

Анализ морфологической изменчивости трёх видов рода *Colchicum* s. l. Европейской России

Analysis of morphological variability of three species from the genus *Colchicum* s. l. in European Russia

Епифанов В. С., Кондратьева А. О.

Epifanov V. S., Kondrateva A. O.

Саратовский национальный исследовательский государственный университет имени Н. Г. Чернышевского, г. Саратов, Россия
E-mail: epifanov.v2015@yandex.ru
Saratov State University, Saratov, Russia

Реферат. Род *Colchicum* s. l. включает около 160 видов, а *sensu stricto* около 80. Это связано, прежде всего, с тем, что результаты молекулярно-генетических исследований последнего времени дали основания для пересмотра объёма рода. В данной работе представлены результаты анализа морфологической изменчивости количественных и качественных показателей у трёх видов *Colchicum* s. l. с использованием метода неметрического многомерного шкалирования (Non-metric multidimensional scaling, nMDS). При этом в анализ взяты два вида *Colchicum*, традиционно относимых к этому роду в понимании *sensu stricto* (*C. laetum* L., *C. ancyrense* B. L. Burtt.) и один вид – включённый в этот род в понимании *sensu lato*, а до этого понимаемый в качестве представителя самостоятельного рода *Bulbocodium* (*C. bulbocodium* subsp. *versicolor* (Ker Gawl.) K. Perss.). Впервые проведено сравнение уровня изменчивости этих видов по 32 качественным и количественным морфологическим признакам, включая таксономически значимые. При ординации методом nMDS особи трех исследованных видов хорошо разделились между собой. Более ярко выражено разделение по количественным признакам. Парные сравнения показали, что *C. ancyrense* имеет минимальное сходство с двумя другими видами. Наиболее полиморфным оказался *C. bulbocodium* subsp. *versicolor*. Вероятно, это связано с более широким ареалом, пересекающимся с видом *C. laetum*. Популяции *C. ancyrense* гораздо лучше разделены между собой, чем виды, ранее относящиеся к самостоятельным родам – *C. laetum* и *C. bulbocodium* subsp. *versicolor*. Предполагается, что в пространственном распределении морфологической изменчивости исследованных видов существенная роль принадлежит биогеографическим факторам. Полученные результаты служат дополнительным аргументом в пользу справедливости объединения *Colchicum* и *Bulbocodium* в один род *Colchicum* s.l. Коэффициент детерминации морфологических признаков, показал, что наиболее объясняющими выявленный диапазон изменчивости количественных показателей являются: высота растения, длина трубки цветка, длина тычиночных нитей, число листьев, длина отгиба листочка околоцветника, число столбиков, длина листа; качественными: форма верхушки столбика, положение рыльца, толщина столбиков, срастание ноготков.

Ключевые слова. Линейная морфометрия, морфологическая изменчивость, *Colchicum laetum*, *Colchicum ancyrense*, *Colchicum bulbocodium* subsp. *versicolor*.

Summary. The genus *Colchicum* s. l. has about 160 species, and *sensu stricto* about 80. First of all, it is due to the fact that the results of recent molecular genetic studies have given grounds for revising the size of the genus.

This paper presents the results of morphological variability analysis of quantitative and qualitative parameters in three species of *Colchicum* s. l. using non-metric multidimensional scaling (nMDS). At the same time, two species of *Colchicum*, traditionally attributed to this genus *sensu stricto* (*C. laetum* L., *C. ancyrense* B. L. Burtt.) and one species included in this genus in the sense of *sensu lato*, and previously understood as a representative of the independent genus *Bulbocodium* (*C. bulbocodium* subsp. *versicolor* (Ker Gawl.) K. Perss.) were taken into analysis. For the first time, the level of morphological variability of the three studied species was compared for 32 qualitative and quantitative morphological characters, including taxonomically significant ones. In ordination using the nMDS method, individuals of three studied species were well separated from each other. The division according to quantitative characteristics was more pronounced. Pairwise comparisons showed that *C. ancyrense* had minimal similarity to the other two species. The most polymorphic was *C. bulbocodium* subsp. *versicolor*. This is likely due to the wider range overlapping with *C. laetum*. Populations of *C. ancyrense* was better separated from each other than the species that previously belonged to independent genera – *C. laetum* and *C. bulbocodium* subsp. *versicolor*. It is assumed that biogeographical factors play a significant role in the

spatial distribution of morphological variability of studied species. The results obtained serve as additional argument in favor of validity combining of *Colchicum* and *Bulbocodium* into one genus *Colchicum* s. l. The coefficient of determination of 32 morphological features revealed that the most quantitative indicators explaining the observed pattern of variability are: plant height, tube length, length of stamens filaments, number of leaves, length of perianth lobes, number of columns, leaf length; qualitative: column tip, stigma position, column thickness, marigold fusion.

