

СООБЩЕНИЯ

**ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ
ВИДОВ *DELPHINIUM* (RANUNCULACEAE)
ЮГО-ВОСТОКА ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ**

© 2019 г. А. С. Кашин^{1,*}, А. В. Богослов¹, И. В. Шилова¹,
Т. А. Крицкая¹, А. С. Пархоменко¹, Л. В. Гребенюк¹, Н. А. Петрова¹

¹ Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского
ул. Астраханская, 83, Саратов, 410012, Россия

*e-mail: kashinas2@yandex.ru

Поступила в редакцию 01.03.2019 г.

После доработки 26.06.2019 г.

Принята к публикации 02.07.2019 г.

На основе дисперсионного, кластерного и факторного анализов 61 качественных и количественных морфологических признаков образцов 16 популяционных выборок из пяти таксонов *Delphinium* L. Нижнего Поволжья и прилегающих территорий выделены группы, на которые подразделяются образцы, и основные признаки, по которым таксоны дифференцируются. Все указанные методы анализа достоверно подразделяют исследованные образцы на две группы. Одна группа включает все образцы *D. puniceum* Pall. и *D. sergii* Wissjul., вторая – все образцы трех прочих таксонов: *D. duhmbergii* Huth, *D. litwinowii* Sambuk и *D. pubiflorum* (DC.) Turcz. ex Huth. Внутри каждой из этих двух групп выделение таксонов видового ранга не столь отчетливо. Наименьшее число различий имеют образцы *D. litwinowii* и *D. pubiflorum*. Разделение образцов таксонов *D. puniceum* и *D. sergii* одних и тех же популяций в существенной степени зависит от погодных условий конкретного года наблюдений. При сравнении распределения облаков рассеяния точек выборочных совокупностей в пространстве главных компонент и географического распределения мест произрастания популяций исследованных таксонов показано, что распределение облаков рассеяния точек в факторном пространстве соответствует градиенту континентальности климата на исследованной территории. Сделан вывод о том, что выявленная морфологическая вариабельность среди исследованных таксонов рода связана, скорее всего, с градиентом показателей регионального климата юго-востока европейской части России.

Ключевые слова: *Delphinium* L., Ranunculaceae, виды, популяции, морфологическая изменчивость, таксономическая структура

DOI: 10.1134/S0006813619070056

Дельфиниум (*Delphinium* L.) – род преимущественно многолетних (реже однолетних) травянистых растений семейства лютиковые (Ranunculaceae), насчитывающий около 300 видов, распространенных в умеренно теплых и субтропических областях Северного полушария, а отчасти в горных районах тропиков (Tzvelev, 2001).

Отдельные таксоны рода, такие как *D. elatum* L., *D. dictyocarpum* DC. или *D. cuneatum* Steven ex DC., имеют весьма обширные ареалы, как естественные, так и культурные. Это служит причиной высокой морфологической изменчивости растений у них в пределах ареалов (Maljutin, 1973, 1984). В таком случае целая группа близкородственных таксонов с не всегда четкой экологической и географической дифференциацией, об-

разующих, как полагают, на стыке ареалов переходные формы, рядом исследователей принимаются за один вид (Tutin et al., 1993; Fedorov, 2003; Didukh et al., 2004; Davydov, 2014). Например, Н.И. Фёдоров (Fedorov, 2003) характеризует такие группы как сингамеоны в понимании В. Гранта (Grant, 1957, 1981) или Р.В. Камелина (Kamelin, 2009). Однако другие авторы (Tzvelev, 1996, 2001; Maevsky, 2014), напротив, считают таксоны подобных комплексов самостоятельными видами, объединяя в группы, называя последние “агрегатами”.

Для Восточной Европы Н.Н. Цвелёв (Tzvelev, 1996, 2001) указывает 19 видов. Из них 15 он относит к секции *Delphinastrum* DC. и четыре вида – к секции *Diedropetala* Huth. В секции *Delphinastrum* им выделены четыре группы: 1. *D. aggr. elatum* L. с пятью видами (*D. elatum* s. str., *D. alpinum* Waldst. et Kit., *D. cryophilum* Nevski, *D. nacladense* Zapal., *D. villosum* Stev. ex DC.), 2. *D. aggr. cuneatum* Stev. ex DC. с четырьмя видами (*D. cuneatum* s. str., *D. subcuneatum* Tzvel., *D. litwinowii* Sambuk, *D. duhmbergii* Huth), 3. *D. aggr. dictyocarpum* DC. с четырьмя видами (*D. pubiflorum* (DC.) Turcz. ex Huth, *D. dictyocarpum* s. str., *D. cyananthum* Nevski, *D. uralense* Nevski), 4. *D. aggr. cheilantum* Fisch. с двумя видами (*D. middendorffii* Trautv., *D. grandiflorum* L.). В секции *Diedropetala* Huth он объединяет в группу *D. aggr. fissum* Waldst. et Kit. три вида (*D. leuocarpum* Huth, *D. pallasii* Nevski, *D. sergii* Wissjul.), оставляя самостоятельным, хорошо от них отличимый *D. puniceum* Pall.

При таком понимании объема видов в Среднем и Нижнем Поволжье (Ульяновская, Пензенская, Самарская, Саратовская, Волгоградская, Астраханская области, Республика Калмыкия) и прилегающих регионах (Республика Мордовия, Тамбовская, Воронежская, Ростовская, Оренбургская области) встречается 10 видов из рода *Delphinium*. Из секции *Delphinastrum* полностью представлена группа *D. aggr. cuneatum*: *D. cuneatum* s. str., *D. subcuneatum*, *D. litwinowii*, *D. duhmbergii*; более половины видов из группы *D. aggr. dictyocarpum*: *D. pubiflorum*, *D. dictyocarpum*, *D. uralense*; один вид из группы *D. aggr. elatum*: *D. elatum* s. str. Из секции *Diedropetala* встречаются два вида – *D. sergii* из группы *D. aggr. fissum* и *D. puniceum* (Tzvelev, 2001).

Однако при работе с гербарными сборами из Саратовской обл. мы столкнулись с целым рядом сложностей и разночтений в интерпретации их видовой принадлежности (Shilova et al., 2016). По результатам анализа было установлено, что *D. pubiflorum* распространен по территории Саратовской обл. гораздо шире, чем считалось ранее, причем многие из сборов определялись ранее как *D. elatum*, *D. dictyocarpum*, *D. cuneatum* или *D. duhmbergii*. Единичные образцы *D. dictyocarpum* и *D. elatum* имеют сомнительное происхождение и, вероятно, по этим соображениям А.Г. Еленевский с соавт. в своих работах (Elenevsky et al., 2008, 2009) проигнорировали их. Не меньше противоречий и нестыковок обнаружено и при определении гербарных сборов из соседних с Саратовской обл. регионов (Волгоградской, Воронежской, Пензенской, Самарской, Тамбовской, Ульяновской областей и Республики Мордовия) и примерно с тем же характером разночтений и многочисленных ревизий (Shilova et al., 2019). Все это указывает на то, насколько запутанной оказывается ситуация с определением видовой принадлежности и встречаемости тех или иных таксонов во флоре Саратовской области и прилегающих территорий из-за отсутствия четких морфологических критериев отнесения образцов к тому или иному таксону, присутствия отдельных таксономически значимых признаков разных таксонов у одного образца и неоднозначности представлений о таксономической структуре рода, по крайней мере, в отдельных ее составляющих.

В этой связи целью нашего исследования было изучение морфологической изменчивости популяций пяти таксонов рода *Delphinium*, произрастающих в пределах Ульяновской, Саратовской, Волгоградской, Астраханской, Воронежской, Пензенской и Тамбовской областей (рис. 1). В задачи исследования входило: выявление диапазона изменчивости морфологических (прежде всего, считающихся в отечественной флористике видоспецифичными) признаков у растений в популяциях таксонов; уточнение

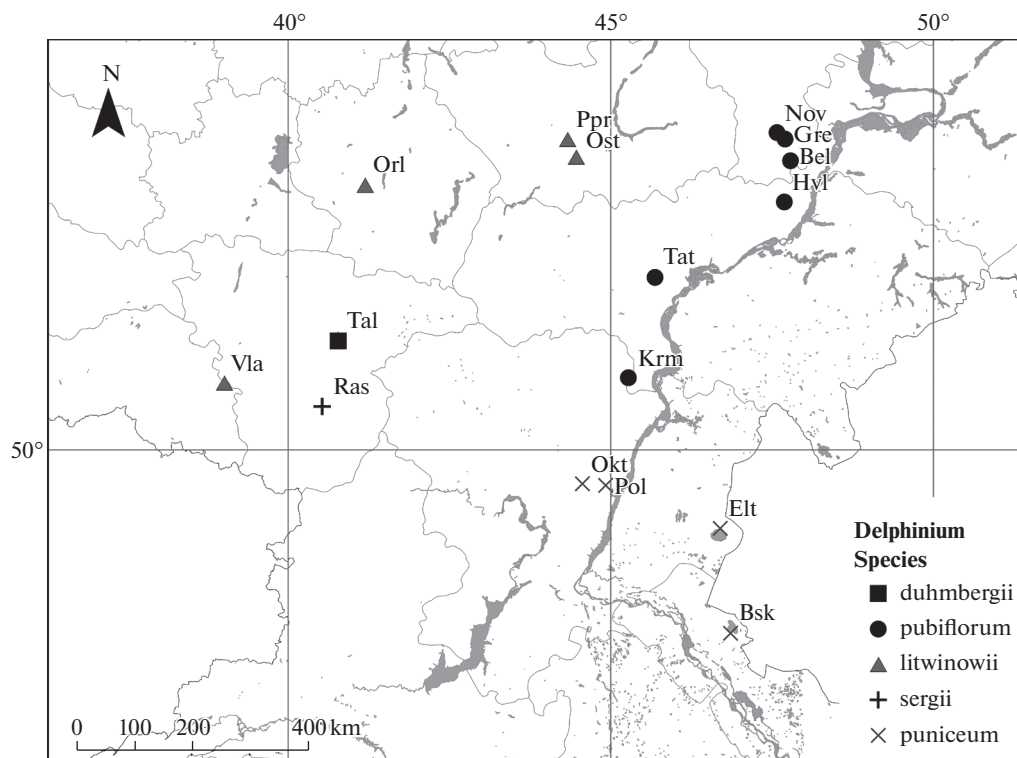


Рис. 1. Места произрастания исследованных популяций *Delphinium*. Условные обозначения популяций соответствуют указанным в табл. 1.

