

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК  
УФИМСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР  
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ

АКАДЕМИЯ НАУК РЕСПУБЛИКИ БАШКОРТОСТАН  
ОТДЕЛЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

**Н.И.Федоров**

**РОД DELPHINIUM L. НА ЮЖНОМ УРАЛЕ  
ЭКОЛОГИЯ, ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА  
И БИОХИМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ**

Издательство «Гилем»  
УФА – 2003

УДК [582.675.1:581.5:575.174.4:581.192.2]

ББК 28.59

Ф33

*Издание осуществлено при финансовой поддержке  
Фонда фундаментальных исследований АН РБ*

**Федоров Н.И.** Род *Delphinium* L. на Южном Урале: экология, популяционная структура и биохимические особенности. Уфа: Гилем, 2003. 149 с.

ISBN 5-7501-0379-X

В монографии рассмотрены популяционная структура, ареалы и ценоареалы трех комплексов близкородственных видов рода *Delphinium* L. на Южном Урале: *D. aggr. elatum* L., *D. aggr. cuneatum* Stev. ex DC., *D. aggr. dictyocarpum* DC. Проанализированы эколого-ценотические, популяционные и сезонные закономерности содержания суммы алкалоидов в растениях. Рассмотрены вопросы охраны и возможность ресурсного использования.

Предназначена для ботаников, экологов, специалистов в области химии природных соединений.

Ил. 22. Табл. 35. Библиограф.: 257 назв.

In the monography the population structure, natural habitats and cenohabitats of three complexes of closely-related species of a genus *Delphinium* L. on the Southern Urals: *D. aggr. elatum* L., *D. aggr. cuneatum* Stev. ex DC., *D. aggr. dictyocarpum* DC. are considered. Ecologo-cenotic, population and seasonal regularities of the content in plants of the sum alkaloids are analyzed. The conservation and resort use are considered.

The monography is intended for botanists, ecologists and specialists in the field of plant chemistry.

*Ответственный редактор*

заслуженный деятель науки РБ и РФ,  
член-корреспондент АН РБ, профессор Б.М. Миркин

*Рецензенты:*

доктор биологических наук, профессор А.Ю. Кулагин  
доктор биологических наук В.П. Путенихин

© Федоров Н.И., 2003

ISBN 5-7501-0379-X

© Издательство «Гилем», 2003

## Предисловие

Создание новых лекарств на основе растительного сырья – одна из актуальных задач, решение которой возможно совместными усилиями биологов, химиков и медиков. Прежде чем любые вещества растительного происхождения начинают рассматриваться в качестве источника для производства новых препаратов, проводится большая работа по оценке доступности и оптимизации использования лекарственных растений. Для этого изучаются их распространение и ресурсные запасы, осуществляется подбор мест для заготовок сырья с максимально высоким содержанием действующего вещества и оцениваются необходимость и возможность введения этих видов в плантационную культуру. В рамках этих исследований необходимо изучение зависимости содержания биологически активных веществ в растениях от условий среды местообитания. Для этого нужен анализ эколого-ценотических, внутривидовых и сезонных закономерностей.

С начала 90-х годов в Институте биологии УНЦ РАН под руководством автора монографии проводятся исследования растений родов *Delphinium* и *Aconitum*, содержащих дитерпеновые алкалоиды. Совместное с Институтом органической химии УНЦ РАН изучение вида *Aconitum lycocotum*, широко распространенного на Южном Урале, завершилось выпуском антиаритмического препарата «аллапинин».

Данная монография является результатом исследований других источников дитерпеновых алкалоидов – растений рода *Delphinium*. Они были проведены при поддержке АН РБ (тема: «Внутривидовое разнообразие рода *Delphinium* L. на Южном Урале как источника дитерпеновых алкалоидов», 1999–2001 гг.).

Автор выражает глубокую благодарность к.б.н. К.Ф. Мухаметзяновой, к.б.н. М.Н. Канчурину, к.б.н. Л.М. Ишбирдиной, к.б.н. А.А. Исангуловой и Л.В. Сидоровой за помощь в сборе материала, д.б.н. Ю.А. Янбаеву за участие в написании раздела 1.2.3 главы 5 и главы 6 и д.б.н. Р.Н. Чураеву и академику РАН М.С. Юнусову за помощь в организации исследований.

Особую признательность автор адресует О.И. Михайленко, оказавшей неоценимую помощь в экспедициях и при подготовке рукописи, а также ответственному редактору заслуженному деятелю науки РБ и РФ, чл.-корр. АН РБ, проф. Б.М. Миркину и рецензентам – д.б.н., проф. А.Ю. Кулагину и д.б.н. В.П. Путенихину.

## ВВЕДЕНИЕ

Виды рода *Delphinium* L. широко распространены на территории России и сопредельных государств: они встречаются в альпо-карпатской горной системе и в горах Средиземноморья, на территории европейской части России и Сибири, доходят до берегов Ледовитого океана [Невский, 1937]. В последнее время из растений этих видов выделены дитерпеновые алкалоиды, обладающие антиаритмическими, местноанестезирующими, противовоспалительными, психостимулирующими, антидепрессивными, спазмолитическими, ганглиоблокирующими и курареподобными свойствами [Рудич, 1958; Губанов, 1965; Садритдинов, Курмуков, 1980; Venn, Yasuno, 1983; Юнусов, 1997а,б]. На основе одного из их – метилликаконитина – уже получен препарат мелликтин, используемый в клинике нервных болезней.

Ряд видов рода *Delphinium*, например, *D. elatum* L., имеет очень обширные ареалы [Невский, 1937; Зиман, 1985; Малютин, 1992], в пределах которых наблюдаются высокая морфологическая изменчивость растений [Малютин, 1973] и исключительно высокая вариабельность состава и содержания в них дитерпеновых алкалоидов [Юнусов, 1981; Самусенко и др., 1992; Цырлина и др., 1998]. Одной из возможных причин наблюдаемой вариабельности состава и содержания дитерпеновых алкалоидов в растениях таких видов могло быть то, что под названием одного вида подразумевалась целая группа близкородственных видов с не всегда четкой экологической и географической дифференциацией, образующих на стыке ареалов переходные формы [Цвелев, 1996]. В последней переобработке рода *Delphinium* [Цвелев, 1996, 2001] такие, ранее признаваемые не всеми систематиками, «мелкие» виды были восстановлены, но объединены в группы близкородственных видов, названных «агрегатами». Это позволяет не только более четко характеризовать используемые в исследованиях растительные источники дитерпеновых алкалоидов, но и



применять новую систему таксономических единиц при поиске алкалоидопродуктивных форм растений.

Секция *Delphinastrum* DC., к которой относятся южноуральские виды рода *Delphinium*, была разделена на 4 группы: *D. aggr. elatum* L., *D. aggr. cuneatum* Stev. ex DC., *D. aggr. dictyocarpum* DC. и *D. aggr. cheilanthum* Fisch., из которых первые три встречаются на Южном Урале. В силу особенностей географического положения и рельефа южноуральский регион обладает исключительным разнообразием климатических условий, почв и растительности. Географическое распределение и эколого-ценотическая дифференциация близкородственных видов и их гибридных форм на Южном Урале могут представлять собой модель формирования разнообразия других комплексов близкородственных видов в условиях высокого разнообразия условий произрастания.

Одной из задач данной работы является анализ состава, ареалов, фенотипического разнообразия и популяционной структуры трех комплексов близкородственных видов: *D. aggr. elatum* L., *D. aggr. cuneatum* Stev. ex DC. и *D. aggr. dictyocarpum* DC. на Южном Урале. На примере комплекса *D. aggr. elatum* рассмотрены генетические различия элементов таксономических единиц, а также фенотипическая и генотипическая пространственная неоднородность гибридных популяций. Следующей задачей был анализ эколого-ценотических, популяционных и сезонных закономерностей содержания суммы алкалоидов в растениях южноуральских комплексов близкородственных видов рода *Delphinium*. Решение этих задач будет способствовать оптимизации ресурсного использования и охраны представителей рода *Delphinium* на Южном Урале.

---

## ПРИРОДНЫЕ УСЛОВИЯ ЮЖНОГО УРАЛА

---

**Х**арактеристике природных условий Южного Урала посвящено достаточно большое число работ [Крашенинников, 1941; Крашенинников, Кучеровская-Рожанец, 1941; Кадильников, Тайчинов, 1973; Тайчинов, Бульчук, 1975; Агроклиматические..., 1976; Кучеров и др., 1976, 1987, 1989; Бурангулова, Мукатанов, 1975; Горчаковский, 1988; Мукатанов, 1976, 1992, 1998, 1999 и др.], поэтому мы остановимся только на основных особенностях рельефа, климата и растительности, необходимых при интерпретации результатов исследований.

**Рельеф.** Горная система Южного Урала находится на рубеже Европы и Азии, на его территории расположены Республика Башкортостан (РБ), Оренбургская и Челябинская области. Территория РБ расположена между 51°31' и 56°25' северной широты и 53°10' и 60°00' восточной долготы и занимает площадь более 143 тыс. км<sup>2</sup>. Южный Урал в пределах РБ начинается на севере хребтами Зигальга и Аваляк. На юге оканчивается Зилаирским плато. Выделяются три природные провинции: Предуралье, Южный (горный) Урал, Зауралье. Каждая из них представлена несколькими геоморфологическими регионами. По геологическому строению и рельефу выделяются следующие геоморфологические районы: Камско-Бельское равнинно-увалистое понижение, Белебеевская возвышенность, грядово-холмистая возвышенность Общего Сырта, низкогорья западных склонов Южного Урала, Уфимское плато, Юрюзано-Айская предгорная равнина, низкогорья восточных склонов Южного Урала, Зауральский пенеПЛен, низко- и среднегорья центральных хребтов Южного Урала, Зилаирское плато.

**Климат.** Для региона характерен континентальный климат с резко выраженной разницей среднемесячных температур [Агроклиматические..., 1976]. Зимние минимумы доходят до -44– 48°С, летние максимумы – до +35°С. В Предуралье климат умеренно-сухой, теплый. Сумма среднесуточных температур за период с температурами выше 10°С колеблется от 1500 до 2300°С. Продолжительность периода с указанными температурами составляет от 106 до 139 дней, безмо-

розного периода – 90–120. Отрицательная температура устанавливается в первой декаде ноября и держится примерно до первой декады апреля. Осадки выпадают неравномерно, наибольшее количество наблюдается в летние месяцы. Среднегодовое количество осадков составляет 396 мм.

На горном Южном Урале сумма среднесуточных температур за период с температурами выше 10°C самая низкая по РБ [Агроклиматические..., 1976] и колеблется от 900 до 2000°C. Продолжительность периода с указанными температурами составляет от 106 до 110 дней, безморозного периода – 90–100. В наиболее возвышенной части (г. Иремель и др.) этот период резко сокращается – до 40–50 дней, что обусловлено инверсией температур. Здесь выражена также большая суточная амплитуда – до 20° и более [Цветаев, 1960; Ишбирдин и др., 1996]. Южноуральский горный массив является наиболее влажной зоной в РБ. На его территории выпадает до 550–750 мм и более осадков в год [Фаткуллин, 1996]. По данным А.А. Цветаева [1960], на горном массиве Иремель сумма осадков за год составляет более 800 мм.