Key words. *Colchicum ancyrense*, *Colchicum bulbocodium* subsp. *versicolor*, *Colchicum laetum*, linear morphometry, morphological variability

Введение. Род *Colchicum* s. l. включает около 160 видов, а *sensu stricto* около 80 (Oganezova, 2000). Уже этот разброс представлений о числе видов в роде указывает на большое число нерешённых вопросов в отношении его таксономической структуры. Связано это, прежде всего, с проблемой современного понимания критериев понятия «род». Очень красноречиво это видно на примере комплекса близких родов *Colchicum*, *Merendera*, *Bulbocodium*, *Androcymbium*. Эти таксоны некоторыми авторами объединяются в один род *Colchicum* s. l. Основанием для подобного понимания объёма рода служат результаты молекулярно-генетических исследований последнего времени (Vinnersten, Manning, 2007).

Проблема определения границ рода и границ таксонов иного ранга отнюдь не нова. Её решение лежит как в области практической ботаники, разработанной ещё К. Линнеем, так и в плоскости философских категорий прерывности и непрерывности процессов эволюционных преобразований живого (Оганезова, 2019).

Русское название рода *Colchicum* – Безвременник – отражает особенности жизненного цикла этих растений. Сезонное развитие у представителей этого рода зачастую отличается от типичного для травянистых многолетников. У многих видов рода, в частности у *C. laetum* L., листья отрастают весной одновременно с плодами, затем листья отмирают, а цветки распускаются осенью при отсутствии листьев. У других видов рода, в частности у *C. ancyrense* B. L. Burt и *C. bulbocodium* subsp. *versicolor* (Ker Gawl.) K. Perss., напротив, цветки появляются весной одновременно с листьями, плодоношение наступает в апреле – мае (Сагалаев, Шанцер, 2006).

В данной работе проведен морфометрический анализ представителей трёх видов рода *Colchicum* s. l. – *C. laetum*, *C. ancyrense*, *C. bulbocodium* subsp. *versicolor* Европейской России.

Цель работы заключалась в выявлении межвидовой морфологической изменчивости внутри рода *Colchicum* s. l. Европейской России по результатам анализа 32 качественных и количественных признаков, определении степени значимости тех или иных признаков, отвечающих за обособление видов.

Материалы и методы. Морфологическую изменчивость количественных и качественных признаков растений выявляли в течение 2020–2023 гг. у трёх выше указанных видов рода *Colchicum* s. l. Морфологические характеристики для поддержания единообразия в оценке, учитывались среди растений генеративного состояния (Sharma, Pandit, 2011).

Исследования проводились в 10 популяциях *C. laetum* из Волгоградской обл., Ставропольского края и Республики Калмыкия; 4 популяциях *C. ancyrense* полуострова Крым; 18 популяциях *C. bulbocodium* subsp. *versicolor* из Волгоградской, Воронежской, Саратовской, Тамбовской областей (табл. 1). В каждой популяции морфометрические показатели измерялись у 30 растений. Если в популяции количество генеративных особей было меньше 30, то производились промеры имеющегося количества растений. Всего в анализе были задействованы 969 растений.

Таблица 1

Местоположение исследованных популяций трёх видов рода *Colchicum* s. l.