Fig. 1. Localities of the studied *Delphinium* populations. For the population abbreviations see Table 1.

взаимоотношений между таксонами рода в пределах вышеуказанной территории; определение характера влияния погодно-климатических и экологических факторов на совокупность морфологических признаков, характеризующих тот или иной таксон.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проведены в 2017–2018 гг. в пределах вышеуказанных регионов в 16 популяциях пяти таксонов рода, выделяемых в отечественной флористике в ранге вида (*D. litwinowii*, *D. duhmbergii*, *D. pubiflorum*, *D. sergii*, *D. puniceum*) (Tzvelev, 1996, 2001; Maevskiy, 2014) (рис. 1, табл. 1). Ограниченное число популяций, задействованных в исследовании, связано с редкой их встречаемостью во флорах указанных регионов.

Качественные и количественные морфологические признаки оценивались только у растений среднего возраста онтогенетического состояния. В анализе по каждой популяционной выборке участвовало от (3) 10 до 30 образцов (малое число образцов связано с малочисленностью некоторых популяций и малочисленностью особей среднего возраста онтогенетического состояния в них). Суммарный объем всех популяционных выборок составил 530 образцов.

В качестве рабочей гипотезы виды понимались в объеме, предлагаемом Цвелёвым (Tzvelev, 2001).

Таблица 1. Перечень популяционных выборок исследованных таксонов *Delphinium* L., включенных в морфологический анализ**Table 1.** List of the *Delphinium* L. populations included in morphological analysis

Условное обозначение популяции Population abbreviation	Таксон Taxon	Место произрастания Locality
Bsk	<i>D. puniceum</i>	Астраханская обл., Ахтубинский р-н, ЮВ склон г. Б. Богдо Astrakhan Region, Akhtubinsky district, southeastern slope of Bol'shoi Bogdo Mt.
Elt	<i>D. puniceum</i>	Волгоградская обл., Палласовский р-н, окр. оз. Эльтон Volgograd Region, Pallasovka district, Elton Lake environs
Pol	<i>D. puniceum</i>	Волгоградская обл., Дубовский р-н, окр. х. Полунино Volgograd Region, Dubovka district, farm Polunino environs
Okt	<i>D. puniceum</i>	Волгоградская обл., Ольховский р-н, окр. пос. Октябрьский Volgograd Region, Olkhovka district, Oktyabrsky village environs
Krm	<i>D. pubiflorum</i>	Саратовская обл., Красноармейский р-н, окр. с. Каменка Saratov Region, Krasnoarmeysk district, Kamenka village environs
Tat	<i>D. pubiflorum</i>	Саратовская обл., Татищевский р-н, окр. д. Ильиновка Saratov Region, Tatishchevo district, Ilyinovka village environs
Hvl	<i>D. pubiflorum</i>	Саратовская обл., Хвалынский р-н, окр., с. Акатная Маза Saratov Region, Khvalynsk district, Akatnaya Maza village environs
Bel	<i>D. pubiflorum</i>	Ульяновская обл., Радищевский р-н, окр. д. Белогоровка Ulyanovsk Region, Radishchevo district, Belogorovka village environs
Gre	<i>D. pubiflorum</i>	Ульяновская обл., Радищевский р-н, окр. п. Гремячий Ulyanovsk Region, Radishchevo district, Gremyachiy village environs
Nov	<i>D. pubiflorum</i>	Ульяновская обл., Новоспасский р-н, окр. с. Новая Лава Ulyanovsk Region, Novospasskoye district, Novaya Lava village environs
Tal	<i>D. duhmbergii</i>	Воронежская область, Таловский р-н, окр. ст. Таловая Voronezh Region, Talovaya district, Talovaya village environs
Ras	<i>D. sergii</i>	Воронежская обл., Павловский р-н, окр. х. Рассоховатое Voronezh Region, Pavlovsk district, Rassokhovatoye village environs
Vla	<i>D. litwinowii</i>	Воронежская обл., Острогожский р-н, окр. д. Владимировка Voronezh Region, Ostrogozhsk district, Vladimirovka village environs
Orl	<i>D. litwinowii</i>	Тамбовская обл., Тамбовский р-н, окр. с. Орловское Tambov Region, Tambov district, Orlovskoye village environs
Ost	<i>D. litwinowii</i>	Пензенская обл., Колышлейский р-н, окр. х. Островцы Penza Region, Kolyshley district, Ostrovtsy farm environs
Ppr	<i>D. litwinowii</i>	Пензенская обл., Пензенский р-н, окр. с. Попереchnое Penza Region, Penza district, Poperechnoye village environs

В анализе использованы признаки вегетативных и генеративных органов, а также их возможные состояния. Всего для каждого образца каждой популяции был измерен и описан 61 признак: 29 количественных (табл. 2) и 32 качественных. Качественным признакам присваивался балл, согласно их состоянию. Кроме принятых в систематике рода таксономически значимых качественных признаков (Tzvelev, 2001; Maevskiy, 2014) дополнительно анализировались такие признаки, как тип ветвления соцветия, форма чашелистиков, форма верхушки чашелистиков, форма шпорца у цветка из середины

Таблица 2. Основные количественные признаки, дифференцирующие таксоны рода *Delphinium*. Приведены лимиты (в круглых скобках), 95%-ный доверительный интервал среднего значения и величина F-критерия
Table 2. Basic quantitative parameters used to differentiate between *Delphinium* taxa. The limits (in parentheses), 95% confidence interval of average value, and F-criterion value are given

№ признака Parameter number	Признак Parameter	Таксон/Тахон					F, при $p \leq 0,05$ F, at $p \leq 0,05$
		<i>D. pubiflorum</i>	<i>D. duhmbergii</i>	<i>D. litwinowii</i>	<i>D. sergii</i>	<i>D. puniceum</i>	
1	Высота растения, см Plant height, cm	(40.0)–109.4– 116.4–(200.0)	(23.0)–157.2– 214.6–(425.0)	(85.0)–139.1– 148.5–(200.0)	(43.0)–89.5– 102.0–(140.0)	(25.0)–45.4– 49.3–(73.0)	241.0372
2	Диаметр куста, см Diameter of bush, cm	(15.0)–66.3– 75.0–(183.0)	(15.0)–73.6– 146.8–(450.0)	(25.0)–70.6– 85.3–(200.0)	(6.0)–19.3– 24.8–(63.0)	(3.0)–19.6– 22.2–(40.0)	74.4237
3	Число генеративных побегов, шт. Number of generative shoots, pcs.	(2.0)–4.9– 6.2–(27.0)	(2.0)–5.6– 10.3–(24.0)	(2.0)–4.1– 6.1–(44.0)	(1.0)–1.0– 1.1–(2.0)	(1.0)–1.5– 2.0–(8.0)	30.3141
4	Длина генеративного побега, см Generative shoot length, cm	(45.0)–121.3– 129.4–(210.0)	(23.3)–166.3– 211.0–(300.0)	(85.0)–142.3– 152.0–(200.0)	(43)–96.6– 111.4–(160.0)	(25.0)–45.4– 49.3–(73.0)	261.4764
5	Число листьев на генеративном побеге, шт. Number of leaves on generative shoot, pcs.	(13.0)–26.9– 28.7–(52.0)	(14.0)–29.1– 36.0–(54.0)	(16.0)–31.0– 33.9–(53.0)	(1.0)–3.33– 4.5–(9.0)	(4.0)–5.4– 5.7–(8.0)	499.3876
6	Длина междоузлия, см Internode length, cm	(0.5)–4.3– 4.8–(10.0)	(2.0)–4.7– 6.3–(12.0)	(1.0)–4.0– 4.8–(20.0)	(7.0)–14.0– 16.8–(28.0)	(1.0)–5.0– 5.9–(12.0)	209.3425
7	Диаметр стебля, мм Stem diameter, mm	(2.0)–5.7– 6.2–(11.6)	(2.4)–6.7– 9.8–(23.6)	(4.2)–9.1– 10.0–(16.9)	(1.9)–5.0– 5.8–(9.9)	(1.9)–3.9– 4.4–(7.8)	118.8373
8	Число цветков в соцветии, шт. Number of flowers in inflorescence, pcs.	(6.0)–46.5– 55.2–(188.0)	(5.0)–72.4– 112.8–(194.0)	(16.0)–68.4– 81.3–(189.0)	(5)–64.4– 92.4–(283.0)	(6.0)–32.4– 39.5–(113.0)	33.3480
9	Длина соцветия, см Inflorescence length, cm	(4.5)–23.4– 26.34–(60.0)	(7.0)–36.5– 52.8–(93.0)	(9.0)–32.7– 38.9–(105.0)	(7.0)–46.1– 57.3–(115.0)	(10.0)–22.5– 25.8–(54.0)	55.7927
10	Число паракладиев, шт. Number of paracladia, pcs.	(0)–5.2– 6.1–(18.0)	(1.0)–5.6– 8.5–(15.0)	(1.0)–5.9– 6.8–(16.00)	(0)–1.9– 2.5–(6.0)	(0)–1.0– 1.4–(4.0)	81.9217
11	Длина наиболее развитого паракладия, см Length of the most developed paracladium, cm	(1.5)–7.3– 8.2–(20.1)	(5.0)–14.5– 18.7–(26.0)	(4.0)–14.0– 16.3–(35.0)	(7.0)–21.4– 30.3–(80.0)	(2.5)–10.5– 13.2–(35.0)	75.4321
12	Длина чашелистика, мм Sepal length, mm	(5.81)–10.8– 11.4–(19.7)	(5.2)–8.0– 9.4–(12.8)	(5.6)–9.3– 10.0–(15.6)	(5.5)–7.2– 8.0–(12.4)	(5.3)–7.3– 7.7–(11.1)	88.6051
13	Ширина чашелистика, мм Sepal width, mm	(3.6)–7.1– 7.5–(12.8)	(3.6)–5.7– 6.9–(9.9)	(3.7)–6.6– 7.1–(11.5)	(2.5)–3.7– 4.1–(6.0)	(2.5)–4.0– 4.3–(6.0)	156.3523
14	Длина шпорца, мм Spur length, mm	(6.2)–12.4– 13.0–(19.5)	(2.4)–11.4– 13.3–(16.8)	(6.9)–12.6– 13.5–(22.0)	(8.3)–10.4– 11.0–(13.0)	(5.0)–9.5– 10.0–(13.0)	48.8500
15	Ширина шпорца, мм Spur width, mm	(1.6)–3.1– 3.3–(8.8)	(1.71)–3.3– 4.6–(7.02)	(1.21)–3.0– 3.3–(9.74)	(1.1)–2.2– 2.5–(3.9)	(1.4)–2.5– 2.7–(4.2)	25.3046