Для Зауралья характерны умеренно теплые, более засушливые климатические условия. Для этой зоны сумма среднесуточных температур за период с температурами выше 10°C колеблется от 1800 до 2200°C. Продолжительность периода с указанными температурами составляет от 119 до 136 дней, безморозного периода – 90–120. Отрицательная температура устанавливается в первой декаде ноября и держится примерно до первой декады апреля. Среднегодовое количество осадков составляет 300–400 мм [Агроклиматические..., 1976].

**Растительность.** Климатические условия обусловили разнообразие растительного покрова. В горах Южного Урала выражены широтная зональность и высотная поясность. На территории РБ прослеживаются следующие зоны растительности: бореально-лесная, широколиственно-лесная, лесостепная и степная, а в хребтовой полосе – горно-степные, горно-лесостепные, горно-лесные, подгольцовые и гольцовые пояса [Горчаковский, 1988].

Бореальная зона представлена в равнинной части территории РБ южной подзоной широколиственно-хвойных лесов, а в горной – подзоной южной тайги (район елово-пихтовых лесов и горной растительности). В эту подзону входят самые высокие в республике хребты Яман-Тау, Иремель и другие, где расположены участки лишайниковой, моховой тундры и субальпийские луга.

Широколиственно-лесная зона выражена лишь в равнинном Предуралье, в Зауралье она отсутствует. Растительность лесостепи представляет собой сочетание лесных и степных сообществ. Леса здесь образуют пестрый узор небольших массивов или колков. На большей части равнин Предуралья распространена лесостепь европейского типа с преобладанием в составе лесов широколиственных деревьев: *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *Ulmus glabra* и *Quercus robur*. Исключением является лишь Месягутовский район в северо-восточной части Предуралья, где в составе лесной растительности преобладают *Betula pendula*, *B. pubescens* и *Pinus sylvestris*. Лесостепь Зауралья – западносибирского типа, здесь широколиственных деревьев нет, а колки образуют *Betula pendula*, *B. pubescens* и *Populus tremula*.

В северной части лесостепи степной компонент растительности представлен зарослями кустарников: *Spiraea crenata*, *Cerasus fruticosa*, *Cotoneaster melanocarpus*, луговыми степями с богатым по видовому составу травостоем из разнотравья и остепненными лугами. В южной части лесостепной зоны в комбинации с лесами встречаются участки ковыльной степи.

В отличие от лесостепи в степной зоне на плакорных (равнинно-возвышенных) местоположениях леса нет, но небольшие участки лесной растительности располагаются в более увлажненных местах – долинах, по склонам оврагов и в поймах рек. В Предуралье в состав лесов входят *Acer platanoides*, *Ulmus glabra*, *Quercus robur*, *Betula pendula*, *B. pubescens*, *Populus tremula* и редко *Pinus sylvestris*, в долинах рек – *Populus nigra* и *Salix alba*; в Зауралье состав лесообразователей значительно беднее, сюда широколиственные деревья не заходят. Основу растительности этой зоны в пределах РБ прежде составляли степные сообщества.

---

## ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА КОМПЛЕКСОВ БЛИЗКОРОДСТВЕННЫХ ВИДОВ РОДА *DELPHINIUM* L.

---

### 2.1. Род *Delphinium* L.: распространение и таксономическая структура

**Р**од *Delphinium* L. насчитывает около 400 видов [Малютин, 1987], широко распространенных по земному шару [Малютин, 1992]. В Европе они встречаются в альпо-карпатской горной системе и в горах Средиземноморья, на территории европейской части России и Сибири доходят до берегов Ледовитого океана [Невский, 1937]. Очень много видов дельфиниумов в Китае [Wang, 1962; Alkelidar, Richards, 1981; Малютин, 1992]. Они встречаются на юге Азии в горах Сиамы, в Индии и в странах Передней Азии [Chauhan, Jain, 1972; Munz, 1967a, 1968], в Африке, растут в Эфиопии, Танзании, Мозамбике [Munz, 1967b]. Много видов дельфиниумов распространено в Северной Америке [Peterson, Mc Kenny, 1968; Waser, Prise, 1991, 1994; Baskin, Baskin, 1994]. Основные местообитания растений рода *Delphinium* – альпийские и субальпийские луга [Зиман, 1985]. Вероятным центром видообразования рода *Delphinium* является Центральная [Huth, 1895, цит. по Малютину, 1973] или Восточная Азия [Tamura, 1965].

Е. Хут [Huth, 1895, цит. по Малютину, 1973] предполагал, что расселение дельфиниумов началось с Гималайских гор и все виды происходят от короткошпорцевых, с его точки зрения, более примитивных форм. По мнению М. Тамуры [Tamura, 1965], центром, откуда представители семейства *Ranunculaceae* распространились на территорию Евро-Сибирской области и Арктики, служила Японо-Китайская область.

В Восточной Европе род представлен двумя секциями: *Delphinastrum* DC. и *Diedropetala* Huth [Цвелев, 1996], из которых на Южном Урале встречается только *Delphinastrum* DC. Восточноевропейские виды этой секции не всегда имеют хорошо выраженную эко-

лого-географическую обособленность, в связи с чем при последнем пересмотре Н.Н. Цвелевым [1996] секция была разделена на 4 группы близкородственных видов, названными «агрегатами»: *D. aggr. elatum* L., *D. aggr. cuneatum* Stev. ex DC., *D. aggr. dictyocarpum* DC. и *D. aggr. cheilanthum* Fisch., из которых первые три встречаются на Южном Урале. Виды группы *D. aggr. cheilanthum* Fisch. произрастают только в восточных районах Европейской Арктики [Цвелев, 1996].

Предложенные Н.Н. Цвелевым «агрегаты» по объему близки к сингамеону – совокупности биологических полувидов, которые связаны между собой частой или эпизодической гибридизацией [Grant, 1957]. Полувиды – это популяционные системы, находящиеся на промежуточных стадиях дивергенции, когда популяции не представляют собой ни хороших рас, ни хороших видов и связаны друг с другом благодаря незначительному скрещиванию и слабому обмену генами [Grant, 1963; Грант, 1984]. По объему они часто совпадают с таксономическими видами. Полувиды могут возникать вследствие первичного видообразования и как продукты гибридизации между видами, которые прежде были хорошо изолированы. Сингамеон ведет себя на своей внешней границе как хорошо изолированный биологический вид, но отличается от него более сложной внутренней структурой [Грант, 1984].

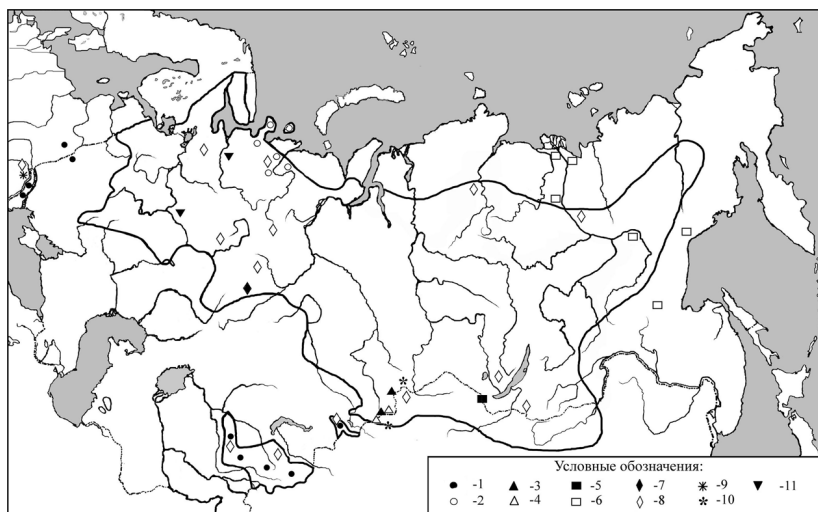
## **2.2. Комплексы близкородственных видов рода *Delphinium* L. на Южном Урале**

### **2.2.1. Комплекс *D. aggr. elatum* L.**

*D. aggr. elatum* представляет собой обширную сеть полувидов, центральное место в которой занимает *D. elatum* s. str. В Восточной Европе, в том числе на Южном Урале, комплекс *D. aggr. elatum* представлен 6 видами: *D. elatum* s. str., *D. alpinum* Waldst. et Kit., *D. cryophilum* (Nevski) Jurtz., *D. nacladense* Zapal., *D. villosum* Stev. и *D. nurguschense* Kulikov [Цвелев, 1996; Куликов, 2000]. Кроме того, в Сибири встречаются еще несколько морфологически близких к *D. elatum* s. str. видов: *D. ochotense* Nevski, *D. mirabile* Serg., *D. inconspicuum* Serg., *D. malyshevii* Frisen и *D. ukokense* Serg.

У вида *D. elatum* ось соцветия, цветоножки, чашечка и завязь – голые, реже почти голые, прицветники и прицветнички – узколинейные, стебли – более или менее волосистые только в нижней части [Цвелев, 1996]. Он является континентальным евро-азиатским боре-

альным видом, заходящим в Западную Европу только по горам и не достигающим на востоке Тихоокеанского побережья [Невский, 1937] (рис. 1). *D. elatum* начал заселение территории своего современного ареала в послеледниковое время около 12 тыс. лет тому назад [Малютин, 1973]. Благодаря интенсивному расселению, внутривидовой и межвидовой гибридизации, а также влиянию новых условий среды этот тетраплоидный вид образовал множество форм [Малютин, 1973]. На систематическом уровне это нашло отражение в выделении неко-



**Рис. 1. Ареалы видов комплекса *Delphinium aggr. elatum* L. на территории России и сопредельных государств [Невский, 1937; Юрцев, 1971; Фризен, 1990, 1993; Meusel, 1965]:**

1 – *D. elatum* s. str.; 2 – *D. cryophilum*; 3 – *D. ukokense*; 4 – *D. mirabile*; 5 – *D. malyshevii*; 6 – *D. ochotense*; 7 – *D. nurguschense*; 8 – *D. alpinum*; 9 – *D. nacladense*; 10 – *D. inconspicuum*; 11 – *D. villosum*

торыми авторами новых подвидов и поднятию ряда подвидов до уровня самостоятельных видов [Фризен, 1990; Цвелев, 1996; Куликов, 2000]. Выделенные из *D. elatum* новые виды, как правило, приурочены к краям географического и экологического ареала этого вида.

По мнению Н.И. Малютина [1973], вероятнее всего, *D. elatum* произошел от *D. grandiflorum* в результате гибридизации и удвоения числа хромосом, так как при скрещивании с *D. grandiflorum* он дает гиб-

риды, внешний облик которых имеет большое сходство с восточносибирским видом *D. cheilanthum*, с которым очень близок *D. grandiflorum*.

В тундровой зоне Арктики *D. elatum* замещается на близкие к нему виды – *D. cryophilum* и *D. ochotense*. Вид *D. cryophilum* выделен по наличию обильного опушения из длинных оттопыренных волосков по всему или почти всему стеблю при единичном присутствии железистых пузыревидных волосков. Единично растения *D. cryophilum* встречаются в бассейнах рек Мезени и Печоры, где нередко гибридные популяции с *D. elatum* [Цвелев, 1996]. Вид *D. ochotense* обычен в районе самой северной полосы редколесий и в подзонах южных (губа Буор-Хая) и типичных тундр горной долины р. Лены и ее левых и правых притоков. Он также встречается в низовьях р. Лены, в бассейне р. Хараулаха и других рек, впадающих в губу Буор-Хая. Вне Арктики этот вид отмечен в Северном Верхояне (р. Унгуохтах на хребте Орулган), в бассейне верхнего течения р. Алдан на хребте Становой (голец Эвота), в Южной части Охотского побережья [Юрцев, 1971]. Некоторые систематики признают эти виды самостоятельными [Фризен, 1990; Черепанов, 1995], другие [Юрцев, 1971] рассматривают как подвиды *D. elatum* (*D. elatum* ssp. *cryophilum* и *D. elatum* ssp. *ochotense*).