Код популяции	Координаты		Географическое расположение
	Широта	Долгота	
Klb	49.01559	44.19995	Волгоградская обл., Городищенский р-н, окр. с. Котлубань
Bel	48.38049	43.64795	Волгоградская обл., Калачёвский р-н, окр. х. Белоглинский
Wod	47.97566	43.42131	Волгоградская обл., Октябрьский р-н, окр. х. Водянский
Aks	47.92638	43.89695	Волгоградская обл., Октябрьский р-н, окр. с. Аксай
Abg	48.05287	44.15841	Волгоградская обл., Октябрьский р-н, окр. с. Абганерово

Код популяции	Координаты		Географическое расположение
	Широта	Долгота	
Erg	46.98703	44.37356	Р. Калмыкия, Кетченеровский р-н, окр. п. Ергенинский
Ket	47.17955	44.34176	Р. Калмыкия, Кетченеровский р-н, окр. с. Кетченеры
Ash	47.36396	44.42502	Р. Калмыкия, Сарпинский р-н, окр. п. Аршань-Зельмень
Tro	46.55786	44.27310	Р. Калмыкия, Целинный р-н, окр. с. Троицкое
Nad	44.53664	41.41764	Ставропольский край, Кочубеевский р-н, окр. с. Надзорное
Sve	45.31200	42.90948	Ставропольский край, Петровский р-н, окр. г. Светлограда
Alx	45.63005	33.70740	Р. Крым, Первомайский р-н, окр. с. Алексеевка
Blk	44.49674	33.60584	Р. Крым, Севастопольский р-н, окр. г. Балаклава, гора Крепостная
Bog	44.85584	35.06432	Р. Крым, Судакский р-н, окр. с. Богатовка
Kok	44.96260	35.20385	Р. Крым, окр. г. Коктебель
Dob	50.38334	45.45577	Волгоградская обл., Камышинский р-н, окр. с. Верхняя Добринка
Kot	50.18816	44.53865	Волгоградская обл., Котовский р-н, окр. х. Попки
Nech	50.36596	41.7291	Волгоградская обл., Нехаевский р-н, окр. ст. Нехаевская
Val	50.37181	46.40454	Волгоградская обл., Старополтавский р-н, окр. с. Валуевка
Ekt	50.10709	39.32205	Воронежская обл., Рассошанский р-н, окр. с. Екатериновка
Kri	49.71678	40.60508	Воронежская обл., Богучарский р-н, окр. с. Криница
Per	50.31216	40.69651	Воронежская обл., Калачеевский р-н, окр. с. Переволочное
Elv	51.09143	43.66314	Саратовская обл., Самойловский р-н, окр. с. Еловатка
Eng	51.19001	46.06225	Саратовская обл., Энгельский р-н, окр. с. Красноармейское
Eng-1	51.20934	46.56749	Саратовская обл., Энгельский р-н, окр. п. Прилужный
Krm-1	51.15153	45.49248	Саратовская обл., Красноармейский р-н, окр. с. Паницкое, площадка 1
Krm-2	51.14285	45.50041	Саратовская обл., Красноармейский р-н, окр. с. Паницкое, площадка 2
Kur	51.68612	45.76315	Саратовская обл., Татищевский р-н, окр. ж/д ст. Курдюм
Rvn	50.71128	46.11988	Саратовская обл., Ровенский р-н, окр. п. Лиманный
Srt	51.36532	45.80941	Саратовская обл., Саратовский р-н, окр. п. Красный Текстильщик
Tat-1	51.66334	45.7461	Саратовская обл., Татищевский р-н, окр. с. Широкое
Krl	52.00021	41.26578	Тамбовская обл., Токарёвский р-н, окр. д. Красные Лужки
Pkr	52.38308	42.71713	Тамбовская обл., Инжавинский р-н, окр. д. Покровка, «Воронинский заповедник»

Учитывали 13 количественных показателей: высоту растения, число цветков, число листьев, длину и ширину листа, длину и диаметр трубки, длину и ширину долей околоцветника, число жилок на долях околоцветника, длину тычиночных нитей, длину пыльников, число столбиков.

Кроме этого, анализировались 19 качественных признаков: окраска цветка, форма и характер края листовой пластинки, форма верхушки листа, срастание ноготков, форма отгиба листочка околоцветника, форма верхушки долей околоцветника, опушение внутренней стороны долей околоцветника, наличие зубцов при основании отгиба, толщина и опушение тычиночных нитей, форма, цвет, окаймление и наличие придатков у пыльников, отношение длины столбиков к длине тычинок, толщина и форма верхушки столбика, положение рыльца.

Ординация проводилась методом неметрического многомерного шкалирования (nMDS) на основе матрицы дистанций Говера.

Перед проведением анализа имеющиеся немногочисленные пропуски данных были заменены средним значением по генеральной совокупности отдельных признаков. Расчёты и визуализацию результатов проводили в R ver. 4.3.2 (R Core Team. URL: <http://www.R-project.org/>).