№ признака Parameter number	Признак Parameter	Таксон/Тахон					F _t при p ≤ 0.05 F _t at p ≤ 0.05
		<i>D. pubiflorum</i>	<i>D. duhmbergii</i>	<i>D. linwinowii</i>	<i>D. sergii</i>	<i>D. puniceum</i>	
16	Длина листовой пластинки, мм Length of leaf blade, mm	(51.6)–88.1– 92.7–(144.7)	(47.1)–83.9– 99.5–(128.0)	(57.1)–89.5– 95.3–(135.2)	(23.6)–57.8– 68.8–(104.2)	(12.9)–41.4– 46.7–(73.3)	160.5050
17	Длина нерасчлененной части листовой пластинки, мм Length of unsegmented part of leaf blade, mm	(0)–14.6– 16.4–(42.5)	(6.3)–13.5– 17.7–(32.9)	(7.8)–19.4– 21.4–(37.7)	(0)–0.1– 0.8–(8.75)	(0)–0– 0.2–(3.9)	274.2276
18	Длина центрального сегмента средней лопасти, мм Length of central segment of middle lobe, mm	(15.23)–43.5– 46.3–(78.5)	(26.0)–39.4– 48.7–(67.3)	(26.2)–43.8– 47.5–(77.5)	(17.2)–36.3– 43.6–(65.3)	(11.8)–31.1– 35.4–(61.8)	22.9057
19	Ширина листовой пластинки, мм Width of leaf blade, mm	(70.4)–126.7– 132.9–(184.0)	(89.0)–126.6– 147.5–(192.0)	(71.2)–124.9– 133.7–(196.0)	(30.6)–94.7– 116.0–(196.0)	(19.3)–73.0– 82.0–(139.1)	86.9524
20	Ширина основания центрального сегмента средней лопасти, мм Base width of central segment of middle lobe, mm	(2.6)–7.6– 8.2–(15.4)	(5.6)–9.0– 10.5–(14.1)	(6.5)–11.2– 12.2–(20.3)	(0.86)–2.5– 3.5–(6.6)	(0.9)–2.2– 2.6–(5.7)	296.9968
21	Максимальная ширина средней лопасти, мм Maximum width of middle lobe, mm	(16.2)–42.5– 46.0–(79.35)	(22.6)–40.4– 48.1–(67.1)	(18.1)–40.2– 43.9–(71.2)	(7.7)–34.8– 45.4–(86.2)	(6.3)–30.6– 36.0–(65.9)	12.1432
22	Ширина основания средней лопасти, мм Base width of middle lobe, mm	(2.0)–6.9– 7.6–(15.9)	(4.1)–8.2– 10.3–(15.7)	(4.8)–10.6– 11.6–(17.9)	(0.6)–1.0– 1.3–(3.0)	(0.5)–1.4– 1.6–(3.4)	323.5889
23	Длина черешка, мм Petiole length, mm	(14.6)–53.2– 58.1–(119.4)	(46.7)–79.6– 101.7–(162.5)	(13.3)–69.7– 78.6–(164.0)	(10.0)–45.4– 60.1–(157.4)	(10.0)–53.2– 63.2–(137.3)	25.6060
24	Ширина черешка, мм Petiole width, mm	(0.8)–1.5– 1.6–(2.6)	(1.2)–1.6– 1.8–(2.3)	(1.2)–1.8– 2.0–(2.9)	(1.1)–2.2– 2.5–(4.1)	(0.7)–1.6– 1.8–(3.1)	43.1780
25	Длина прицветника, мм Bract length, mm	(4.9)–12.4– 14.1–(35.7)	(5.2)–8.4– 10.0–(14.5)	(5.6)–9.2– 10.1–(18.4)	(2.9)–5.3– 6.7–(12.3)	(2.7)–5.3– 5.8–(8.6)	75.5001
26	Ширина прицветника, мм Bract width, mm	(0.2)–0.6– 0.7–(1.6)	(0.9)–1.3– 1.6–(2.6)	(1.1)–2.3– 2.5–(3.8)	(0.2)–0.3– 0.4–(0.6)	(0.2)–0.4– 0.5–(1.0)	604.3150
27	Длина прицветничка, мм Bracteole length, mm	(3.5)–6.4– 6.8–(11.5)	(4.5)–5.8– 6.7–(8.4)	(3.7)–6.3– 6.8–(10.8)	(1.5)–3.1– 3.5–(4.8)	(1.7)–3.8– 4.1–(6.4)	138.2966
28	Ширина прицветничка, мм Bracteole width, mm	(0.2)–0.5– 0.6–(1.3)	(0.6)–1.1– 1.3–(1.66)	(1.2)–2.1– 2.3–(3.8)	(0.2)–0.3– 0.4–(0.5)	(0.2)–0.3– 0.4–(0.6)	825.7933
29	Длина цветоножки, мм Pedicel length, mm	(4.8)–13.6– 14.7–(30.4)	(3.0)–10.1– 13.2–(19.2)	(8.2)–15.9– 17.6–(36.2)	(5.4)–10.2– 12.2–(19.3)	(5.2)–9.9– 10.8–(16.6)	44.5257

Примечания. * — ноль вместо минимального значения означает отсутствие морфологической единицы у некоторых растений в выборке. Полуужирным шрифтом выделены значения признаков, дифференцирующих таксон, и значения F_{st} > F_{cr} (4.8).

Note. * — zero instead of a minimum value indicates the absence of morphological feature in some specimens. Bold typeface marks the taxon-differentiating parameter values and F_t > F_{st} values (4.8).

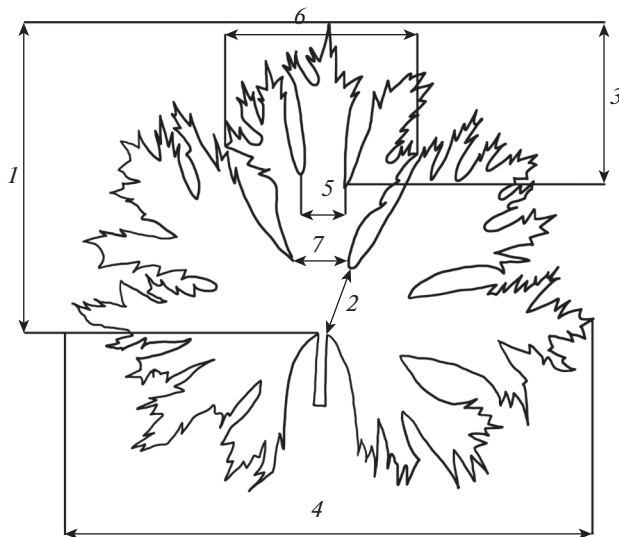


Рис. 2. Ученные морфологические признаки листьев видов *Delphinium* (по: Anatov et al., 2015): 1 – длина листовой пластинки; 2 – длина нерасчлененной части листовой пластинки; 3 – длина центрального сегмента средней лопасти; 4 – ширина листовой пластинки; 5 – ширина основания центрального сегмента средней лопасти; 6 – максимальная ширина средней лопасти; 7 – ширина основания средней лопасти.

Fig. 2. Recorded morphological traits of leaves of the *Delphinium* species (after: Anatov et al., 2015): 1 – the length of the leaf blade; 2 – the length of the unsegmented part of the leaf blade; 3 – the length of the central segment of the middle lobe; 4 – the width of the leaf blade; 5 – the base width of the central segment of the middle lobe; 6 – the maximum width of the middle lobe; 7 – the base width of the middle lobe.

соцветия, характер поверхности шпорца, форма отгиба лепестков-нектарников, форма верхушки лепестков-нектарников, соотношение длины лепестков-нектарников и чашелистиков, характер опушения черешка и шпорца.

При измерении параметров листа следовали рекомендациям Д.М. Анатова и соавт. (Anatov et al., 2015) (рис. 2).

Индивидуальная изменчивость растений в популяциях *Delphinium* по 23 качественным признакам предварительно оценивалась визуально с помощью метода пиктограмм StarPlot (Chambers et al., 1983; Markov, 2012).

Статистический анализ внутривидовой и внутривидовой изменчивости морфологических признаков проводили с использованием дисперсионного, кластерного и факторного анализов в программах PAST 3.17 (Hammer et al., 2001) и STATISTICA 13 For Windows (STATISTICA, 2018).