К *D. elatum* s. str. близок *D. villosum*. Он сходен с *D. elatum* s. str., но цветоножки и оси соцветия у него густо покрыты довольно длинными и отстоящими, более или менее изогнутыми книзу простыми волосками. По мнению Н.Н. Цвелева [1996], он возник в культуре в результате гибридизации *D. elatum* s. str. с одним из густоволосистых видов из родства *D. cuneatum* s. str. (скорее всего с *D. subcuneatum* Tzvel.), о чем свидетельствует немного клиновидно-оттянутое основание пластинок средних и верхних стеблевых листьев. Вид введен в культуру и иногда дичает. В Восточной Европе, как считает автор, имеются два естественных его местонахождения: по склонам к р. Волге у села Красное Ярославской области и на р. Пинеге. Однако и они, вероятно, имеют антропогенное происхождение [Цвелев, 1996].

В Восточных Карпатах встречается *D. nacladense* [Вісюліна, 1952]. Этот вид выделен из подвида *D. elatum* (*D. elatum* subsp. *nacladense* (Zapal) Holub) по наличию мягкого опушения с извилистыми простыми волосками в сочетании с густым железистым опушением. У него в опушении соцветий присутствуют и длинные, и более короткие отто-



пыренные простые и железистые волоски. Произрастает на известняковых скалах Чивчинских гор [Добрачева и др., 1987; Цвелев, 1996].

В европейской и арктической флоре есть еще один представитель близких к *D. elatum* видов – *D. alpinum*, который часто объединяется с *D. elatum* и рассматривается как его подвид [Черепанов, 1995]. От *D. elatum* этот вид [Цвелев, 1996] отличается тем, что ось соцветия, цветоножки и чашелистики снаружи довольно густо покрыты очень короткими оттопыренными прямыми волосками, часто заметно расширенными в нижней части или отчасти железистыми. Он приурочен, главным образом, к горным районам Южной Сибири, Средней Азии и Урала с изолированными участками ареала в Карпатах. Произрастающие в предгорьях и низкогорьях Среднего и южной части Северного Урала растения *D. alpinum* имеют завязи и плоды, более или менее густо опушенные короткими железистыми волосками, которые обычно сильно изреживаются при созревании. П.В. Куликов [2000] предложил их рассматривать в качестве особой разновидности – *D. alpinum* var. *hebecarpum*.

В высокогорьях на границе Среднего и Южного Урала встречается выделенный П.В. Куликовым [2000] из *D. elatum* эндемичный вид *D. nurguschense* Kulikov с обильным опушением всех органов. Он отличается не только значительно более густым двухъярусным (состоящим из коротких желтоватых пузыревидно расширенных в основании и более длинных прямых белых простых волосков) опушением стеблей (обычно по всей длине), черешков листьев, осей соцветий, цветоножек и чашелистиков, но и опушением завязей и листовок, состоящим из относительно длинных и густых белых прижатых или полуттопыренных простых волосков, сохраняющихся при созревании плодов [Куликов, 2000].

Достаточно хорошо исследована дифференциация близких к *D. elatum* видов в Сибири [Сергиевская, 1930а,б, 1954; Попов, 1957; Малышев, 1965; Фризен, 1990, 1993]. Л.П. Сергиевская выделила из *D. elatum* 3 высокогорных вида: *D. mirabile*, *D. inconspicuum* и *D. ukokense*. Вид *D. mirabile* выделен по наличию в нижней и средней части стебля густых (иногда редких) коротких мягких волосков, а в соцветии – густых коротких желтоватых волосков с примесью длинных белых. Вид *D. inconspicuum* выделен по наличию простых длинных и коротких мягких с примесью железистых волосков, более обильных в верхней части стебля, а также густых коротких простых и железистых волосков в соцветии. Вид *D. ukokense* отличается наличием

густого короткого железистого опушения с примесью простых волосков, более обильных на цветоножках и прицветничках [Фризен, 1990, 1993]. Эти 3 вида в сводке С.К. Черепанова [1995] рассматриваются как самостоятельные. Общей их отличительной чертой является низкорослость (максимальная высота около 40 см), что, возможно, связано с суровыми климатическими условиями местообитаний. *D. mirabile* и *D. ukokense* являются эндемиками Сибирской флоры. Все 3 вида встречаются в Западной Сибири: *D. mirabile* – в пойме р. Талдура, *D. ukokense* – на плоскогорье Укок, в долине рек Джумалы и Ак-Кол, а также на севере Сибири (р. Шуй на Шапшальском хребте), а *D. inconspicuum*, кроме того, – на юго-востоке Казахстана и в Северо-Западной Монголии [Фризен, 1993]. Восточносибирский высокогорный эндемик *D. malyschevii* выделен по наличию в соцветии густого железистого опушения с примесью простых белых волосков [Фризен, 1993].

Таким образом, систематические различия *D. elatum* и близких к нему видов основаны на особенностях характера опушения стебля и соцветия, причем авторами объем этих видов трактуется по-разному.

У растений комплекса *D. aggr. elatum* встречается опушение четырех типов:

- 1) железистое (короткие желтоватые волоски с пузыревидно расширенными основаниями);
- 2) щетинистое длинное опушение простыми оттопыренными белыми волосками;
- 3) щетинистое короткое опушение простыми оттопыренными волосками;
- 4) мягкое извилисто-волнистое.

В природе виды с «чистым» типом опушения встречаются редко, и их опушение обычно представлено несколькими типами волосков. Анализ закономерностей распространения на территории России и бывшего СССР близких к *D. elatum* видов по типу опушения (см. рис. 1) позволил выявить следующие закономерности.

1. Растения с неопушенными побегами или имеющие редкое прямое опушение в нижней части стебля (типичный вариант *D. elatum* var. *elatum*) широко распространены на равнинных местообитаниях с умеренным климатом, а также на Северном и Приполярном Урале [Куликов, 2000].

2. Растения с выраженным густым щетинистым опушением (*D. cryophilum*) распространены реже, встречаются в более суровых климатических условиях (тундровые зоны Арктики) и эпизодически в широтах с более умеренным климатом. Этот тип опушения встречается также в соцветии европейского равнинного эндемичного вида *D. villosum* и карпатского вида *D. nacladense*. Вероятно, эти виды сформировались на равнинах в перигляциальных зонах в плейстоценовом периоде.

3. Растения с выраженным железистым опушением (*D. malyschevii* и *D. ukokense*) характерны для субальпийских лугов Алтая. Этот тип опушения в той или иной степени присутствует у растений всех видов и разновидностей (*D. alpinum*, *D. nurguschense*, *D. mirabile*, *D. inconspicuum* и *D. nacladense*), встречающихся в субальпийских лугах от Сибири до Средней Европы, а также Крайнего севера (*D. cryophilum* и *D. ochotense*), но отсутствует у растений Северного и Приполярного Урала. Виды с выраженным железистым опушением сформировались, возможно, еще до плейстоценового периода, а в плейстоценовый – спустились на равнину, образуя непрерывный ареал и скрещиваясь с другими видами, не имеющими опушения этого типа.

4. Растения с выраженным мягким извилистым опушением встречаются в субальпийских лугах Алтая и северо-западной Монголии (*D. inconspicuum*), а также в арктической тундре (*D. ochotense*).

Можно предположить, что современное разнообразие форм *D. elatum* и близких к нему видов образовалось в результате межвидовой гибридизации растений с доминированием различных типов опушения. Эти виды могли быть как тетраплоидными, так и диплоидными. Последние, по мнению Н.И. Малютина [1973], ближе к исходным предковым видам. Диплоидное число хромосом (16) имеется у *D. malyschevii* [Фризен, 1993]. Вероятно, этот вид наиболее близок к предковым формам тетраплоидных видов [Соколовская, 1962; Хромосомные..., 1969; Левитский, 1976; Красников, Шауло, 1986 и др.] с железистым опушением в соцветии (*D. cryophilum* и *D. inconspicuum*). К сожалению, для большинства видов (*D. alpinum*, *D. nacladense*, *D. ochotense*, *D. villosum*, *D. mirabile* и *D. ukokense*) данных по их плоидности нет.

Из видов комплекса *Delphinium* aggr. *elatum* в «Определителе высших растений Башкирской АССР» [1988] указывается только *D. elatum*, однако наличие в гербарии Института биологии УНЦ РАН экземпляров этого вида с железистым опушением на стебле и в соцветии сви-

детельствовует о том, что наряду с *D. elatum* на Южном Урале могут иметь распространение и *D. alpinum*, и *D. nurguschense*.

### 2.2.2. Комплекс *D. aggr. cuneatum* Stev. ex DC.

У растений этого комплекса стебли высокие и более или менее волосистые, с простыми волосками; листья при основании клиновидные, оттянутые в черешок, глубже середины рассечены на доли; цветы некрупные, синие, со шпорцем, обычно равным листочкам околоцветников, в густой, простой или при основании ветвистой кисти, многочисленные. Прицветнички разнообразной формы; листовок три, они голые или волосистые.

Комплекс включает 4 близких вида – *D. cuneatum* Stev. ex DC., *D. subcuneatum* Tzvcł., *D. litwinowii* Sambuk, *D. duhmborgii* Huth. К *D. cuneatum* s. str. Н.Н. Цвелев [1996, 2001] относит лишь популяции с голым или почти голым соцветием и узколинейными прицветниками, распространенные главным образом в бассейнах Оки и средней Волги, а также на Среднем Урале.

У вида *D. subcuneatum* ось соцветия, цветоножки и чашелистики снаружи довольно густо покрыты очень короткими, курчавыми, прилегающими волосками. Прицветники и прицветнички шиловидно-линейные. Завязь и плоды обычно голые, реже очень коротко волосистые. От наиболее близкого вида – *D. cuneatum* Stev. ex DC. – отличается соцветиями и чашелистиками: снаружи довольно густо, но очень коротко опушенными (не голыми). Ареал этого вида включает Среднее Поволжье, Южный Урал и Северную Украину.

Вид *D. litwinowii* очень сходен с предыдущим, но имеет ланцетно-яйцевидные или широколанцетные прицветники и прицветнички. Широко распространен от р. Оки до Полтавской, Харьковской, Воронежской и Саратовской областей на юге, а на востоке – до Южного Урала [Цвелев, 1996].