Результаты и их обсуждения. Ординация методом nMDS (рис. 1) демонстрирует хорошее разделение облаков рассеяния точек, соответствующих образцам тех или иных из исследованных видов. Максимальный разброс характерен для точек *C. bulbocodium* subsp. *versicolor*. Вдоль первой оси в области отрицательных значений расположились в основном точки, отвечающие образцам *C. laetum* и *C. ancyrense*. Преимущественно к правой части области ординации приурочено большинство точек, соответствующих образцам *C. bulbocodium* subsp. *versicolor*. К левой верхней части области ординации с явным отграничением от других приурочены особи вида *C. ancyrense*, причём с хорошим разделением исследованных популяций этого вида между собой. Обращает на себя внимание тот факт, что популяции *C. ancyrense* гораздо лучше разделены между собой, чем виды, ранее относящиеся к самостоятельным родам – *C. laetum* и *C. bulbocodium* subsp. *versicolor*. Облака рассеяния последних двух видов не разделяются друг с другом, в то время как облако рассеяния *C. ancyrense* расположилось в верхней левой части области ординации, а облако рассеяния *C. laetum* – в левой нижней части области ординации на значительном расстоянии от облака рассеяния, соответствующего образцам *C. ancyrense*. При этом географически исследованные популяции *C. ancyrense* расположены на полуострове Крым на значительном отдалении от ареала остальных двух исследованных видов. Последние географически существенно ближе друг к другу, и ареалы их значительно перекрываются в Правобережье Волгоградской области и западнее. Это может указывать на существенную роль биогеографических факторов в пространственном распределении морфологической изменчивости исследованных видов и служить дополнительным аргументом в пользу справедливости объединения двух ранее самостоятельных родов *Colchicum* и *Bulbocodium* в один род *Colchicum* s. l.