При построении пиктограмм и при кластерном анализе взято 224 образца (по 10 случайных растений из каждой популяции, отобранных с помощью генератора случайных чисел, кроме белогоровской (Vel, по 4 и 3 образца в 2017 и 2018 гг., соответственно) и владимировской (Vla, 6 образцов).

Изменчивость количественных признаков оценивали по их лимитам и 95%-ному доверительному интервалу среднего арифметического. Достоверность различия выборок оценивали с помощью однофакторного дисперсионного анализа (табл. 2).

Кластерный анализ проведен методом невзвешенного попарного среднего (UPGMA) по всем промеренным и описанным качественным и количественным признакам. Средняя таксономическая дистанция рассчитывалась с использованием дистанции Говера, т.к. в анализе используются качественные признаки. Количество перестановок в бутстреп-тесте составило 1000.

Факторный анализ выполнен методом главных компонент (РСА) с использованием матрицы корреляций. Анализ проведен по 427 образцам, у которых отсутствовали пропущенные данные в исходной матрице. Всего в анализе участвовало 178 образцов *D. pubiflorum*, 26 образцов *D. duhmborgii*, 109 образцов *D. litwinowii*, 32 образца *D. sergii*, 82 образца *D. puniceum*.

С целью снижения эффектов разного масштаба измерений для разных признаков перед проведением кластерного и факторного анализа данные стандартизировались.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В предварительной оценке индивидуальной изменчивости растений по 23 качественным признакам с использованием метода StarPlot (не показано) выявлено, что пиктограммы разных популяций одного вида, полученные в один год наблюдений, более сходны между собой, чем пиктограммы одной и той же популяции, полученные в разные годы наблюдений. Это отражает особенности роста и развития растений в популяции, связанные с межсезонными различиями погодных условий. В то же время растения, произрастающие в популяции в один и тот же сезон, в случае, когда они давали более или менее заметно различающиеся пиктограммы, отражали именно фенотипические внутривидовые различия между растениями.

Полученные пиктограммы позволили визуально по качественным признакам предварительно разделить выборку на три группы. В одну вошли образцы из популяций *D. puniceum* и *D. sergii*, во вторую — *D. duhmborgii*. Третья группа объединила менее отчетливо различающиеся между собой *D. pubiflorum* и *D. litwinowii*.

Растения первой группы — *D. puniceum* и *D. sergii* — отличались от прочих бархатисто-войлочным опушением стеблей; эллиптическими чашелистиками; как правило, гладкой поверхностью шпорца; нектарниками, как правило, равными по длине чашелистикам (однако данное выражение признака зачастую наблюдалось также у *D. duhmborgii* и в одной из популяций *D. litwinowii*); волосистыми листьями (в отдельных популяциях *D. puniceum* — до бархатисто-войлочных, а в популяции *D. sergii* часть растений имела листья, опушенные лишь по краям и жилкам, как и в популяциях прочих видов). В первой группе растения *D. puniceum* отличались от *D. sergii* и других видов пурпурным цветом чашелистиков, всегда до половины надрезанной верхушкой лепестков-нектарников, бархатисто-войлочным опушением черешка; более интенсивно, чем у других видов, опушенными прицветничками; расположением прицветничков выше середины цветоножки.

Растения второй группы — *D. duhmborgii* — отличались от остальных видов голой осью соцветия; голыми или опушенными малочисленными ресничками прицветничками; голыми или опушенными редкими волосками цветоножками и чашелистиками снаружи; голыми завязями и плодиками. С *D. litwinowii* эту группу растений объединяет черно-бурый цвет нектарников и ланцетная или ланцетно-яйцевидная форма прицветничков.

Растения третьей группы — *D. pubiflorum* и *D. litwinowii* — по большей части параметров были сходны между собой. Различались они цветом лепестков-нектарников, как указано выше; у растений *D. pubiflorum*, в отличие от *D. litwinowii*, были густо опушены завязи и плодики (в этом растения *D. pubiflorum* схожи с *D. puniceum* и *D. sergii*), а также чашелистики не только с наружной, но и с внутренней стороны, у *D. litwinowii* завязи и плодики по швам были реснитчатые или голые, чашелистики были опушены лишь снаружи.

Результаты анализа изменчивости количественных признаков, оцененной по их лимитам и 95%-ному доверительному интервалу среднего арифметического, представлены в табл. 2. С помощью однофакторного дисперсионного анализа показано, что при разделении исходной выборки на пять групп, соответствующих рассматриваемым таксонам, вычисленное значение F-критерия для всех рассматриваемых признаков при $p \leq 0.05$ ($F_{\text{ст}} = 4.8$) указывает на достоверное различие между группами. Из

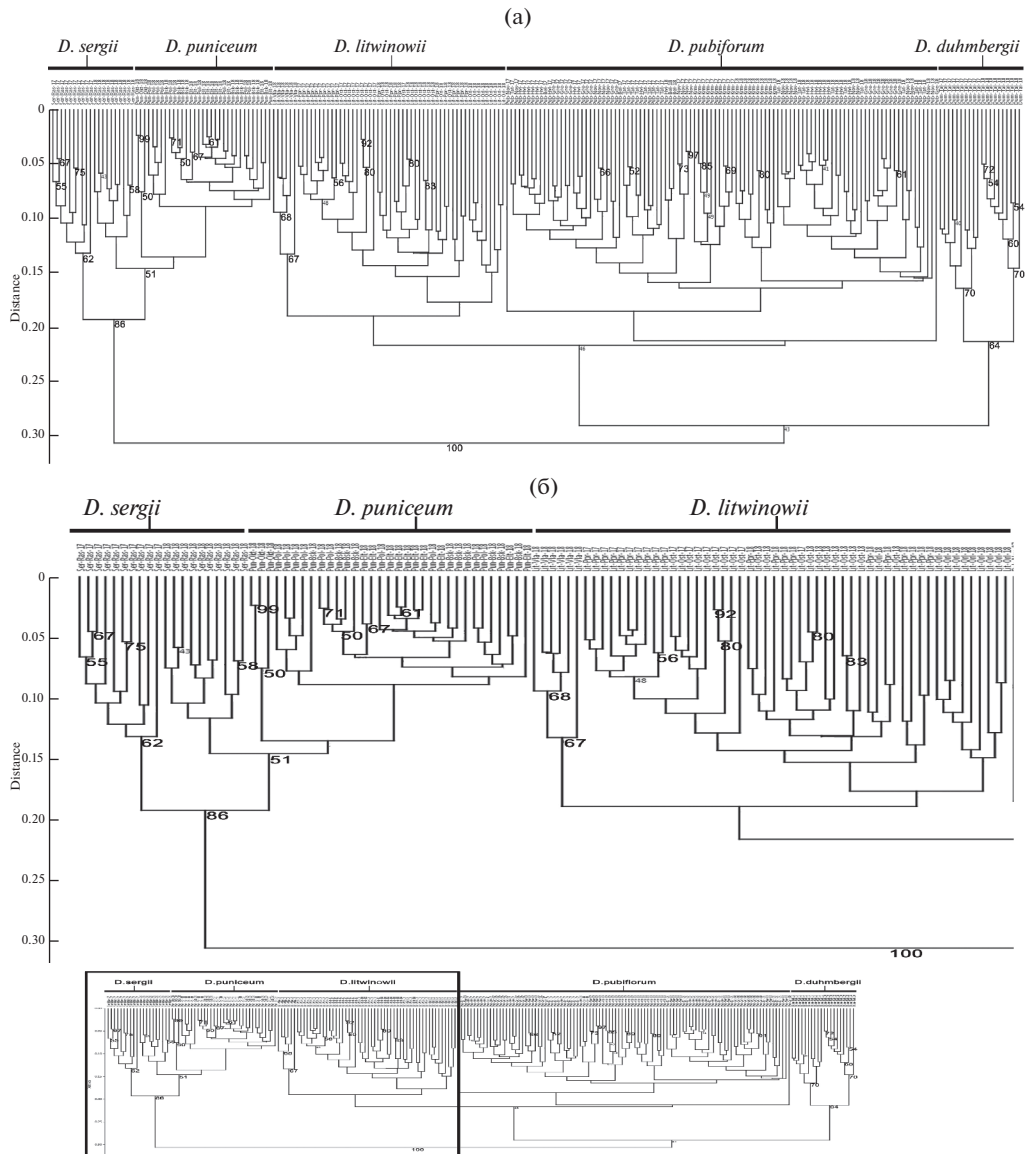


Рис. 3. Фенограмма изученных в 2017–2018 гг. популяций видов рода *Delphinium*, полученная при обработке матрицы 61 морфологического признака (табл. 2) методом невзвешенного попарного среднего (UPGMA). Способ объединения – дистанция Говера.

Fig. 3. Phenogram of *Delphinium* populations studied in 2017–2018, obtained from UPGMA treatment of the matrix of 61 morphological parameters (Table 2). The Gower distance is used as a clustering method.