Вид *D. duhmborgii* сходен с *D. litwinowii*, но ось соцветия, цветоножки и чашелистики снаружи голые, реже почти голые. От *D. cuneatum* отличается более широкими прицветниками и прицветничками. Распространен в восточных и юго-восточных частях Волжско-Донского флористического района, но спорадически встречается также в северных районах Украины, а также в окрестностях Бузулука Оренбургской области. Этот вид был описан по ма-

териалу из Юго-Восточной Европы, с Алтая и Тянь-Шаня. Одновременно на Алтае была описана разновидность *D. duhmbergii* var. *retropilosum* Huth, позднее принятая за особый вид – *D. retropilosum* (Huth) Sambuk, к которому, как оказалось, принадлежат и другие сибирские экземпляры, приведенные при первоописании *D. duhmbergii* (в том числе и экземпляры Думберга, в честь которого назван вид с Алтая). Цитированные экземпляры с Тянь-Шаня в настоящее время относят к *D. turkestanicum* Huth или к *D. confusum* M. Pop. Для него, как и для всего вида, указываются голые снаружи чашелистики и широкие (как у *D. litwinowii*) прицветники и прицветнички.

В отличие от видов комплекса *D. aggr. elatum* виды комплекса *D. aggr. cuneatum* плохо дифференцированы экологически и географически. Их основные таксономические различия связаны со степенью опушенности соцветия и чашелистиков, а также шириной прицветников и прицветничков.

В «Определителе высших растений Башкирской АССР» [1988] указывается только *D. cuneatum*, но, по данным Н.Н. Цвелева [1996], до Южного Урала могут доходить *D. subcuneatum* и *D. litwinowii*.

### **2.2.3. Комплекс *D. aggr. dictyocarpum* DC.**

Это еще более ксерофитизированная группа видов обычно с более узкими долями листьев и более низкими стеблями. Основное отличие ее от двух предыдущих агрегатов – окраска лепестков, которые здесь не темно-бурые, а светло-желтые с большей или меньшей примесью синего цвета, особенно на нижней паре лепестков-стаминодиев.

Комплекс включает виды *D. pubiflorum* (DC.) Turcz. ex Huth, *D. dictyocarpum* DC., *D. cyananthum* Nevski, *D. uralense* Nevski [Цвелев, 1996].

*D. pubiflorum* по форме листьев, прицветников и прицветничков, а также по опушению в соцветии сходен с *D. subcuneatum* и *D. cyananthum*, отличаясь от них густоволосистыми с обеих сторон (а не только снаружи) чашелистиками, а от первого из них еще и окраской лепестков. Имеет относительно небольшой ареал, охватывающий юго-восток Волжско-Донского, запад За-волжского и север Нижне-Донского флористических районов.

*D. dictyocarpum* – преимущественно западносибирский вид, заходящий на Средний и Южный Урал. Чашелистики, цветоножки и ось соцветия голые.

*D. cyananthum* отличается от предыдущего вида густым опушением всех частей соцветия из очень коротких курчавых простых волосков. Эндемичный вид, встречающийся на Алтае и в Средней Азии.

*D. uralense* – узкоэндемичный вид, известный только с Зилаирского плато на Южном Урале. Является результатом еще более значительной ксерофитизации исходного для всего агрегата типа: имеет волосистые по всей длине стебли и густоволосистые завязи и плоды.

Виды комплекса *D. aggr. dictyocarpum* хорошо дифференцированы географически. Основные таксономические различия связаны со степенью опушенности стеблей и соцветий растений. В «Определителе высших растений Башкирской АССР» [1988] указываются виды *D. uralense* и *D. dictyocarpum*, но, по литературным данным [Цвелев, 1996], на Южном Урале может встречаться *D. cyananthum*.

---

## МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

---

### 3.1. Анализ распространения видов

**В** ходе проведенных в 1997–2001 гг. маршрутных исследований выявлены 42 местообитания растений комплекса *D. aggr. elatum* L., 36 местообитаний *D. aggr. dictyocarpum* DC. (14 – *D. dictyocarpum* DC. и 22 – *D. uralense*) и 4 местообитания *D. aggr. cuneatum* DC. На типичных участках закладывали стандартные геоботанические описания на площади от 100 м<sup>2</sup> (на открытых местообитаниях) до 400 м<sup>2</sup> (под пологом леса). В период камеральной обработки описаний проводили их классификацию и привязку к существующей системе единиц эколого-флористической классификации растительных сообществ Южного Урала [Александрова, 1969; Соломещ и др., 1998; Миркин, Наумова, 1998]. Затем анализировали распространение растительных сообществ с присутствием изучаемых видов и участие видов во флористическом составе сообществ.

### 3.2. Анализ фенотипической и популяционной морфологической изменчивости

**Сбор материала.** Материал для анализа фенотипической и популяционной морфологической изменчивости растений рода *Delphinium* был собран на 38 пробных площадях, заложенных в различных частях ареалов этих видов, в наиболее контрастных по экологическим условиям растительных сообществах, выявленных на основе предварительных исследований их приуроченности к элементам рельефа, коренным и производным типам растительности [Канчурин, Федоров, 2000а,б; Мухаметзянова, Федоров, 2000; Федоров, Мухаметзянова, 2002]. Характеристика пробных площадей приведена в табл. 1, размещение показано на рис. 2–4.

Таблица 1

Характеристика пробных площадей растений комплексов *Delphinium aggr. elatum* L., *Delphinium aggr. discoloratum* DC. и *Delphinium aggr. sinense* DC.

Сокращенные названия выборок	2	3	4	5	6	7	8
	Пробная площадь	Приуроченность к рельефу	Тип растительного сообщества*	Высота травяного яруса, см	Сомкнутость травяного яруса, %	Сомкнутость древесного яруса, %	Участие вида в растительном сообществе, %
1							
			<i>Delphinium aggr. elatum</i> L.				
И6	Ирмельская-6	северный склон 30°	Su-Aa, U-F	200	70	0.5	3-5
СИ	Симская	лог	Ai	180	80	80	единично
ИН	Инарская	северный склон 25°	A-De	70	20	40	10-15
Б5	Белорецкая-5	понижение	A-De	150	100	60	3-5
ШГ	Шульган-Ташская	лог	Co-As, U-F	190	90	30	5-10
КБ	Киекбаевская	лог	Co-As, U-F	190	80	30	3-5
НУ	Нуралинская	лог	Ai	100	70	50	единично
ТБ	Тубинская	лог	Ai	120	70	50	единично
КИ	Кигинская	лог	A-De	40	60	20	единично
К1	Караидельская-1	северный склон 5°	Co-As, U-F	200	95	30	единично
К2	Караидельская-2	лог	U-F, Co-As	170	100	10	1-2
К3	Караидельская-3	северный склон 45°	Ca-Po	45	50	60	единично
УЧ	Учалинская	лог	U-F	150	80	10	единично
ТЛ	Талихская	лог	Co-As	100	85	30	единично
ДУ	Дуванская	лог	Ai, U-F	180	100	20	единично
МК	Макаровская	лог	U-F	120	90	40	3-5



1	2	3	4	5	6	7	8
АР	Архангельская	лог	Ai , U-F	150	95	50	5
БЛ	Благовещенская	прирусловая терраса	A-De	140	80	15	1-3
МИ	Мишкинская-1	лог	Co-As, Ai	120	90	40	единично
ТВ	Тавтимановская	лог	Ai , U-F	45	70	50	единично
<i>Delphinium aggr. cuneatum</i> DC.							
КК	Кандрыкульская	платообразная вершина	L-Q	70	80	50	единично
АК	Аслыкульская	платообразная вершина	L-Q	65	80	45	единично
<i>Delphinium aggr. dictyocarpum</i> DC.							
<i>Delphinium dictyocarpum</i> DC.							
МЕ	Мелеузовская	юго-восточный склон холма 25°	L-H	45	100	-	3-5
ЗИ	Зианчуринская	восточный склон холма 25°	An	40	70	-	единично
БУ	Бурзянская	северный склон 25° над р. Белая	An	80	70	-	единично
ИД	Идельбаковская	юго-восточный склон холма 20°	L-H	60	90	-	1-2
С1	Семиколенковская-1	юго-восточный склон холма 25°	An	60	100	-	единично
Ю1	Юмагузинская-1	лощина на юго-западном склоне балки 30°	An	80	70	-	1-2
АМ	Акмурунская	лог на юго-восточном склоне холма 20°	An	80	85	-	1-2
ЮЛ	Юлдыбаевская	восточный склон холма 15°	An	120	50	-	единично
<i>Delphinium uralense</i> Nevski							
СГ	Сагитовская	ровная вершина сырта	L-Q	18	90	30	1-2
КА	Каргалинская	сырт, юго-восточный склон 15°	L-Q	120	95	30	1-2

Окончание табл. 1

1	2	3	4	5	6	7	8
ШТ	Шайтан-Ташская	сырт, юго-восточный склон 20°	Ап	40	85	-	единично
X1	Худабандинская-1	сырт, выровнено	Ос	20	40	-	1-2
X2	Худабандинская-2	вершина сырта, выровнено	Н-S	30	40	-	1-2
C2	Семиколенковская-2	сырт, лощина на юго-западном склоне 5°	L-H	50	85	-	3-5
ИБ	Ибраевская	край сырта, юго-западный склон 15°	Ос	20	45	-	1-2
БЕ	Бердяшская	сырт, западный склон 5°	L-H	100	80	-	единично

\* Сокращение названий растительных сообществ: А-De – Aconito-DeIphinetum elati, Со-As – Cirsio oleracei-Aconitatum septentrionalis, U-F – Urtico-Filipenduletum, Ca-Po – Carici albae-Piceetum obovatae, А1 – Ainetum incanae, Cu-Aa – Cicerbito uralensis-Aconogonnetum alpini, L-H – Lathyro pallescentis-Helictotrichon scheliani, An – Amygdalio nanae, L-Q – Lathyro-Quercion roboris, Os – Orastachion spinosae, H-S – Helictotricho-Stirpion

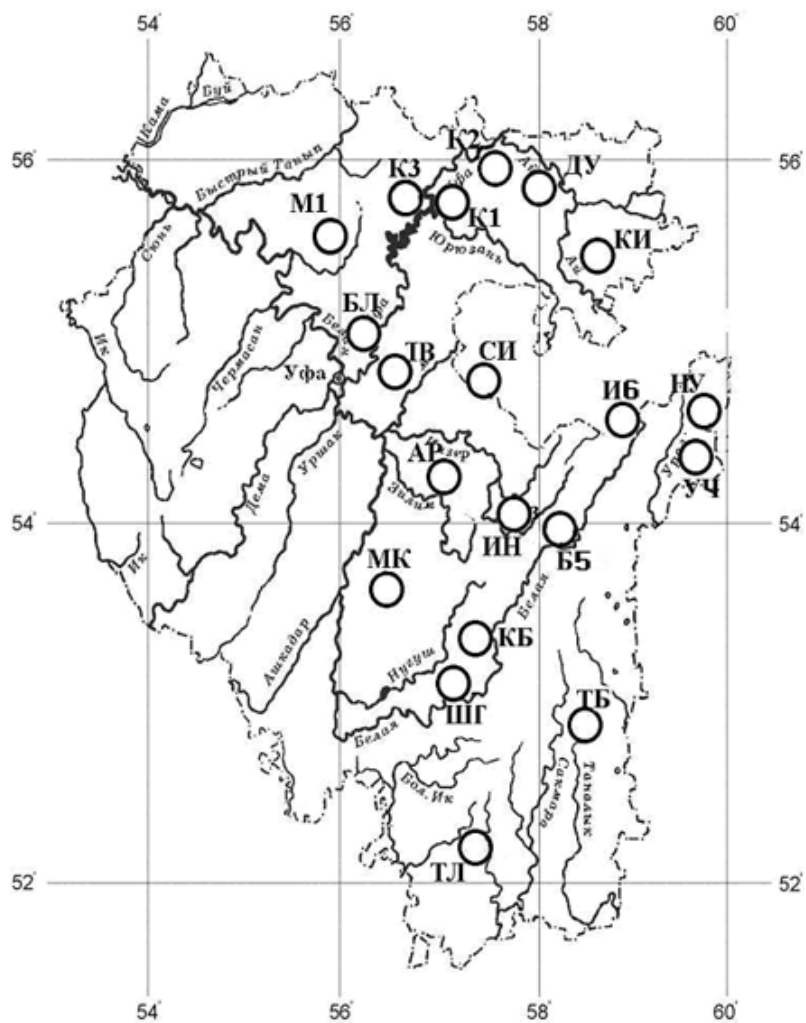


Рис. 2. Размещение пробных площадей комплекса *Delphinium aggr. elatum* L. (Здесь и далее: полные названия выборок приводятся в табл. 1)

