очень сильная связь; $r_s = 0,71–0,8$ – сильная связь; $r = 0,61–0,7$ – умеренная связь; $r = 0,5–0,6$ – слабая связь (Кашин и др., 2017; Пархоменко, Кашин, 2011). Оценку среднего уровня связей между признаками проводили, используя квадрат коэффициента корреляции (r^2), усредненный по отдельным признакам (R^2ch). По коэффициенту вариации (C_v) и R^2ch проведен сравнительный анализ общей и сопряженной изменчивости признаков *D. puniceum*. Согласно методике, выделены четыре группы системных индикаторов: 1) экологические, 2) эколого-биологические, 3) биологические, 4) генотипические (Ростова, 2002).

Факторный анализ с целью выявления признаков, дающих наибольшие нагрузки на первые две главные компоненты, выполнен по количественным показателям методом главных компонент (РСА) с использованием матрицы корреляций. Для оценки соответствия данных требованиям нормальности морфометрические переменные были проверены с помощью теста Шапиро-Уилкса ($p \geq 0,05$) (Реброва, 2006). Количественные признаки, которые не соответствовали предположению о нормальности, были подвергнуты \log_{10} -трансформации и преобразованию квадратного корня, после чего были стандартизированы с целью уменьшения влияния аллометрии и соответствующих вариаций, вызванных различными типами используемых признаков, а также компенсации различия единиц измерения путем вычитания из каждого наблюдения среднего значения столбца и деления на стандартное отклонение (Finot et al, 2013; Torrecilla et al, 2018).

Для оценки виталитета использовали индекс виталитета особи IVI. Ранжированный по индексу виталитета ряд особей разбивали на три класса виталитета: высший (а), средний (b) и низший (с). Установление границ класса b проводили в пределах границ доверительного интервала среднего значе-

ния ($\bar{x} \pm \sigma$). Для характеристики виталитетной структуры использовали индекс виталитета популяции (IVC) (Ишбирдин и др., 2005; Злобин и др., 2013).

Отношением максимального значения IVC к его минимальному значению в пределах исследованных нами ЦП была вычислена размерная пластичность вида: $ISP = IVC_{\max} / IVC_{\min}$ (Ишбирдин и др., 2005).

Определение онтогенетической стратегии выживания вида проведено по характеру изменения морфологической целостности растений, оцениваемой по коэффициенту детерминации признаков (как среднего значения квадратов коэффициентов попарной корреляции всех признаков – R^2m) на экоклине, выраженном через IVC. Выделяют четыре типа онтогенетических стратегий: защитная – с усилением стресса происходит усиление координации развития растений (повышается морфологическая целостность растения); стрессовая – с усилением стресса ослабляется координация развития (снижается морфологическая целостность растения); защитно-стрессовая – при нарастании стресса происходит сначала усиление, а затем ослабление координации развития растений; стрессово-защитная – при нарастании стресса сначала происходит ослабление, а затем усиление координированности развития (чередование стрессовой и защитной компонент) (Ишбирдин и др., 2005).

На основе информации о корреляционной матрице отбирались признаки, наиболее связанные с другими параметрами: имеющими наибольшие по модулю значения, характеризующие силу взаимозависимости, а также входящие в разные плеяды, т.е. связанные с разными признаками. Так или иначе, акцент делался на тех признаках, которые образуют группы параметров, характеризующих: 1) вертикальную структуру растения; 2) генеративную сферу; 3) листовую пластину. Очень сильная корреляционная связь ($r > 0,8$) была отмечена между параметрами: длиной листовой пластины и длиной центрального сегмента средней лопасти, а также длиной и шириной листовой пластины. Сильная связь ($r > 0,7$) отмечена между: длиной междоузлия и числом листьев на побеге, длиной листовой пластины и максимальной шириной средней лопасти, длиной центрального сегмента средней лопасти и шириной листа, длиной центрального сегмента и максимальной шириной средней лопасти, шириной листовой пластины и максимальной шириной её средней лопасти. При этом максимальное число (6–9) связей имели: длина генеративного побега, длина соцветия, число цветков в нём, длина и ширина листовой пластины, длина центрального сегмента средней лопасти. В целом, при рассмотрении результатов корреляционного анализа обращают на себя внимание следующие признаки: длина генеративного побега, длина междоузлия, число листьев на побеге, длина соцветия и число цветков в нём, длина и ширина листовой пластины, длина центрального сегмента средней лопасти, а также максимальная ширина средней лопасти.