данных табл. 2 видно, что лимиты и доверительные интервалы подавляющего большинства из рассматриваемых признаков у всех исследуемых таксонов перекрываются. Единственным признаком, абсолютно достоверно отличающим два таксона из секции *Diedropetala* от таксонов из секции *Delphinastrum*, является число листьев на генеративном побеге. Кроме того, в пределах доверительных интервалов, *D. sergii* и *D. puniceum* имеют минимальный диаметр куста, самые короткие и узкие чашелистики и прицвет-

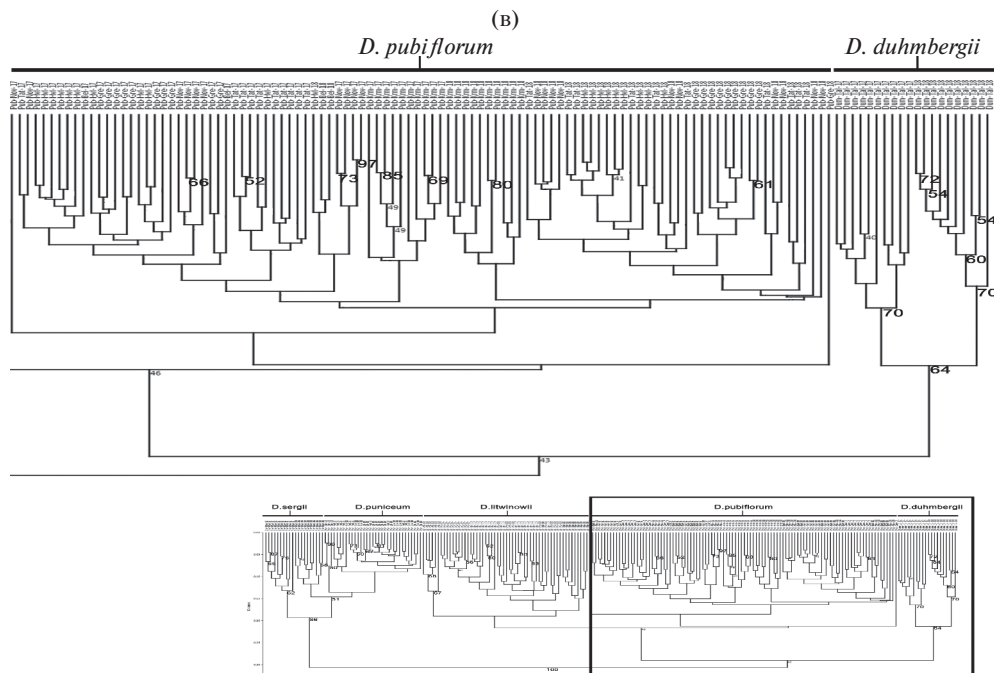


Рис. 3. Окончание.

ники и самые узкие прицветники. *D. sergii* отличается в пределах доверительных интервалов от всех прочих видов самыми длинными междоузлиями, соцветиями (по этому признаку частично перекрываясь с *D. duhmbergii*) и паракладиями; широкими черешками (частично перекрываясь по лимитам с остальными видами); самыми малочисленными побегами (частично перекрываясь с *D. puniceum*), малочисленными листьями, узкими шпорцами, узким основанием средней лопасти, наиболее узкими прицветниками (соприкасаясь по верхнему пределу с нижним пределом *D. puniceum*). *D. puniceum* отличается (в пределах доверительных интервалов) от остальных видов низкорослостью, короткими генеративными побегами, тонкими стеблями, короткими соцветиями с малочисленными паракладиями и малочисленными цветками, короткими шпорцами, короткими и узкими листовыми пластинками, в том числе — лопастями и их сегментами. *D. duhmbergii* выделяется (в пределах доверительных интервалов) по максимальной величине следующих признаков: высота и диаметр куста, длина генеративного побега, ширина шпорца (соприкасаясь нижним пределом с верхним пределом данного признака у *D. pubiflorum* и *D. litwinowii*), длина черешка. *D. pubiflorum* отличается (в пределах доверительных интервалов) от прочих исследованных видов короткими паракладиями, длинными и широкими чашелистиками (частично перекрываясь по последнему признаку с *D. litwinowii*), узкими черешками, длинными прицветниками. Из всех исследованных видов *D. litwinowii* выделяется (в пределах доверительных интервалов) наибольшей длиной нерасчлененной части листовой пластинки, наиболее широким основанием центрального сегмента средней лопасти и самой средней лопасти, наиболее широкими прицветниками и прицветничками, длинными цветоножками.

В кластерном анализе, проведенном по 29 количественным и 32 качественным морфологическим признакам (рис. 3) образцов пяти исследуемых таксонов *Delphinium* из 16 популяционных выборок методом невзвешенного попарного среднего (UPGMA),

кофенетическая корреляция матрицы расстояний и полученного дерева была достигнута на уровне 0.83, что указывает на хорошее совпадение результатов с матрицей данных (Rohlf, 1993).

При этом анализ выявил две основные группы с уровнем связи 0.31. Кластер I включает образцы всех четырех популяционных выборок *D. puniceum* и обеих выборок *D. sergii*. С высокой поддержкой (индекс бутстрепа 86%) этот кластер распадается на два подкластера. При этом в первый подкластер попала группа образцов *D. sergii*, исследованных в 2017 г. Во второй подкластер попали все образцы *D. puniceum* и группа образцов *D. sergii*, исследованных в 2018 г. Популяция *D. sergii* в 2017 г. была многочисленной, с высокой жизненностью. В 2018 г., по-видимому, в связи с поздней и холодной весной, большая часть особей в данной популяции находилась в покое, а вегетировавшие имели более низкую жизненность и были более близкими с *D. puniceum*, чем с особями своей же популяции предыдущего года наблюдения. Следует отметить, что во втором подкластере межпопуляционная и внутривидовая изменчивость была несколько выше, чем межвидовая.

Второй кластер с невысокой поддержкой (индекс бутстрепа 43%) распадается на два подкластера. Один объединяет все образцы *D. duhbergii*. Второй подкластер тоже с невысокой поддержкой (индекс бутстрепа 46%), в свою очередь, распадается на два подкластера II порядка. Один из них включает все образцы *D. pubiflorum*, второй — все образцы *D. litwinowii*. При этом наблюдается зачастую более высокая межпопуляционная и внутривидовая изменчивость по сравнению с межвидовой и образцы второго кластера фактически не разделяются этим методом анализа.

Таким образом, кластерный анализ по совокупности количественных и качественных признаков позволил подразделить образцы на кластеры, включающие образцы *D. puniceum* и *D. sergii*, — с одной стороны, — и *D. duhbergii*, *D. pubiflorum* и *D. litwinowii*, — с другой. Таксоны второго кластера этим методом не разделяются, а разделение образцов таксонов *D. puniceum* и *D. sergii* одних и тех же популяций в существенной степени зависит от погодных условий конкретного года наблюдений.

Результаты анализа методом главных компонент изученных в 2017–2018 гг. образцов по 29 количественным и 32 качественным морфологическим признакам позволили выявить пять групп, каждая из которых включает образцы одного из исследованных таксонов (рис. 4). При этом первая главная компонента объясняет 30.05% вариаций в матрице данных, вторая — 10.84%.

Максимальные по модулю значения факторной нагрузки (0.70–0.99) по первой главной компоненте имеют следующие параметры: высота растения, длина генеративного побега, число листьев на побеге, число паракладиев, длина листовой пластинки, длина нерасчлененной части листа, ширина листовой пластинки, ширина основания центральной доли листа, ширина основания средней лопасти, форма основания листовой пластинки, характер опушения листа, степень рассечения листа, опушение черешка, расположение прицветничков. По второй главной компоненте максимальные факторные нагрузки (0.60–0.99) имеют параметры: опушение чашелистиков снаружи и внутри и опушение шпорца.

Таким образом, первая компонента в большей степени отражает изменения по: а) размеру растения, б) числу, форме и размеру листьев, включая прицветники и прицветнички, в) степени рассечения листовой пластинки, г) степени разветвленности соцветий, д) опушению всей вегетативной и частично генеративной сферы, т.е., прежде всего, она отражает изменения размерности и опушенности вегетативных частей растения. Вторая компонента отражает изменения по опушенности цветка.

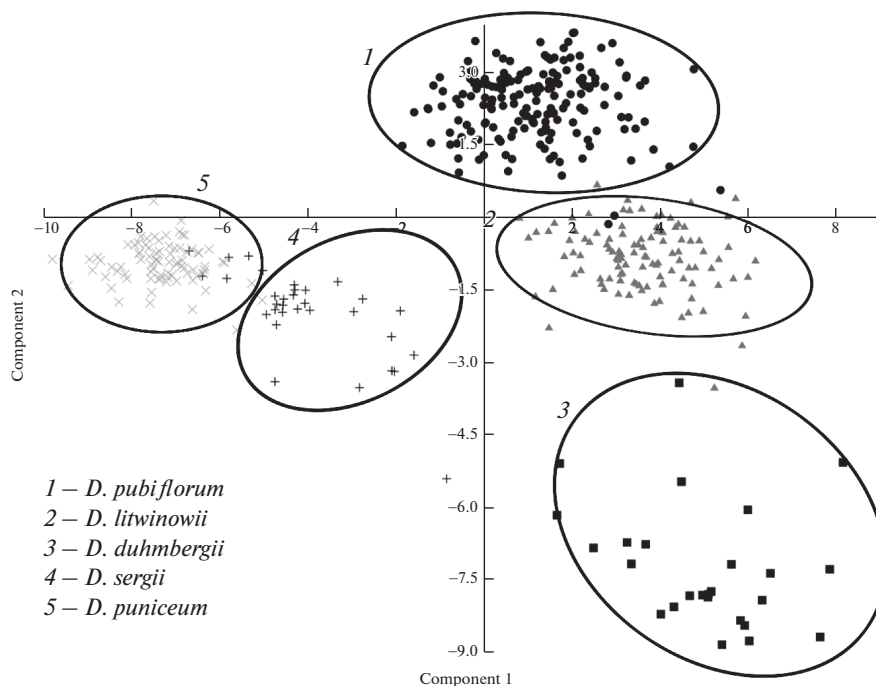


Рис. 4. Диаграмма рассеяния всех изученных представителей рода *Delphinium* методом главных компонент (PCA) по 61 морфологическому признаку.

Fig. 4. Scatterplot of all the studied representatives of *Delphinium* by the principal component method (PCA) for 61 morphological characters.