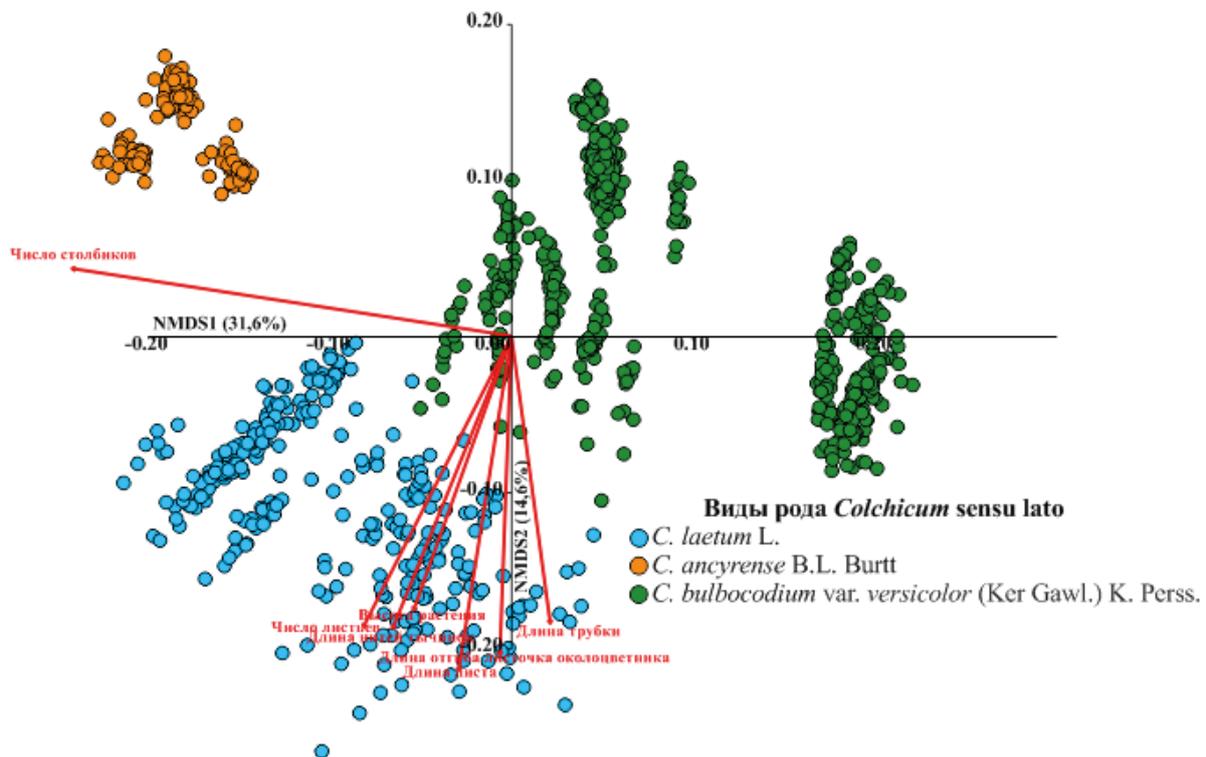


Рис. 1. Ординация методом nMDS: распределение точек, отвечающих особям трёх видов рода *Colchicum* в пространстве главных осей изменчивости.

Коэффициент детерминации (табл. 2, 3), рассчитанный для 32 морфологических количественных и качественных признаков, выявил, что наиболее объясняющими наблюдаемый диапазон изменчивости (0,4564–0,6448) количественными показателями являются высота растения, длина трубки, длина нитей тычинок, число листьев, длина долей околоцветника, число столбиков, длина листа. По качественным показателям (табл. 3) максимальные значения (0,4387–0,5109) имеют такие признаки, как форма верхушки столбика, положение рыльца, толщина столбиков, срастание ноготка.

Таблица 2

Коэффициенты детерминации морфологических количественных параметров трех видов рода *Colchicum* s. l.

Признак	R2	Pr(>r)
Высота растения, см	0,4564	0,001
Число цветков, шт	0,0994	0,001
Число листьев, шт	0,5474	0,001
Длина листа, см	0,6448	0,001
Ширина листа, мм	0,3914	0,001
Длина трубки, мм	0,4740	0,001
Диаметр трубки, мм	0,0192	0,001
Длина отгиба листочка околоцветника, мм	0,5784	0,001
Ширина отгиба листочка околоцветника, мм	0,3720	0,001
Число жилок на долях околоцветника, шт.	0,1457	0,001
Длина нитей тычинок, мм	0,5295	0,001
Длина пыльников, мм	0,3395	0,001
Число столбиков, шт.	0,6064	0,001

Примеч.: полужирным шрифтом показаны признаки, где $R2 > 0,4$, т. е. наиболее объясняющие наблюдаемый паттерн изменчивости (тоже в табл. 3)

Таблица 3

Коэффициенты детерминации морфологических качественных параметров трех видов рода *Colchicum* s. l.

Признак	R2	Pr(>r)
Окраска цветков	0,1980	0,001
Форма листовой пластинки	0,2673	0,001
Характеристика края листовой пластинки	0,0000	1,000
Форма верхушки листа	0,0000	1,000
Срастание ноготков	0,5109	0,001
Форма отгиба листочка околоцветника	0,1856	0,001
Форма верхушки долей околоцветника	0,3298	0,001
Опушение внутренней стороны долей околоцветника	0,0000	1,000
Наличие зубцов при основании отгиба	0,1779	0,001
Толщина нитей тычинок	0,3508	0,001
Опушение нитей тычинок	0,0000	1,000
Форма пыльников	0,1403	0,001
Цвет пыльников	0,2746	0,001
Окаймление пыльников	0,0000	1,000
Наличие придатков у пыльников	0,0000	1,000
Отношение длины столбиков к длине тычинок	0,0484	0,001
Толщина столбиков	0,4727	0,001
Форма верхушки столбика	0,4387	0,001
Положение рыльца	0,4472	0,001

По количественным морфологическим параметрам особи *C. laetum* в большинстве своём превосходили особей двух других видов по большинству признаков (табл. 4). По высоте растений наиболее низкорослыми оказались особи *C. ancyrense*. Наиболее высокими были растения *C. laetum*. По числу цветков, приходящихся на одно растение, выделялся *C. laetum*. Минимальное число листьев наблюдалось у *C. ancyrense*. Число жилок на долях околоцветника являлся единственным признаком, где большее значение имел *C. ancyrense*. Наибольшая длина и ширина листа; длина и диаметр трубки; длина и ширина долей околоцветника; длина нитей тычинок встречались у *C. laetum* (табл. 4).

Таблица 4

Описательная статистика морфометрических количественных параметров трех видов растений рода *Solchicum* s. l.