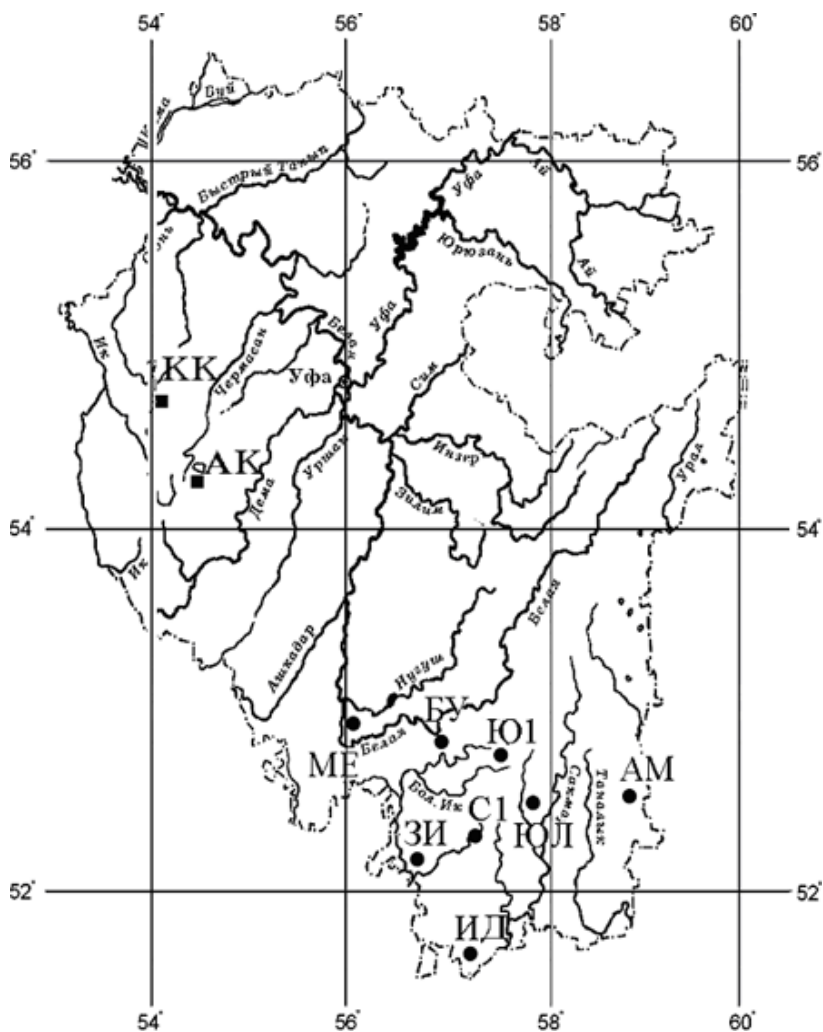


Рис. 3. Размещение пробных площадей *Delphinium dictyocarpum* DC. (●) и *Delphinium aggr. cuneatum* DC. (■)



Рис. 4. Размещение пробных площадей *Delphinium uralense* Nevski на Зилаирском плато

Пробные площади закладывали на участках, типичных для выбранных типов растительных сообществ. На каждой из них случайным образом, но не ближе чем в 20 м друг от друга отбирали 30–35 генеративных растений. У отобранных генеративных растений отмечали возрастное состояние, число побегов, высоту и ряд других вариабельных параметров стебля, листа, соцветия и цветка (всего 51) (табл. 2, рис. 5–8), отражающих облик растений из различных местообитаний.

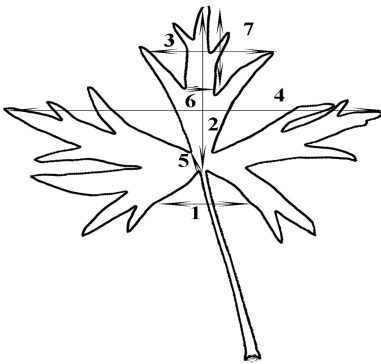


Рис. 5. Измерения морфологических параметров листа у растений рода *Delphinium* L.:

- 1 – длина листовой пластинки;
- 2 – ширина листовой пластинки;
- 3 – ширина основания средней лопасти;
- 4 – ширина основания центральной доли средней лопасти;
- 5 – длина средней лопасти;
- 6 – длина нерасчлененной части листовой пластинки;
- 7 – угол между крайними лопастями

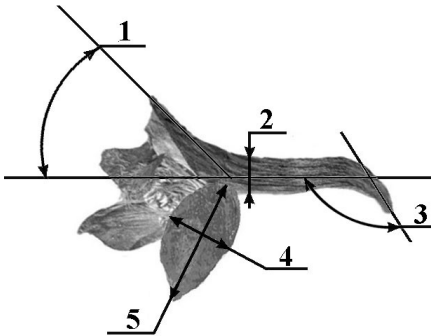


Рис. 6. Измерения морфологических параметров цветка у растений рода *Delphinium* L.:

- 1 – угол верхнего отгиба венчика;
- 2 – ширина шпорца;
- 3 – угол изгиба шпорца;
- 4 – ширина листочков околоцветника;
- 5 – длина листочков околоцветника

Возрастное состояние генеративных растений отмечали по трехбалльной шкале [Михайловская, 1976; Смирнова и др., 1976; Федоров, Мартыанов, 1993]: 1 – молодые растения (с одним цветущим побегом и еще не партикулировавшимся стеблекорнем); 2 – средневозрастные (с частично партикулировавшимся стеблекорнем, имею-

щие только генеративные побеги); 3 – стареющие (на части отделяющихся партикул стеблекорня вследствие их старения прекращается образование генеративных побегов). Развитость соцветия генеративных растений отмечали также по трехбалльной шкале [Федоров и др., 1956]: 1 – соцветия без паракладиев; 2 – соцветия с паракладиями первого порядка; 3 – соцветия с паракладиями второго порядка.

Длину и густоту опушения стебля измеряли на высоте 5–10 см от корневой шейки в трехкратной повторности под биноклем МБС-9 с 4-кратным увеличением. Интенсивность окраски цветков отмечали по трехбалльной системе: почти белые, синие, темно-синие [Невский, 1937].

**Статистическая обработка.** Выделение фенотипов растений и анализ популяционной структуры близкородственных видов проводили двумя методами: по систематически значимым признакам (характеру опушения органов растений) и методом кластерного анализа по совокупности как систематически значимых, так и морфологических признаков, не используемых при разделении близких видов, но отражающих особенности формы, окраски и опушения. При выделении фенотипов у видов комплекса *D. aggr. elatum* и *D. aggr. dictyocarpum* использовали 25 морфологических параметров растений, у вида *D. uralense* – 30 (табл. 2).

Анализ популяционной структуры проводили по средневыворочным значениям вышеуказанных морфологических параметров, а также частоте встречаемости фенотипов. Средневыворочные значения



Рис. 7. Измерения морфологических параметров соцветия у растений рода *Delphinium* L.: 1 – длина соцветия; 2 – длина конечного междоузлия соцветия

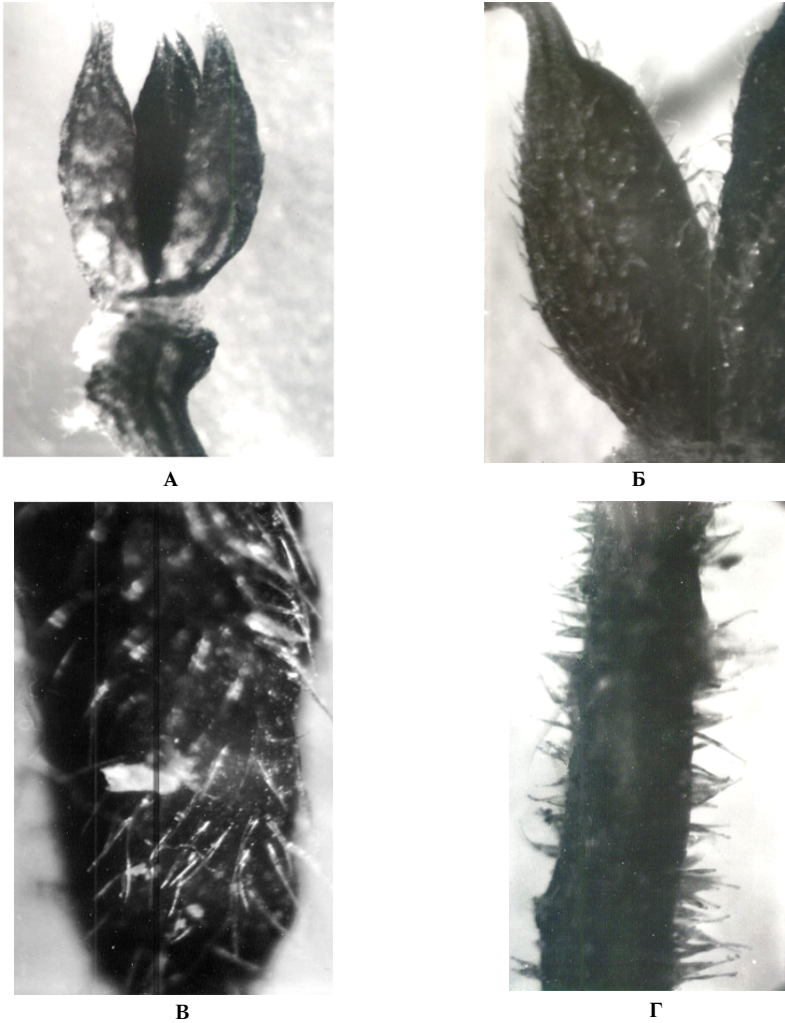


Рис. 8. Опушение генеративных органов растений *Delphinium aggr. elatum* L.:  
 А – завязь голая, Б – завязь с железистым опушением, В – завязь с простым и железистым опушением, Г – железистое опушение на цветоножке

параметров отражают, в первую очередь, адаптацию популяций к конкретным местообитаниям, а частота встречаемости фенотипов – еще и историю формирования современного внутривидового разнообразия.



Измеренные морфологические параметры растений рода *Delphinium* L.