В первую группу входит подавляющее большинство образцов *D. pubiflorum*, во вторую — подавляющее большинство образцов *D. litwinowii*, в третью — подавляющее большинство образцов *D. duhbergii*. При этом облако рассеяния точек, соответствующих образцам *D. pubiflorum* частично перекрывается с облаком рассеяния точек, соответствующих образцам *D. litwinowii*, которое, в свою очередь, в меньшей мере, но все же перекрывается с облаком рассеяния точек, соответствующих *D. duhbergii*. Четвертая группа объединяет подавляющее большинство образцов *D. sergii*, а пятая — объединяет подавляющее большинство образцов *D. puniceum*. Облака рассеяния точек, соответствующих образцам этих двух таксонов, также перекрываются. То есть, по результатам факторного анализа нет полного разделения между облаками рассеяния точек, соответствующих образцам *D. duhbergii*, *D. litwinowii* и *D. pubiflorum*, а облака рассеяния точек, соответствующих образцам *D. sergii* и *D. puniceum*, перекрываются в еще большей степени.

Таким образом, и кластерный, и факторный анализы по совокупности количественных и качественных признаков разделяют исследованные популяционные выборки только на группы, включающие образцы *D. puniceum* и *D. sergii*, — с одной стороны, — и *D. duhbergii*, *D. pubiflorum* и *D. litwinowii*, — с другой. Таксоны внутри каждой из этих групп до конца не разделяются, что указывает на недостаточную правомочность выделения их в качестве самостоятельных видов.

Обращает на себя внимание тот факт, что *D. pubiflorum*, *D. litwinowii* и *D. duhbergii*, образовали облака рассеяния точек, разнесенные в пространстве главных компонент,

прежде всего, по второй, – вертикальной, – компоненте, отражающей изменения по опущению цветка, т.е. основных таксономически значимых признаков, отличающих эти таксоны. В то же время *D. sergii* и *D. puniceum* образовали облака рассеяния точек, разнесенные в пространстве главных компонент, прежде всего, по первой, горизонтальной, – компоненте, отражающей изменения размерности и опущенности вегетативных частей растения, в меньшей степени вносящие вклад в таксономически значимые отличия между этими таксонами.

При сравнении распределения облаков точек выборочных совокупностей в пространстве главных компонент (рис. 4) и географического распределения мест произрастания популяций исследованных таксонов (рис. 1) обращает на себя внимание сходный характер трендов. А именно, тренд распределения облаков рассеяния точек, соответствующих образцам отдельных таксонов, фактически идентичен тренду географического распределения мест произрастания популяций этих таксонов. При этом образцы популяций *D. puniceum* и *D. sergii*, произрастающие на юго-востоке и юго-западе исследованной территории, соответственно, образовали облака рассеивания точек в левой части пространства главных компонент, причем образцы юго-восточных популяций (*D. puniceum*) образовали самое левое по расположению в пространстве главных компонент облако рассеивания. Образцы популяций *D. pubiflorum*, произрастающих на востоке и северо-востоке исследованной территории, образовали облако рассеяния точек в центральной верхней части пространства главных компонент, а образцы популяций *D. duhmborgii* и *D. litwinowii*, произрастающих на северо-западе исследованной территории, образовали облака рассеивания точек в правой нижней части пространства главных компонент. Очевидно, что пространственное географическое расположение мест произрастания популяций исследованных таксонов и расположение облаков рассеяния точек, соответствующих образцам этих таксонов, совпадает с градиентом континентальности климата на исследованной территории (Pryachina et al., 2006; Rulev, 2012; Pryachina, Ormeli, 2017; Kireeva-Genenko et al., 2017). Таким образом, выявленная морфологическая вариабельность среди исследованных таксонов рода связана, скорее всего, с градиентом показателей регионального климата юго-востока европейской части России.

Та же самая закономерность в целом прослеживается и при сравнении распределения точек, соответствующих образцам различных популяций *D. pubiflorum*, в пространстве главных компонент (рис. 5а, б, в) и географического распределения этих популяций с юга на север по Приволжской возвышенности в пределах Саратовской и Ульяновской областей (рис. 1) и дифференцировано по каждому из лет исследования (2017 и 2018 гг.). По результатам наблюдения 2017 г. (рис. 5а) в левой верхней части пространства главных компонент образовала облако рассеяния точек самая южная по географическому положению места произрастания популяция из Красноармейского р-на Саратовской обл. В правой верхней и центральной части пространства главных компонент оказалось облако рассеяния точек, соответствующих образцам популяции, произрастающей в центре исследованной части Приволжской возвышенности – из Татищевского р-на Саратовской обл. В центральной части пространства главных компонент образовали рыхлое облако рассеяния образцы самой северной из саратовских популяций – из Хвалынского р-на, а в нижней части пространства главных компонент – образцы популяций из Ульяновской обл. (Bel, Nov, Gre). Между последними популяциями эта закономерность менее отчетлива в силу их близкого пространственного расположения относительно друг друга (в пределах 15–30 км, в то время как между местами произрастания популяций из Красноармейского и Хвалынского р-нов Саратовской обл. расстояние превышает 300 км, а между популяцией из Хвалынского р-на и популяциями из Ульяновской обл. – порядка 40–70 км. По результатам наблюдения 2018 г. (рис. 5б) облако рассеяния точек, соответствующих образцам самой южной из саратовских популяций (Kgm), распределилось в верхней, – преимущественно ле-

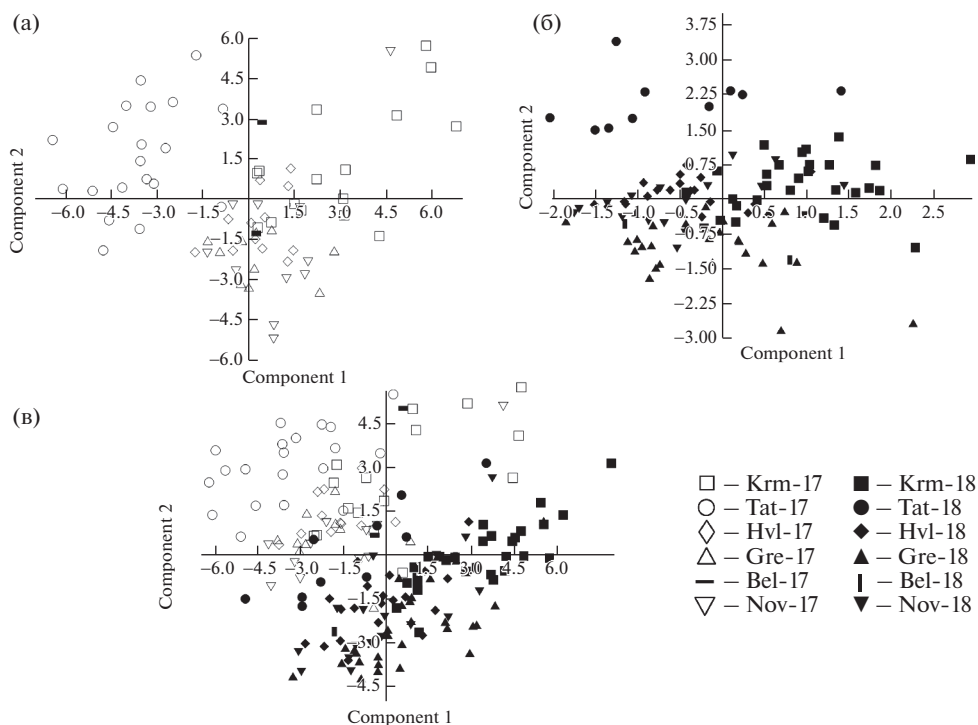


Рис. 5. Диаграмма рассеяния образцов различных популяций *D. pubiflorum* в пространстве главных компонент: а – в 2017 г., б – в 2018 г., в – в 2017 и 2018 гг. Условные обозначения популяций соответствуют указанным в табл. 1.

Fig. 5. Scatterplot of the samples of different *D. pubiflorum* populations in the space of principal components: а – in 2017, б – in 2018, в – in 2017 and 2018. For the population abbreviations see Table 1.

вой, — части пространства главных компонент. Облако рассеяния точек, соответствующее центральной саратовской популяции (Tat), расположилось в центре левой половины пространства главных компонент, северной саратовской популяции (Hvl) — в центре правой половины пространства главных компонент, а образцы ульяновских популяций (Bel, Nov, Gre) образовали облако рассеяния точек в нижней половине пространства главных компонент.

При объединенном анализе популяционных выборок *D. pubiflorum* за два года наблюдения (2017–2018 гг.) в пространстве главных компонент (рис. 5в) показано, что все популяции таксона, исследованные в 2018 г., образовали облака рассеяния точек правее и ниже облаков рассеяния точек, соответствующих образцам тех же популяций, исследованных в 2017 г. Это дополнительно указывает на роль погодных условий в дифференциации их по совокупному набору анализируемых признаков.

Аналогичная закономерность в целом прослеживается и при сравнении распределения точек, соответствующих образцам различных популяций *D. litwinowii*, в пространстве главных компонент и их географического распределения в северо-западной части исследованной территории (в пределах Воронежской, Тамбовской и Пензенской обл.) (рис. 1), что на примере наблюдений за 2018 г. показано на рис. 6а. Популяции Prg и Ost, произрастающие северо-восточнее остальных популяций этого таксона, образовали рыхлые не разделяющиеся облака в центральной части пространства

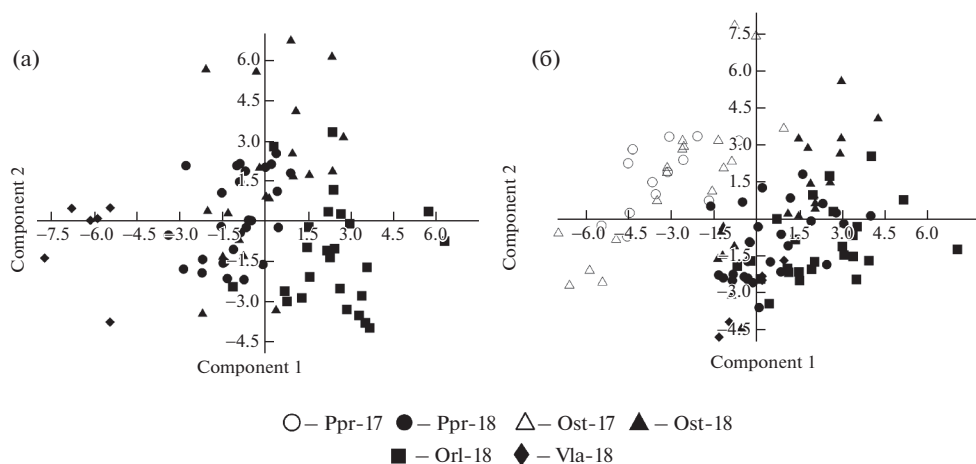


Рис. 6. Диаграмма рассеяния образцов различных популяций *D. litwinowii* в пространстве главных компонент: а – в 2018 г., б – в 2017 и 2018 гг. Условные обозначения популяций соответствуют указанным в табл. 1.
Fig. 6. Scatterplot of the samples of different *D. litwinowii* populations in the space of principal components: а – in 2018, б – in 2017 and 2018. For the population abbreviations see Table 1.