Вид	Высота растения, см	Число цветков, шт	Число листьев, шт	Длина листа, см	Ширина листа, мм	Длина трубки, мм	Диаметр трубки, мм	Длина отгиба листочка околоцветника, мм	Ширина отгиба листочка околоцветника, мм	Число жилок на долях околоцветника, шт.	Длина нитей тычинок, мм	Длина пыльников, мм	Число столбиков, шт.
<i>C. laetum</i>	3,50– (9,00– 14,95)– 26,20	1,00– (1,00– 2,00)–5,00	3,00– (4,00– 5,00)– 10,00	3,50– (10,00– 14,20)– 19,10	4,82– (8,85– 13,10)– 25,27	10,76– (32,84– 50,80)– 82,12	0,39– (1,42– 2,08)– 20,80	21,95– (33,77– 40,73)– 52,92	4,56– (8,93– 13,11)– 21,25	8,00– (11,00– 13,00)– 18,00	7,99– (14,17– 18,41)– 26,10	1,68– (4,23– 5,90)– 10,91	3,00– (3,00– 3,00)–3,00
<i>C. ancyurense</i>	1,00– (2,57– 4,00)–5,50	1,00– (1,00– 1,00)–4,00	2,00– (3,00– 3,00)–4,00	0,41– (0,88– 1,50)–2,92	1,16– (2,57– 3,88)–6,91	4,28– (11,40– 20,76)– 27,54	0,90– (1,35– 1,91)–8,75	9,75– (14,94– 19,78)– 23,20	5,38– (6,87– 8,36)– 10,19	9,00– (11,00– 14,00)– 21,00	2,41– (5,01– 6,24)–9,99	1,44– (3,37– 4,29)–8,14	3,00– (3,00– 3,00)–3,00
<i>C. bulbocodium</i> var. <i>versicolor</i>	3,00– (5,50– 8,50)– 15,50	1,00– (1,00– 2,00)–4,00	3,00– (3,00– 3,00)–9,00	1,00– (4,50– 8,00)– 15,50	2,03– (6,16– 10,27)– 20,00	10,05– (23,58– 41,49)– 80,00	0,18– (1,37– 2,31)–5,94	3,00– (5,50– 8,50)– 15,50	1,00– (1,00– 2,00)–4,00	3,00– (3,00– 3,00)–9,00	1,00– (4,50– 8,00)– 15,50	2,03– (6,16– 10,27)– 20,00	1,00– (1,00– 1,00)–1,00

Заключение. При ординации методом nMDS особи трех исследованных видов хорошо разделяются по морфологическим признакам. Более ярко выражено разделение по количественным признакам. Парные сравнения показали, что *C. ancurense* имеет минимальное сходство с двумя другими видами. Наиболее полиморфным оказался *C. bulbocodium* var. *versicolor*. Вероятно, это связано с более широким ареалом, пересекающимся с видом *C. laetum*. Предполагается, что в пространственном распределении морфологической изменчивости исследованных видов рода существенная роль принадлежит биогеографическим факторам. Полученные результаты могут служить дополнительным аргументом в пользу объединения *Bulbocodium* с *Colchicum* в один род.

ЛИТЕРАТУРА

- Оганезова Г. Г.** Проблемы рода *Colchicum* L. *Colchicum sensu lato* или *Colchicum sensu stricto* в свете категорий прерывности и непрерывности. – Ереван: НАН РА, Институт ботаники им. А. Тахтаджяна, 2019. – 176 с.
- Сагалаев В. А., Шанцер И. А.** Сем. 36. Colchicaceae DC. – Безвременниковые // Флора Нижнего Поволжья. – М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2006. – Т. 1 – С. 331–333.
- Оганезова Г. Г.** Anatomy and systematics of some *Colchicum* species from Armenia // Bot. Chron., 2000. – Vol. 13. – P. 217–227.
- R Core Team* R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing // R Core Team. URL: <http://www.R-project.org/> (Accessed 11 December 2022).
- Sharma S. K., Pandit M. K.** A morphometric analysis and taxonomic study of *Panax bipinnatifidus* Seem. (Araliaceae) species complex from Sikkim Himalaya, India // Plant Syst. Evol., 2011. – Vol. 297. – P. 87–98. DOI: 10.1007/s00606-011-0501-8.
- Vinnersten A., Manning Jo.** A new classification of Colchicaceae // Taxon, 2007. – Vol. 56. – P. 171–178.