Параметры	Сокращения	Параметры	Сокращения
1	2	1	2
1. Возрастное состояние растений:		III. Соцветия	
а) молодые генеративные	$V_p$	11. Длина соцветия, см	$D_c$
б) средневозрастные генеративные	$V_{p,1}$	12. Число паракладиев первого порядка, шт.	$Ч_{п1}$
в) стареющие генеративные	$V_{p,2}$	13. Длина верхнего паракладия, см	$D_{п1}$
2. Число побегов, шт.	$Ч_p$	14. Длина конечного междоузлия соцветия, см	$D_{кц}$
3. Число генеративных побегов, шт.	$Ч_{гп}$	15. Развитие соцветия:	$Р_c$
4. Максимальная высота побега, см	$D_m$	а) без паракладиев	$Р_{c,0}$
		б) с паракладиями первого порядка	$Р_{c,1}$
		в) с паракладиями второго порядка	$Р_{c,2}$
5. <u>Пигментированность стебля:</u> <sup>1</sup>		15. Относительная длина конечного междоузлия ( $D_{кц}/D_c$ )	$O_{D_{кц}}$
а) зеленый, без бурой пигментации	$Ч_1$	16. <u>Относительная длина верхнего паракладия (<math>D_{п1}/D_{кц}</math>)</u>	$M_c$
б) с буроватыми пятнами в верхней части	$Ч_1,1$	17. Относительная длина соцветия ( $L_c/D_p$ )	$O_{L_c}$
в) почти полностью пигментированный	$Ч_1,2$	18. Плотность соцветия ( $Ч_{п1}/D_c$ )	$P_c$
6. Число черешковых листьев, шт.	$Ч_{чп}$	19. <u>Опушение соцветий:</u>	$O_{чс}$
7. <u>Опущенность (<math>Ч_{чп}/D_p</math>)</u>	$O_n$	1) железистое:	$O_{чс,ж}$
8. <u>Наличие опушения в нижней части побега:</u>	$O_{пн}$	а) отсутствует	$O_{чс,ж,0}$
а) простого длинного:	$O_{пн,1}$	б) редкое	$O_{чс,ж,1}$
б) редкое	$O_{пн,0}$	в) густое	$O_{чс,ж,2}$
в) густое	$O_{пн,1}$	2) простое:	$O_{чс,п}$
2) железистого <sup>2</sup> :	$O_{пн,2}$	а) отсутствует;	$O_{чс,п,0}$
а) отсутствует	$O_{пн,ж}$	б) редкое	$O_{чс,п,1}$
б) редкое	$O_{пн,ж,0}$	в) густое	$O_{чс,п,2}$
в) густое	$O_{пн,ж,2}$	20. <u>Опушение завязей:</u> <sup>2</sup>	$O_{з3}$
9. <u>Длина опушения в нижней части побега, мм:</u>		1) железистыми волосками:	$O_{з3}$
а) короткого	$Д_{О,к}$	а) отсутствует	$O_{з3,0}$
б) длинного	$Д_{О,д}$	б) редкое	$O_{з3,1}$
10. <u>Густота простого опушения в нижней части побега, шт./мм<sup>2</sup></u>		в) густое	$O_{з3,2}$
а) короткого	$Г_{О,к}$	2) простыми волосками:	$O_{пз3}$
б) длинного:	$Г_{О,д}$	а) отсутствует	$O_{пз3,0}$
а) отсутствует	$Г_{О,д,0}$	б) редкое	$O_{пз3,1}$
б) редкое	$Г_{О,д,1}$	в) густое	$O_{пз3,2}$
в) густое	$Г_{О,д,2}$		

Окончание табл. 2

I	2	I	2
IV. Цветка:			Ш <sub>се</sub>
<b>21. Оттенок окраски цветков<sup>3</sup>:</b>	О <sub>ч</sub> О <sub>ч1</sub> О <sub>ч2</sub> О <sub>ч3</sub>		Ш <sub>ср1</sub> Ш <sub>ср2</sub>
а) голубой			
б) синий			
в) фиолетовый			
<b>22. Интенсивность окраски цветков:</b>	ИО <sub>ч</sub>		У <sub>л</sub>
а) у <i>Delphinium</i> agg. <i>elatium</i> – почти белая или бледно-синяя, у <i>Delphinium</i> agg. <i>dictyosarum</i> – белая, почти белая	ИО <sub>ч1</sub>		Д <sub>ин</sub>
б) у <i>Delphinium</i> agg. <i>elatium</i> – синеватая; у <i>Delphinium</i> agg. <i>dictyosarum</i> – синяя, голубая, фиолетовая	ИО <sub>ч2</sub>		Д <sub>вен</sub>
в) у <i>Delphinium</i> agg. <i>elatium</i> – темно-синяя; у <i>Delphinium</i> agg. <i>dictyosarum</i> – интенсивно синяя, интенсивно голубая, интенсивно фиолетовая	ИО <sub>ч3</sub>		Ш <sub>ослр</sub>
<b>23. Ширина шпорца, мм</b>	В <sub>ш</sub>		Ш <sub>ср</sub>
24. Длина шпорца, мм	Д <sub>ш</sub>		Ш <sub>вен</sub>
<b>25. Относительная ширина (высота) шпорца (Ш<sub>ш</sub>/Д<sub>ш</sub>)</b>	ОВ <sub>ш</sub>		И <sub>л</sub>
<b>26. Изогнутость шпорца, в градусах</b>	И <sub>ш</sub>		И <sub>л</sub>
<b>27. Отогнутость верхнего края венчика, в градусах</b>	СР <sub>ч</sub>		И <sub>л</sub>
28. Длина листочка околоцветника, мм	Д <sub>лок</sub>		ОД <sub>осл</sub>
<b>29. Ширина листочка околоцветника, мм</b>	Ш <sub>лок</sub>		ОШ <sub>осл</sub>
<b>30. Относительная длина листочков околоцветника (Д<sub>лок</sub>/Д<sub>ш</sub>)</b>	ОД <sub>лок</sub>		ОШ <sub>ослосл</sub>
<b>31. Относительная ширина листочков околоцветника (Ш<sub>лок</sub>/Д<sub>лок</sub>)</b>	ОШ <sub>лок</sub>		ОШ <sub>ослосл</sub>
<b>32. Цвет стаминолист<sup>3</sup>:</b>	Ц <sub>ст</sub>		ОШ <sub>осл</sub>
а) беловатый	Ц <sub>ст1</sub>		О <sub>л</sub>
б) синий	Ц <sub>ст2</sub>		О <sub>л0</sub>
в) буроватый	Ц <sub>ст3</sub>		О <sub>л1</sub>
<b>33. Длина пластинки стаминолист<sup>3</sup>, мм</b>	Д <sub>се</sub>		О <sub>л2</sub>
<b>34. Ширина пластинки стаминолист<sup>3</sup>, мм</b>			
V. Листа:			
36. Тип листьев:			
а) крайние доли листовых пластины не налагаются друг на друга			
б) крайние доли листовых пластины налагаются друг на друга			
<b>37. Угол между крайними долями листовых пластины, в градусах</b>			
38. Длина листовых пластины, мм			
39. Длина нерассеченной части листовых пластины, мм			
40. Ширина листовых пластины (по средним долям), мм			
41. Длина центрального сегмента средней лопасти, мм			
42. Ширина основания центральной доли средней лопасти, мм			
43. Максимальная ширина средней лопасти, мм			
44. Ширина основания средней лопасти, мм			
<b>45. Индекс рассеченности листовых пластины (Д<sub>лок</sub>/Д<sub>ш</sub>)</b>			
<b>46. Относительная длина центрального сегмента средней лопасти (Д<sub>осл</sub>/Д<sub>ш</sub>)</b>			
<b>47. Относительная ширина листа (Ш<sub>л</sub>/Д<sub>л</sub>)</b>			
<b>48. Относительная ширина основания центральной доли средней лопасти (Ш<sub>осл</sub>/Ш<sub>осл</sub>)</b>			
<b>49. Относительная ширина средней лопасти (Ш<sub>ср</sub>/Ш<sub>осл</sub>)</b>			
<b>50. Относительная ширина основания средней лопасти (Ш<sub>осл</sub>/Д<sub>ш</sub>)</b>			
<b>51. Опущенность нижней стороны листа:</b>			
а) лист толый			
б) лист опущен только по жилкам			
в) лист опущен полностью			

<sup>1</sup> Полуширинным шрифтом выделены параметры, использованные для кластерного анализа у всех видов.

<sup>2</sup> Параметры, используемые только для комплекса *Delphinium* agg. *elatium* L.

<sup>3</sup> Параметры, используемые только для комплекса *Delphinium* agg. *dictyosarum* DC.

Кластерный анализ проводили по программе SYN-TAX IV [Podani, 1990], предназначенной для анализа экологических и таксономических данных. В качестве меры различия выборок использовали Евклидово расстояние, дендрограмму строили по методу «дальнего соседа» [Песенко, 1982].

### **3.3. Анализ морфологических особенностей растений на ранних этапах онтогенеза**

Для проведения исследований использовали семена *D. elatum*, *D. dictyocarpum*, *D. uralense* и *D. aggr. cuneatum*. Семена *D. elatum* были собраны на пробной площади БЛ в Благовещенском районе, *D. dictyocarpum* и *D. uralense* – в Зианчуринском районе соответственно на пробных площадях С1 и С2, *D. aggr. cuneatum* – на пробной площади АК в Давлекановском районе.

По наличию периода покоя, температурному режиму, длительности, энергии прорастания [Barton, 1965; Stokes, 1965; Рысина, 1969; Николаева, 1967, 1988; Николаева и др., 1985, 1987; Bewley, Black, 1982; Трифонова, 1984; Малютин, 1992; Tompson, 1968; Семёнова, Онипченко, 1990] и всхожести свежесобранных семян растения рода *Delphinium* относятся к группе растений с семенами, которые требуют для прорастания особых условий [Васильева, 1974; Борисова, 1996], а именно – определенного времени для доразвития зародыша в условиях теплой стратификации [Harrington, 1921; Грушевицкий, 1961; Жизнеспособность семян, 1978]. Семена высевали в заранее подготовленные чашки Петри с прокаленным просеянным песком, по 300 семян в каждую. В течение 10 суток проводили теплую стратификацию (при температуре 18–23°C), затем – холодную стратификацию (при температуре 5–9°C). Через 2 недели семена начали прорастать и были высажены в ящики с землей. В дальнейшем отмечали время прорастания, появления всходов и проростков, отмечали изменения формы листовых пластин, происходящие в течение каждой из этих стадий. Морфологические параметры оценивали на стадиях семядольных листьев, первого и второго настоящих листьев. Последнее измерение проводили через 8 месяцев после посева семян.

Для измерения морфологических параметров у семядольных листьев отбирали случайным образом 30 растений. При этом учитывали 6 переменных параметров листа, отражающих морфологические особенности растений на данной стадии развития: наличие рес-

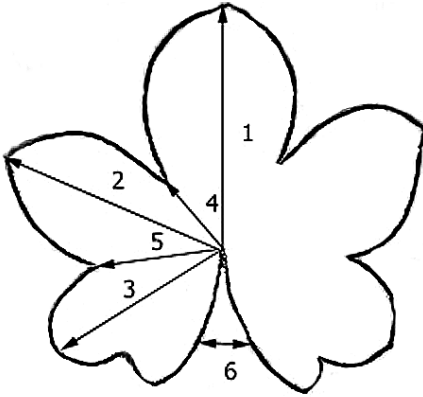


Рис. 9. Измерения морфологических параметров 1 и 2 настоящего листа у растений рода *Delphinium* L. на ранних этапах онтогенеза (описание измеренных параметров приведено в тексте)

нитчатого опушения по краю листовой пластинки ( $PO_n$ ); длина листовой пластинки в мм ( $D_{лп}$ ); ширина листовой пластинки в мм ( $Ш_{лп}$ ); форма листовой пластинки [Федоров, 1956]: 1 – сердцевидная ( $\Phi_1$ ); 2 – яйцевидная ( $\Phi_2$ ); 3 – округлая ( $\Phi_3$ ); форма основания листовой пластинки: 1 – сердцевидная ( $O_1$ ); 2 – выемчатая ( $O_2$ ); 3 – округлая ( $O_3$ ); нормированная по длине листа ширина листа (относительная ширина листа ( $OШ_n$ )).