главных компонент, северо-западная (Orl) – в правой, а юго-западная (Vla) – в левой части пространства главных компонент. При этом, так же как в случае распределения облаков рассеяния точек, соответствующих образцам *D. pubiflorum*, образцы *D. litwinowii* при объединенном анализе популяционных выборок за два года наблюдения в факторном пространстве все популяции таксона, исследованные в 2018 г., образовали облака рассеяния точек правее и ниже облаков рассеяния точек, соответствующих образцам тех же популяций, исследованных в 2017 г. (рис. 6б).

На роль экологических условий произрастания в морфологической изменчивости исследованных таксонов косвенно указывает и то, что морфологически сходные между собой растения *D. pubiflorum* и *D. litwinowii* произрастают в сходных экотонных (разреженные заросли кустарников) или открытых остепненных сообществах; растения *D. duhmborgii* произрастают в густых кустарниковых зарослях; *D. sergii* – в открытых степных сообществах, а *D. puniceum* – в наиболее засушливых местообитаниях.

Межвидовую и межпопуляционную изменчивость в различной степени зависимости от условий произрастания растений таксонов рода *Delphinium* отмечали ранее для других частей их ареалов (Malyutin, 1973, 1984; Fedorov, 2003).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По результатам проведенного анализа следует признать, что таксономическая структура рода *Delphinium* в пределах юго-востока европейской части России не вполне отчетлива. Хорошо обособлены морфологически только секции *Diedropetala* и *Delphinastrum*. Для более уверенного выделения видов необходимо привлекать кроме применяемых в отечественной систематике (форма основания листовой пластинки, степень рассечения листа, характер опушения листовой пластинки, расположение прицветничков, опушение чашелистиков снаружи и внутри) и другие качественные (опушение шпорца, опушение черешка), а также некоторые количественные (высота растения, длина побега, число листьев на побеге, число паракладиев, длина листовой

пластинки, длина нерасчлененной части листовой пластинки, ширина листовой пластинки, ширина основания центральной доли, ширина основания средней лопасти) признаки.

Приведенный выше анализ по совокупности количественных и качественных признаков позволил подразделить образцы на кластеры, включающие *D. puniceum* и *D. sergii*, — с одной стороны, — и *D. duhmbergii*, *D. pubiflorum* и *D. litwinowii*, — с другой. Таксоны второго кластера использованными методами не разделяются, а разделение образцов таксонов *D. puniceum* и *D. sergii* одних и тех же популяций в существенной степени зависит от погодных условий конкретного года наблюдений.

Для установления окончательного статуса таксонов рода *Delphinium* на исследованной части их ареалов требуется дополнительное уточнение с использованием секвенирования пластидной и ядерной ДНК большого количества образцов из большого числа популяционных выборок. В этой связи следует отметить, что в большинстве случаев заключения о морфологической разделенности или неразделенности принятых в современной отечественной флористике таксонов носит описательный умозрительный характер. Представление о том, что переходные формы в агрегатах по границам ареалов имеют гибридное происхождение, является также чисто умозрительным заключением, основанным на встречаемости у одних и тех же образцов признаков разных таксонов или промежуточном выражении ряда признаков, считающихся таксономически значимыми. Однако гибридность этих переходных форм не доказана генетически.

Выявленная в ходе проведенного анализа морфологическая вариабельность как между, так и внутри исследованных таксонов рода связана, скорее всего, с градиентом показателей регионального климата юго-востока европейской части России.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 18-34-00061).

Авторы выражают искреннюю благодарность А.П. Серёгину, П.Г. Ефимову, Т.Б. Силаевой, В.М. Васюкову, Е.В. Письмаркиной, Е.А. Архиповой за предоставленную возможность работы с фондами гербариев или информацию о гербарных сборах в фондах MW, LE, GMU, PVB, SARAT.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[Anatov et al.] Анатов Д.М., Амирова Л.А., Раджабов Г.К. 2015. Внутривидовая изменчивость природных популяций *Delphinium crispulum* Rupr. по морфологическим признакам и суммарному содержанию флавоноидов и антоцианов в условиях Дагестана. — Ботанический вестник Северного Кавказа. 1: 8–17.

Chambers Jo.M., Cleveland W.S., Kleiner B., Tukey P.A. 1983. Graphical Methods for Data Analysis. California: Wadsworth. 395 p.

[Davydov] Давидов Д.А. 2014. Номенклатурні проблеми, що стосуються деяких видів рослин, занесених до “Червоної книги України”. — У зб.: Рослинний світ у Червоній книзі України: провадження Глобальної стратегії збереження рослин. Матеріали III Міжнародної наукової конференції. Львів. С. 27–28.

[Didukh et al.] Дідух Я.П., Зиман С.М., Бурда Р.І., Четверних І.С. 2004. *Delphinium cuneatum* Stev. ex DC. — Дельфіній клиноподібний. — У кн.: Екофлора України. Київ. 2: 115–116.

[Elenevskii et al.] Еленевский А.Г., Буланый Ю.И., Радыгина В.И. 2008. Конспект флоры Саратовской области. Саратов. 232 с.

- [Elenevskii et al.] Еленевский А.Г., Буланый Ю.И., Радыгина В.И. 2009. Определитель сосудистых растений Саратовской области. Саратов. 248 с.
- [Fedorov] Фёдоров Н.И. 2003. Род *Delphinium* L. на Южном Урале: экология, популяционная структура и биохимические особенности. Уфа. 149 с.
- Grant V. 1957. The plant species in theory and practice. — In: The Species Problem, ed. E. Mayr, Amer. Assoc. Adv. Sci. Washington, D.C. P. 39–80.
- Grant V. 1981. Plant speciation. New York. 563 p.
- Hammer O., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. — *Palaeontol. Electron.* 4 (1): 9.
- [Kamelin] Камелин Р.В. 2009. Особенности видообразования у цветковых растений. — Труды ЗИН РАН. 313 (S1): 141–149.
- [Kireeva-Genenko et al.] Киреева-Гененко И.А., Новикова Е.П., Чумейкина А.С. 2017. Анализ и оценка индекса континентальности климата в Центрально-Черноземном районе за последние 30 лет. — *Успехи современного естествознания.* 7: 76–80.
- [Maevskii] Маевский П.Ф. 2014. Флора средней полосы европейской части России. 11 изд. М. 635 с.
- [Malyutin] Малютин Н.И. 1973. Филогения и систематика рода *Delphinium* L. — *Бот. журн.* 58 (12): 1710–1722.
- [Malyutin] Малютин Н.И. 1984. Дельфиниумы. М. 80 с.
- [Malyutin] Малютин Н.И. 1987. Система рода *Delphinium* (Ranunculaceae), основанная на морфологических признаках семян. — *Бот. журн.* 72 (5): 683–693.
- [Markov] Марков М.В. 2012. Популяционная биология растений. М. 387 с.
- [Priachina et al.] Пряхина С.И., Фридман Ю.Н., Васильева М.Ю. 2006. Мониторинг климата Саратовской области. — *Известия Саратовского ун-та. Новая серия. Серия Науки о Земле.* 6 (1): 15–18.
- [Priachina, Ormeli] Пряхина С.И., Ормели Е.И. 2017. Расчет индексов континентальности для Среднего и Нижнего Поволжья. — *Известия Саратовского ун-та. Новая серия. Серия Науки о Земле.* 17 (1): 17–19.
- Rohlf F.J. 1993. Relative warp analysis and an example of its application to mosquito. — *Contributions to morphometrics.* 8: 1–131.
- [Rulev] Рулев А.С. 2012. Компьютерное картографирование пространственного распределения градиентов показателей регионального климата юго-востока Европейской части России. — *Вестник ВолГУ. Серия 11. 1 (3): 72–77.*
- [Shilova et al.] Шилова И.В., Петрова Н.А., Ермолаева Н.Н., Кашин А.С., Архипова Е.А. 2016. О распространении видов рода *Delphinium* L. (Ranunculaceae) на территории Саратовской области. — *Бот. журн.* 101 (7): 842–849.
- [Shilova et al.] Шилова И.В., Богослов А.В., Крицкая Т.А., Кашин А.С. 2019. О трактовке видовой принадлежности гербарных сборов *Delphinium* (Ranunculaceae) Юго-Востока Европейской России. — *Бюлл. бот. сада СГУ: 17 (2–3): 73–89.*
- STATISTICA (data analysis software system), version 13 / StatSoft, Inc., 2018. <http://www.statsoft.com>.
- The Plant List: <http://www.theplantlist.org/tpl1.1/search?q=Delphinium>. Дата создания: 2012. Дата обращения: 05.02.2019.
- Tutin T.G., Burges N.A., Chater A.O., Edmondson J.R., Heywood V.H., Moore D.M., Valentine D.H., Walters S.M., Webb D.A. 1993. *Flora Europaea*. Vol. 1: Psilotaceae to Platanaceae. Second Edition. New York. 629 p.
- [Tzvelev] Цвелёв Н.Н. 1996. О некоторых родах семейства Лютиковых (Ranunculaceae) в Восточной Европе. — *Бот. журн.* 81 (12): 112–122.
- [Tzvelev] Цвелёв Н.Н. 2001. Род 10. Живокость — *Delphinium*. — В кн: Флора Восточной Европы. Т. 10. СПб. С. 66–74.