Как отмечалось ранее, при выборе ключевых параметров следует учитывать биолого-экологические свойства видов. Поэтому предпочтение следует отдавать экологическим, эколого-биологическим и биологическим системным индикаторам.

По результатам исследования структуры морфологической изменчивости из признаков, выделенных в корреляционном анализе в группу эколого-биологических системных индикаторов, т.е. признаков, отражающих согласованную изменчивость особей в неоднородной среде, попала длина междоузлия. Остальные признаки (длина генеративного побега, число листьев на побеге, длина соцветия и число цветков в нём, длина и ширина листовой пластины, длина центрального сегмента средней лопасти, а также максимальная ширина средней лопасти) относятся к биологическим системным индикаторам – параметрам, которые в меньшей степени зависят от условий среды, но обладают общей согласованной изменчивостью, являясь при этом ключевыми для всей морфологической структуры особи.

На основании факторного анализа выявлено, что наибольшую положительную нагрузку (0,7–0,8) на первые две компоненты имели: по первой компоненте – длина генеративного побега, длина соцветия, длина и ширина листовой пластины, максимальная ширина средней лопасти, длина центрального сегмента средней лопасти; по второй – диаметр куста и число листьев на генеративном побеге.

Таким образом, для окончательного анализа нами были выбраны следующие морфологические характеристики: длина генеративного побега, число листьев на последнем, длина соцветия, длина и ширина листовой пластины, длина центрального сегмента средней лопасти, а также максимальная ширина средней лопасти. Данный детерминирующий комплекс признаков, по нашему мнению, в полной

мере характеризует развитие растений *D. puniceum* и достаточен для описания виталитетной структуры изученных ЦП.

В четырёх ЦП (Bsk, Elt, Pld, Pol) *D. puniceum* безоговорочно доминирующей была группа среднего класса виталитета, лишь в ЦП Gru преобладала группа наивысшего класса. Стоит отметить, что данная ЦП при визуальной оценке разительно отличалась по развитию количественных морфологических характеристик от остальных – высотой растения, развитием соцветий, а также значительной развитостью листовых пластин, что объясняется особенностями места произрастания растений данной ЦП. Немногим большее количество, относительно других ЦП, растений низшего класса виталитета отмечены для ЦП Pld (рис. 1). По критерию IVC наибольшей жизненностью отличалась указанная ЦП Gru, на втором месте по этому коэффициенту находилась ЦП Elt, индексы остальных (Bsk, Pld, Pol) незначительно отличались друг от друга, варьируя в пределах от 0,85–0,89 (табл.). Таким образом, больше половины исследованных ЦП имели коэффициенты виталитета ниже единицы – они находятся в критическом состоянии и, скорее всего, без дополнительных мер по их охране и восстановлению не имеют шансов на дальнейшее существование.