У настоящего первого и второго листьев учитывали 18 переменных параметров листа: угол между крайними лопастями листовой пластины в градусах ( $У_n$ ) (рис. 9, поз. 6); индексы

рассеченности листовой пластины в мм: отношение расстояния от основания листовой пластины до выемки между центральной и верхней боковой лопастями ( $ИР_{лп1}$ ) (рис. 9, поз. 4); отношение расстояния от основания листовой пластины до выемки между верхней и нижней боковыми лопастями к длине нижней боковой лопасти ( $ИР_{лп2}$ ) (рис. 9, поз. 5); отношение расстояния от основания листовой пластины до выемки между центральной и верхней боковой лопастями к отношению расстояния от основания листовой пластины до выемки между верхней и нижней боковыми лопастями ( $ИР_{лп3}$ ); длина центральной лопасти в мм ( $Дл_{цл}$ ) (рис. 9, поз. 1); длина верхней боковой лопасти в мм ( $Дл_{вбл}$ ) (рис. 9, поз. 2); длина нижней боковой лопасти в мм ( $Дл_{нбл}$ ) (рис. 9, поз. 3); нормированные по длине центральной лопасти длина верхней боковой лопасти (относительная длина верхней боковой лопасти ( $ОД_{вбл}$ )) и длина нижней боковой лопасти (относительная длина нижней боковой лопасти ( $ОД_{нбл}$ )); отношение длины верхней боковой лопасти к нижней боковой лопасти (относительная длина боковой лопасти ( $ОД_{бл}$ )); наличие сегментов у центральной лопасти: правого сегмента ( $СЦЛ_{пр}$ ) и левого сегмента ( $СЦЛ_{лев}$ ); наличие нижних боковых лопастей: правой нижней ( $НЛ_{пр}$ ) и левой нижней ( $НЛ_{лев}$ ); наличие сегментов у нижней боковой лопасти: правого сегмента ( $СНЛ_{пр}$ ) и ле-

вого сегмента (СНЛ<sub>лев</sub>); длина от основания листовой пластины до выемки между центральной и верхней боковой лопастью (Дл<sub>1расч</sub>); длина от основания листовой пластины до выемки между верхней и нижней боковыми лопастями (Дл<sub>2расч</sub>).

#### **3.4. Популяционно-генетический анализ комплекса *Delphinium aggr. elatum* L. с использованием изоферментных генетических маркеров**

**Сбор материала.** Материал для анализа генетической структуры популяций комплекса *D. aggr. elatum* был отобран на основе анализа фенотипического разнообразия и популяционной структуры комплекса по морфологическим признакам в 9 наиболее контрастно различающихся популяциях (ИН, КБ, М1, К1, К2, К3, ИБ, НУ и ШГ). На каждой пробной площади отбирали случайным образом (но не ближе чем в 20 м друг от друга, чтобы исключить происхождение двух растений от одной материнской особи) 30–32 генеративных растений *D. elatum*. У них отделяли корневища, почки которых использовали в дальнейшем для проведения электрофоретических исследований.

**Электрофоретическое исследование изоферментов.** Для приготовления экстрагирующего раствора использовали 0.1 М трис-НСI буфер (рН 8.0), в который добавляли сахарозу (17%), равный объем нерастворимого поливинилпирролидона Polyclare AT, 0.5 мл 2-меркаптоэтанола, 0.5 г диэтилдитиокарбамата натрия, 50 мг натриевой соли этилендиаминатетрауксусной кислоты, 35 мг аминокaproновой кислоты. Навеску покоящихся корневых почек, освобожденных от покровных чешуй, растирали в ступках с добавлением десятикратного объема экстрагирующего буфера. Гомогенат центрифугировали 15 минут при 10 000 оборотах в минуту. Декантированную надосадочную жидкость после добавления нескольких капель раствора лидирующего красителя бромфенолового синего (в 40%-м растворе сахарозы) наслаивали в гель в количестве 20 мкл на лунку. Для разделения изоферментов использовали диск-электрофорез в вертикальных пластинах 7.5%-го полиакриламидного геля с рН разделяющего геля 8.9 [Davis, 1964; Ornstein, 1964] в трис-глициновом электродном буфере с рН 8.3.

Для гистохимического окрашивания изоферментов в гелях применяли стандартные методики [Shaw, Prasad, 1970] с нашими незна-

чительными модификациями. Инкубирование гелей проводили в термостате с рабочей температурой 37°C.

Для обозначения локусов использовали наиболее широко известный метод, при котором применяются сокращенные латинские названия контролируемых ими ферментов, с заменой второй и последующих букв с прописных на строчные [Prakash et al., 1969]. Локусы, кодирующие один и тот же фермент, нумеровали арабскими цифрами, которые увеличивались по мере уменьшения анодной подвижности изоферментов (Lap-1, Lap-2 и т.д.). Для обозначения аллозимов полиаллельных локусов принят этот же подход (например, Adh-11, Adh-12 и т.д.).

**Статистический анализ результатов.** Для статистической обработки данных электрофоретических анализов использовали компьютерную программу BIOSYS-1 [Swofford, Selander, 1981]. Межвыборочная гетерогенность частот аллелей, степень отклонения наблюдаемых и ожидаемых по правилу Харди–Вайнберга распределений генотипов оценивали по следующим критериям и способам: модифицированный для полиаллельных локусов и малых ожидаемых численностей  $G$ , обычный  $\chi^2$ , объединение генотипов с низкими значениями ожидаемых численностей в один класс [Животовский, 1991]. Для характеристики уровня генетической изменчивости использованы частота аллелей, среднее число аллелей на локус, наблюдаемая гетерозиготность, ожидаемая гетерозиготность, коэффициент инбридинга (индекс фиксации Райта), а для описания степени подразделенности выборок – F-статистика Райта [Wright, 1965] и генетическое расстояние Нея  $D$  [Nei, 1972].

### **3.5. Анализ пространственной структуры популяций комплекса *Delphinium aggr. elatum* L.**

Пространственную структуру популяций видов комплекса *D. aggr. elatum* изучали на примере гетерогенной в фенотипическом и генотипическом отношении инзерской популяции (ИН), расположенной на северном каменистом склоне на левом берегу р. Мал. Инзер, у подножья г. Мал. Ямантау (территория Южно-Уральского государственного заповедника). Основная, западная, часть популяции, ограниченная площадью 150 м на 65 м, располагается вверх по склону полосой от зеркала реки и выше на вывалах в растительном сообществе ассоциации *Aconito-Delphinietum elati* Solometch et al. 1989 союза *Calamagrostion arundinaceae* Oberd. 1950 порядка *Calamagrostietalia*

Oberd. 1950 класса Mulgedio-Aconitetea Hadac et Klika in Klika et Hadac 1944 и частично под пологом сосново-березового леса с примесью пихты, относящегося к ассоциации Bupleuro longifolii-Pinetum sylvestris Fedorov 1991 союза Lathyro gmelinii-Pinon sylvestris Ermakov 1991 in Ermakov et al. 1991 порядка Carici macrourae-Pinetalia sylvestris Ermakov, Koroljuk et Latchinsky 1991 класса Brachypodio pinnati-Betuletea pendulae Ermakov, Koroljuk et Latchinsky 1991. Восточная часть популяции отделена от западной увалом шириной 50–60 м и приурочена к днищу лога. Растения *D. elatum* локализованы вдоль русла ручья в составе сообщества ассоциации Alnetum incanae Ludi 1921 союза Alnion incanae Pawlowski in Pawlowski et Wallisch 1928 порядка Fagetalia sylvaticae Pawlowski in Pawlowski, Sokolowski et Wallisch 1928 класса Querco-Fagetea Br. -Bl. et Vlieger in Vlieger 1937.

В обеих частях популяции были закартированы и отобраны 95 растений *D. elatum*. У них отмечали степень выраженности железистого и простого опушения в нижней части стеблей, соцветия и завязи, а также фенотипическую принадлежность. Корневищные почки использовали для проведения популяционно-генетического анализа на основе изоферментных генетических маркеров по вышеописанной методике.

Для определения пространственной структурированности генотипов и фенотипов в пределах отдельного участка использовали автокорреляционный анализ [Sokal, Oden, 1978; Sokal, Wartenberg, 1983; Waser, Prise, 1994; Geburek, Tripp-Knowles, 1994; Smouse, Peakall, 1999]. Расчеты проведены по программе Spatial Genetic Software [Degen, 2000]. Метод применяли для тестирования степени генетического сходства близкорасположенных особей, приуроченных к классам дистанций определенной величины, в сравнении с любыми случайными генотипами. Для количественной оценки степени сходства генотипов рассчитан индекс Морана I [Cliff, Ord, 1981], который может варьировать от  $-1$  до  $+1$ . При выходе значений в том или ином классе дистанции за область доверительного интервала он свидетельствует о неслучайном распределении генотипов в двумерном пространстве.

Механизмы генетического контроля использованных изоферментных систем изучали по методу, основанному на сопоставлении фенотипов изоферментов материнских растений и их потомства от свободного опыления [Gillet, Hattemer, 1989]. При этом в составе изоферментов потомства идентифицировались отцовские и материнские варианты белков, достоверность полученных данных оценивалась тестом  $\chi^2$ .

### 3.6. Анализ межпопуляционных различий по содержанию суммы алкалоидов в растениях

Для определения содержания суммы алкалоидов на каждой пробной площади отбирали случайным образом (не ближе чем в 20 м друг от друга) 10–15 генеративных растений, у которых отделяли корневища и листья. Предварительно измельченные части растений сушили при комнатной температуре до воздушно-сухого состояния. Сухие образцы взвешивали и измельчали до частиц размером не более 2 мм. Сумму дитерпеновых алкалоидов извлекали из образцов растений методом многократной экстракции из измельченного сырья 70%-м водным ацетоном [Степаненко, 1957]. Для этого из средневыворочных образцов отбирали по 10 г измельченных частей растений (корни, стебли и листья), заливали 70%-м водным ацетоном в соотношении 10:1 и оставляли для настаивания на 36 часов. Из отфильтрованного экстракта на ротормном испарителе отгоняли ацетон (при температуре бани не выше 45°C). Экстракцию проводили до полного извлечения алкалоидов. Полноту экстракции проверяли качественной реакцией на третичный азот в молекуле дитерпеновых алкалоидов с кремневольфрамовой кислотой: водный экстракт подкисляли до pH 3 35%-м раствором серной кислоты, затем прикапывали 10%-й водный раствор кремневольфрамовой кислоты  $H_8[Si(W_2O_7)_6] \times nH_2O$ . Творожистый осадок белого цвета свидетельствует о присутствии в экстракте дитерпеновых алкалоидов. Объединенные водные извлечения подкисляли 5%-й серной кислотой до pH 3, хлороформом экстрагировали органические соединения неалкалоидного характера, а водный раствор, содержащий алкалоиды, подщелачивали до pH 12 10%-м раствором гидроксида натрия. Далее алкалоиды исчерпывающе экстрагировали хлороформом, высушивали с помощью сульфата магния. Затем хлороформ упаривали на ротормном испарителе при температуре не выше 40°C. Остатки растворителя откачивали высоковакуумным насосом. Упаренный образец взвешивали на аналитических весах ВЛР-200.