VARIABILITY OF MORPHOLOGICAL CHARACTERISTICS
OF *DELPHINIUM* (RANUNCULACEAE) SPECIES
OF SOUTHEASTERN EUROPEAN RUSSIA

A. S. Kashin^{a,#}, A. V. Bogoslov^a, I. V. Shilova^a, T. A. Kritskaya^a,
A. S. Parkhomenko^a, L. V. Grebenyuk^a, and N. A. Petrova^a

^a Saratov State University
Astrakhanskaya Str., 83, Saratov, 410012, Russia

[#] e-mail: kashinas2@yandex.ru

On the basis of dispersion, cluster and factor analyzes of 61 qualitative and quantitative morphological features of the samples from 16 populations of 5 taxa of *Delphinium* L. in the Lower Volga region and adjacent areas, the groups are distinguished to subdivide the samples and their main distinctive features. All the used methods of analysis reliably divided the studied samples into two groups. One group includes all samples of *D. puniceum* and *D. sergii*, the second one – all the samples of three other taxa: *D. duhmbergii*, *D. litwinowii* and *D. pubiflorum*. Within each of these two groups, the separation of taxa at the rank of species is not so distinct. The samples of *D. litwinowii* and *D. pubiflorum* demonstrate smallest number of differences. The separation of *D. puniceum* and *D. sergii* samples in the same populations substantially depends on the weather conditions of a particular year of observation. By comparing the distribution of dispersion clouds of points of sampling sets in the space of principal components with the geographical distribution of the population localities of the studied taxa, it is shown that the distribution of the dispersion clouds of the points in the factor space corresponds to the climate continentality gradient in the studied area. It is concluded that the identified morphological variability within the studied taxa is most likely related to the gradient of the regional climate parameters of the southeastern European part of Russia.

Keywords: *Delphinium*, Ranunculaceae, species, populations, morphological variability, taxonomic structure

ACKNOWLEDGEMENTS

The study was carried out with the financial support of the Russian Foundation for Basic Research (project No. 18-34-00061).

The authors thank A.P. Seryogin, P.G. Efimov, T.B. Silayeva, V.M. Vasyukov, E.V. Pismarkina, E.A. Arkhipova for the opportunity to work with or information on the herbarium collections in MW, LE, GMU, PVB, SARAT.

REFERENCES

- Anatov D.M., Amirova L.A., Radzhabov G.K. 2015. Vnutrividovaia izmenchivost' prirodnykh populyatsii *Delphinium crispulum* Rupr. po morfologicheskim priznakam i summarnomu soderzhaniyu flavonoidov i antotsianov v usloviyakh Dagestana [Intraspecific variability of natural populations of *Delphinium crispulum* Rupr. by morphological features and total content of flavonoids and anthocyanins in the conditions of Dagestan]. – Botanicheskii vestnik Severnogo Kavkaza. 1: 8–17 (In Russ.).
- Chambers Jo.M., Cleveland W.S., Kleiner B., Tukey P.A. 1983. Graphical Methods for Data Analysis. California: Wadsworth, 395 p.
- Davydov D.A. 2014. Nomenklturni problemy, shcho stosuyutsya deyakykh vydiv roslyn, zanesenykh do "Chervonoi knyhy Ukrayiny" [Nomenclature problems concerning certain types of plants included in "Red book of Ukraine"]. – In: Roslynnyy svit u Chervoniy knyzi Ukrayiny: provadzhennya Hlobalnoii stratehiyi zberezheniya Roslyn. Materials of the 3rd International Congress Conference. Lviv. P. 27–28. (In Ukr.).

Didukh Ya.P., Zyman S.M., Burda R.I., Chetvernykh I.S. 2004. *Delphinium cuneatum* Stev. ex DC. delfiniy klynopodibnyy [*Delphinium cuneatum* Stev. ex DC delphinium wedge-shaped]. – Ekoflora Ukrayiny. Kiev. 2: 115–116 (in Ukr.).

Elenevski A.G., Bulanii Yu.I., Radygina V.I. 2008. Konspekt flory Saratovskoi oblasti [Summary of the flora of the Saratov region]. Saratov. 232 p. (In Russ.).

Elenevski A.G., Bulanii Yu.I., Radygina V.I. 2009. Opredelitel sosudistyykh rastenii Saratovskoi oblasti [Determinant of vascular plants of the Saratov region]. Saratov. 248 p. (In Russ.).

Fedorov N.I. 2003. Rod *Delphinium* L. na Yuzhnom Urale: ekologiya, populyatsionnaya struktura i biokhicheskiye osobennosti [Genus *Delphinium* L. in Southern Ural: ecology, population structure and biochemical peculiarities]. Ufa. 149 p. (In Russ.).

Grant V. 1957. The plant species in theory and practice. – In: The Species Problem, ed. E. Mayr, Amer. Assoc. Adv. Sci. Washington, D.C. P. 39–80.

Grant V. 1981. Plant speciation. New York. Press. 563 p.

Hammer O., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. – Palaeont. Electron. 4 (1): 9.

Kamelin R.V. 2009. Osobennosti vidoobrazovaniya u tsvetkovykh rastenii [Features speciation in flowering plants]. – Trudy Zoologicheskogo instituta RAN. 313 (S1): 141–149 (In Russ.).

Kireeva-Genenko I.A., Novikova E.P., Chumeikina A.S. 2017. Analiz i otsenka indeksa kontinental'nosti klimata v Tsentral'no-Chernozemnom raione za posledniye 30 let [Analysis and assessment of the continental climate index in the Central Black Earth region for the last 30 years]. – Uspekhi sovremennogo yestestvoznaniya. 7: 76–80 (In Russ.).

Mayevskii P.F. 2014. Flora srednei polosy Evropeyskoi chasti SSSR [Flora of middle zone of the European part of the USSR]. Moscow. 635 p. (In Russ.).

Malyutin N.I. 1973. The Phylogeny and the taxonomy of the *Delphinium* L. genus – Botanicheskii zhurnal. 58 (12): 1710–1722 (In Russ.).

Malyutin N.I. 1984. Del'finiumy [Delphiniums]. Moscow. 80 p. (In Russ.).

Malyutin N.I. 1987. The system of the genus *Delphinium* (Ranunculaceae), based on the morphological features of seeds. – Botanicheskii zhurnal. 72 (5): 683–693 (In Russ.).

Markov M.V. 2012. Populyatsionnaya biologiya rastenii [Population plant biology]. Moscow. 387 p. (In Russ.).

Priachina S.I., Fridman Yu.N., Vasilyeva M.Yu. 2006. Monitoring klimata Saratovskoi oblasti [Climate monitoring of the Saratov region]. – Izvestiya Saratovskogo un-ta. Novaya seriya. Seriya Nauki o Zemle. 6 (1): 15–18 (In Russ.).

Priachina S.I., Ormeli E.I. 2017. Raschet indeksov kontinental'nosti dlya Srednego i Nizhnego Povolzh'ya [Calculation of continental indexes for the Middle and Lower Volga]. – Izvestiya Saratovskogo un-ta. Novaya seriya. Seriya Nauki o Zemle. 17 (1): 17–19 (In Russ.).

Rohlf F.J. 1993. Relative warp analysis and an example of its application to mosquito. – Contributions to morphometrics. 8: 1–131.

Rulev A.S. 2012. Komp'yuternoye kartografirovaniye prostranstvennogo raspredeleniya gradiyentov pokazateley regional'nogo klimata yugo–vostoka Yevropeyskoi chasti Rossii [Computer mapping of the spatial distribution of gradients of indicators of the regional climate of the south-east of the European part of Russia]. – Vestnik VolGU. Seriya II. 1 (3): 72–77 (In Russ.).

Shilova I.V., Petrova N.A., Ermolaeva N.N., Kashin A.S., Arkhipova E.A. 2016. Distribution of *Delphinium* species (Ranunculaceae) in Saratov Region. – Botanicheskii zhurnal. 101 (7): 842–849 (In Russ.).

Shilova I.V., Bogoslov A.V., Kritskaya T.A., Kashin A.S. 2019. O traktovke vidovoi prinadlezhnosti gerbarnikh sborov *Delphinium* (Ranunculaceae) Yugo-Vostoka Evropeiskoi Rossii [The interpretation of species herbarium of *Delphinium* (Ranunculaceae) fees in South-East European Russia] – Bulletin of Botanic Garden of Saratov State University: 17 (2–3): 73–89.

STATISTICA (data analysis software system), version 13 / StatSoft, Inc., 2001. <http://www.statsoft.com>.

The Plant List: <http://www.theplantlist.org/tp11.1/search?q=Delphinium>. (accessed: 05.02.2019).

Tutin T.G., Burges N.A., Chater A.O., Edmondson J.R., Heywood V.H., Moore D.M., Valentine D.H., Walters S.M., Webb D.A. 1993. Flora Europaea. Vol. 1: Psilotaceae to Platanaceae. Second Edition. New York. 629 p.

Tzvelev N.N. 1996. On some genera of the family Ranunculaceae in Eastern Europe. – Botanicheskii zhurnal. 81 (12): 112–122 (In Russ.).

Tzvelev N.N. 2001. Rod 10. Zhivokost – *Delphinium* [Genus 10. *Delphinium* – *Delphinium*]. – In: Flora Vostochnoy Yevropy. St. Petersburg. P. 66–74 (In Russ.).