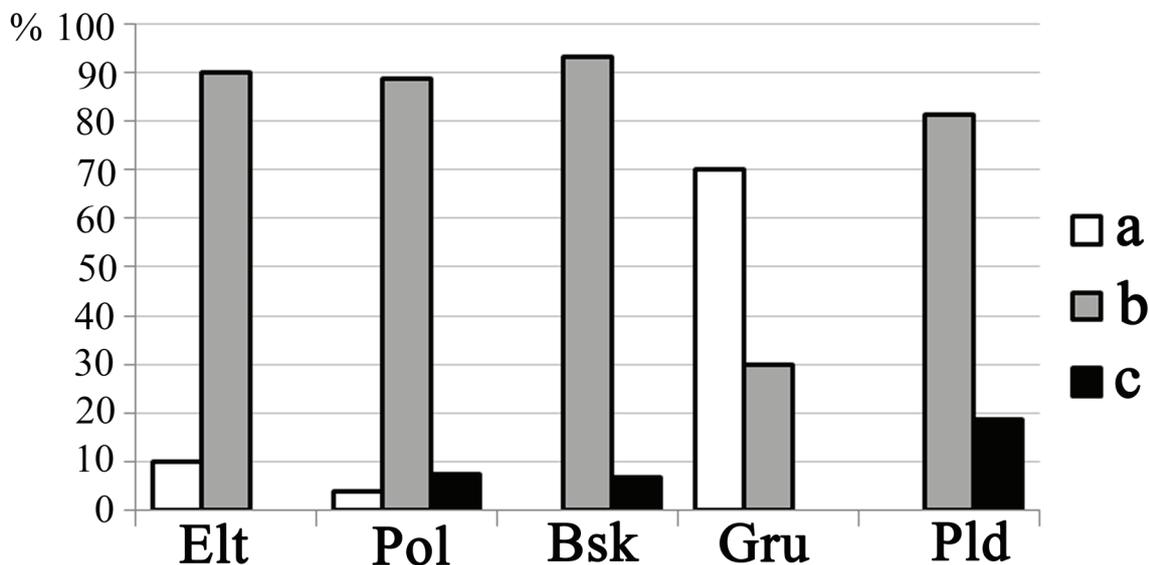


Рис. 1. Виталитетные спектры ценопопуляций *Delphinium puniceum*. По оси абсцисс – процентное выражение классов виталитета – высшего (a), среднего (b) и низшего (c); по оси ординат – обозначения ценопопуляций.

Таблица

Виталитетные структура *Delphinium puniceum*

Ценопопуляция	Год	a	b	c	IVC
Elt	2018	6,67	93,33	0,00	1,04
Pol	2018	0,00	92,59	7,41	0,89
Bsk	2018	0,00	93,10	6,90	0,87
Gru	2019	70,00	30,00	0,00	1,33
Pld	2019	0,00	81,48	18,52	0,85

Примеч.: классы виталитета – высший (a), средний (b) и низший (c), %; IVC – индекс виталитета.

Индекс размерной пластичности *D. puniceum* – 1,56 и был гораздо ниже пластичности рудеральных травянистых растений: для циклахены дурнишниковидной ISP – 4,95, для лебеды татарской – 6,28. Однако данная величина согласуется с таковыми для редких травянистых растений, так ISP для

Tulipa gesneriana L. – 1,9, а для *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. – 1,31 (Ишбирдин и др., 2005; Кашин и др., 2016).

У *D. puniceum* при нарастании стресса происходит сначала ослабление, а затем усиление взаимообусловленности в развитии структур растения, иными словами, наблюдается чередование сначала стрессовой, а потом – защитной компонент в онтогенетической стратегии (рис. 2).

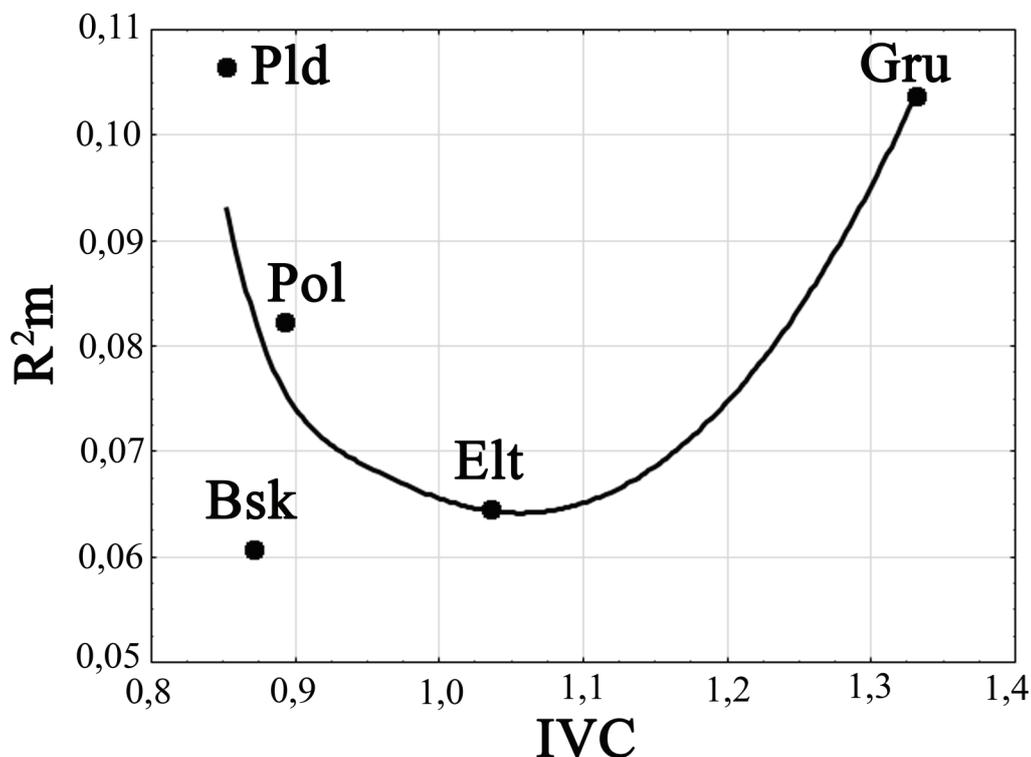


Рис. 2. Онтогенетическая стратегия *Delphinium puniceum*. По оси абсцисс – индекс виталитета (IVC); по оси ординат – коэффициент детерминации (R^2m).

Благодарности. Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 18–34–00061.

ЛИТЕРАТУРА

- Злобин Ю. А., Скляр В. Г., Клименко А. А.** Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения. – Сумы: Университетская книга, 2013. – 439 с.
- Ишбирдин А. Р., Ишмуратова М. М., Журнова Т. В.** Стратегии жизни ценопопуляции *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. На территории Башкирского государственного заповедника // Вестн. Нижегородского ун-та им. Н. И. Лобачевского. Сер. Биология, 2005. – Вып. 1. – С. 85–98.
- Кашин А. С., Петрова Н. А., Шилова И. В.** Особенности экологической стратегии *Tulipa gesneriana* L. (Liliaceae, Liliopsida) // Поволж. экол. журн, 2016. – № 2. – С. 209–221.
- Кашин А. С., Петрова Н. А., Шилова И. В.** Структура морфологической изменчивости и виталитета в популяциях *Tulipa gesneriana* L. Нижнего Поволжья и прилегающих территорий // Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. Сер. Химия. Биология. Экология, 2017. – Т. 17, вып. 1. – С. 103–110.
- Куваев В. Б.** Живокость пунцовая – *Delphinium puniceum* Pall. // Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). – М.: Тов-во научн. изданий КМК, 2008. – С. 481–482.
- Пархоменко В. М., Кашин А. С.** Состояние ценопопуляций *Hypericum perforatum* L. в Саратовской области: изменчивость морфометрических признаков и стратегия выживания // Растительные ресурсы, 2011. – Т. 47, вып. 4. – С. 1–18.
- Реброва О. Ю.** Статистический анализ медицинских данных. Применение пакета прикладных программ STATISTICA. – М.: Медиа Сфера, 2006. – 312 с.

Ростова Н. С. Корреляции: структура и изменчивость. – СПб.: Изд-во С.-Петербург. ун-та, 2002. – 308 с.

Цвелев Н. Н. О некоторых родах семейства лютиковых (Ranunculaceae) в Восточной Европе // Бот. журн., 1996. – Т. 81, вып. 12. – С. 112–122.

Цвелев Н. Н. Род 10. Живокость – *Delphinium* L. // Флора Восточной Европы. – СПб: Мир и семья; Издательство СПХФА, 2001. – Т. 10 – С. 66–74.

Finot V. L., Soreng R. J., Giussani L. M., Muñoz R. G. A multivariate morphometric delimitation of species boundaries in the South American genus *Nicoraepoa* (Poaceae: Pooideae: Poaeae) // Pl. Syst. Evol., 2018. – Vol. 304. – Pp. 679–697.

Sharma S. K., Pandit M. K. A morphometric analysis and taxonomic study of *Panax bipinnatifidus* Seem. (Araliaceae) species complex from Sikkim Himalaya, India // Pl. Syst. Evol., 2011. – Vol. 297. – Pp. 87–98. **Torrecilla P., Acedo C., Marques I., Diaz-Perez A. J., Lopez-Rodriguez J. A., Mirones V., Sus A., Llamas F., Alonso A., Perez-Collazos E., Viruel J., Sahuquillo Sancho M. D., Komac B., Manso J. A., Segarra-Moragues J. G., Draper D., Villar L., Catalan P.** Morphometric and molecular variation in concert: taxonomy and genetics of the reticulate Pyrenean and Iberian alpine spiny fescues (*Festuca eskia* complex Poaceae) // Bot. J. Linn. Soc., 2013 – Vol. 173. – Pp. 676–706.