### 3.7. Изучение сезонной динамики содержания суммы алкалоидов

Изучение особенностей ритма сезонного развития растений и сезонной динамики содержания суммы алкалоидов в растениях видов комплекса *D. aggr. elatum* в зависимости от условий произрастания проводилось на двух пробных площадях – БЛ и Иб. Первая распо-



ложена в равнинной части Предуралья (250 м над у.м.) в Благовещенском районе, а вторая заложена на г. Мал. Иремель на высоте 1080 м над у.м. На каждой пробной площади через 10 дней у 40 генеративных растений отмечали фенологическое развитие, измеряли длину побегов и соцветий и отбирали образцы листьев, стеблей и корней для анализа содержания алкалоидов.

Кроме того, проводили изучение сезонной динамики содержания суммы алкалоидов в растениях видов комплекса *D. aggr. dictyocarpum* на пробных площадях С1 (*D. dictyocarpum*) и С2 (*D. uralense*). Образцы этих видов собирали только на основных фенологических стадиях: розетки, бутонизации, цветения, плодоношения и в конце периода вегетации. Сбор материала проводили аналогичным образом.

Анализ содержания суммы алкалоидов в растениях проводили по методике, описанной в разделе 3.6.

---

## **ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ КОМПЛЕКСОВ БЛИЗКОРОДСТВЕННЫХ ВИДОВ РОДА *DELPHINIUM* L.**

---

### **4.1. Географические ареалы**

#### **4.1.1. Комплекс *D. aggr. elatum* L.**

**О**сновные площади растительных сообществ с участием растений комплекса *D. aggr. elatum* сосредоточены в горно-лесной зоне. В горной части Южного Урала они произрастают в подгольцовом высокоотравье и на днищах глубоких, каньонообразных логов, в Зауралье встречаются только в логох горного массива Ирландык, так как естественная растительность равнинной части представлена лугово-степными и степными сообществами.

В Предуралье растения комплекса *D. aggr. elatum* произрастают преимущественно в зоне распространения хвойных и смешанных хвойно-широколиственных лесов (северная часть Предуралья и Уфимское плато). В южной части Предуралья они практически не встречаются. В средней части Предуралья представлены малочисленными частично или полностью изолированными популяциями, приуроченными преимущественно к верхним и средним частям сырых логов с резко выраженной переменной влажностью. В верхних и средних частях логов происходит смыв мелкозема и обнажается каменистое дно, по которому обычно текут ручьи. В нижних частях логов накапливается мелкозем, на наносах которого условия для семенного возобновления растений рассматриваемого комплекса значительно хуже, и поэтому они представлены здесь либо единичными экземплярами, либо не встречаются вовсе. При уменьшении поверхностного стока происходит «заиливание» каменистого дна логов и постепенное выпадение растений комплекса *D. aggr. elatum*. Процесс «заиливания» логов усиливается в периоды с более засушливым климатом (последний такой период начался около 200 лет назад [Турков, 1981]). Характер совре-

менного распространения комплекса *D. aggr. elatum* в Предуралье обусловлен изменением климата в голоцене. Наибольшее распространение этот вид, видимо, имел в период холодного, более влажного климата в конце плейстоцена – начале голоцена.

#### **4.1.2. Комплекс *D. aggr. dictyocarpum* DC.**

Растительные сообщества с участием растений комплекса *D. aggr. dictyocarpum* встречаются преимущественно в южной части Предуралья, в Зауралье и на Зилаирском плато. Основной ареал *D. uralense* в настоящее время приурочен к плоским вершинам сыртов в южной и юго-западной части Зилаирского плато. Южная и западная граница распространения *D. uralense* совпадает с естественной границей перехода сыртов в холмисто-увалистый рельеф, где на склонах увалов этот вид замещается на *D. dictyocarpum*. С востока распространение вида ограничивает сплошной массив хвойных лесов, относящихся к союзу *Trollio europaeae-Pinion sylvestris* (Fedorov 1991) Ermakov 1993 союза *Lathyro gmelinii-Pinion sylvestris* Ermakov 1991 in Ermakov et al. 1991 порядка *Carici macrourae-Pinetalia sylvestris* Ermakov, Koroljuk et Latchinsky 1991 класса *Brachypodio pinnati-Betuletea pendulae* Ermakov, Koroljuk et Latchinsky 1991 [Фёдоров, 1991; Ермаков и др., 1991]. Северная граница распространения *D. uralense* на Зилаирском плато проходит южнее широтного течения р. Бердяш – притока р. Большой Ик и совпадает с границей распространения настоящих степей. За пределами Зилаирского плато А.А. Мулдашевым обнаружены 3 изолированных местообитания этого вида. Два из них расположены в лесной зоне примерно в 100 км севернее границы основного ареала: на остепненном каменистом участке прирусловой террасы р. Кужи (приток р. Мал. Инзер) на территории заповедника «Шульган-Таш» (Определитель высших растений Башкирской АССР, 1988) и еще севернее – на берегу р. Белой у деревни Байназарово. Популяции малочисленны. Их изоляция от основного ареала могла произойти в голоцене при увеличении влажности климата, когда произошло наступление лесов [Санников, 1993], образовавших в северной части Зилаирского плато сплошной покров. В настоящее время отсутствие этого вида на безлесных участках северной части Зилаирского плато южнее широтного течения р. Бердяш связано с их антропогенным происхождением, о чем свидетельствуют встречающиеся остатки пней

дуба и лиственницы. Третье изолированное местообитание находится на участке каменистой степи в Баймакском районе РБ в Зауралье, где А.А. Мулдашевым были найдены несколько экземпляров этого вида. Изолированные популяции могли иметь связь с основным ареалом только в плейстоцене, когда большую часть Южного Урала занимали безлесные участки с горно-степной растительностью [Горчаковский, 1962; Панова, 1981, 1996].

На территории РБ вид *D. dictyocarpum* произрастает в Предуралье, Зауралье и южной, низкогорной холмисто-увалистой части Южного Урала. В низкогорной части Южного Урала *D. dictyocarpum* встречается на Зилаирском плато по балкам и в нижних частях склонов холмов, а севернее Зилаирского плато – на остепненных крутых берегах р. Белой (по которым доходит до заповедника «Шульган-Таш»). В Предуралье массовое распространение вида отмечается, главным образом, южнее г. Мелеуза.

#### 4.1.3. Комплекс *D. aggr. cuneatum* Stev. ex DC.

Вид *D. cuneatum* распространен в европейской части России. Восточная граница его ареала проходит по Башкирскому Предуралью. В настоящее время он встречается только на Белебеевской возвышенности, хотя еще в начале века его единичные экземпляры находили в 100–150 км северо-восточнее, в Чишминском и Уфимском районах РБ. На Белебеевской возвышенности произрастает по опушкам остепненных лесов.

## 4.2. Ценоареалы

В ходе проведенных маршрутных исследований выявлены соответственно 42, 14, 22 и 4 местообитания *D. aggr. elatum*, *D. dictyocarpum*, *D. uralense* и *D. aggr. cuneatum*. Установлено, что виды рода *Delphinium* встречаются в составе растительных сообществ, относящихся в системе единиц эколого-флористической классификации Браун-Бланке к 16 союзам 11 порядков 7 классов.

**Продромус растительных сообществ, в составе которых встречаются виды рода *Delphinium* L.:**

Класс **QUERCO-FAGETEA** Br.-Bl. et Vlieger in Vlieger 1937

Порядок **Fagetalia sylvaticae** Pawlowski in Pawlowski, Sokolowski et

- Wallisch 1928  
Союз *Aconito septentrionalis-Tilion cordatae* Solomeshch et al. 1993  
Союз *Alnion incanae* Pawlowski in Pawlowski et Wallisch 1928  
Порядок **Abietenalia sibiricae** Ermakov 1995  
Союз *Aconito septentrionalis-Piceion* Solomeshch et al. 1993  
Союз *Milio-Abietion sibiricae* Zhitlukhina ex Ermakov 1995  
Порядок **Quercetalia pubescentis** Klika 1933  
Союз *Lathyro-Quercion roboris* Solomeshch et al. 1989  
Класс **BRACHYPODIO PINNATI-BETULETEA PENDULAE** Ermakov, Koroljuk et Latchinsky 1991  
Порядок **Carici macrourae-Pinetalia sylvestris** Ermakov, Koroljuk et Latchinsky 1991  
Союз *Trollio europaeae-Pinion sylvestris* (Fedorov 1991) Ermakov 1993  
Класс **VACCINIO-PICEETEA** Br.-Bl. in Br.-Bl., Siss. et Vlieger 1939  
Порядок **Piceetalia excelsae** Pawlowsky in Pawlowski, Sokolowski et Wallisch 1928  
Союз *Piceion excelsae* Pawlowsky in Pawlowski, Sokolowski et Wallisch 1928 em. K.-Lund 1981  
Класс **FESTUCO-BROMETEA** Br.-Bl. et Tx. 1943  
Порядок **Festucetalia valesiacaе** Br.-Bl. et Tx. ex Br.-Bl. 1949  
Союз *Amygdalion nanae* V. Golub in Iljina et al. 1991  
Союз *Lathyro pallescentis-Helictotrichion schelliani* Solomeshch et al. 1994  
Порядок **Helictotricho-Stipetalia** Toman 1969  
Союз *Helictotricho-Stipion* Toman 1969  
Союз *Orostachion spinosae* Saitov 1989  
Класс **MOLINIO-ARRHENATHERETEA** R. Tx. 1937 em. R. Tx. 1970  
Порядок **Galietalia veri** Mirkin et Naumova 1986  
Союз *Trifolion montani* Naumova 1986  
Союз *Polygonion krascheninnikovii* Kashapov 1985  
Подсоюз *Trollienion europaei* Mukhamedyarova 1988  
Класс **GALIO-URTICETEA** Passarge 1967  
Порядок **Lamio albi-Chenopodietalia Bonihenrici** Kopecky 1969  
Союз *Aegopodion podagrariae* R. Tx. 1967  
Порядок **Convolvuletalia sepium** R. Tx. 1950  
Союз *Senecionion fluviatilis* R. Tx. 1950  
Класс **MULGEDIO-ACONITETEA** Hadac et Klica in Klica et Hadac 1944  
Порядок **Calamagrostietalia** Oberd. 1950  
Союз *Calamagrostion arundinaceae* Oberd. 1950

Наиболее широкий ценоареал имеют виды комплекса *D. aggr. elatum*, наиболее узкие – *D. aggr. cuneatum* и *D. dictyocarpum* (табл. 3).

Т а б л и ц а 3

Представленность видов рода *Delphinium* в союзах растительности Южного Урала

Союзы	Виды			
	<i>D. aggr. elatum</i>	<i>D. dictyocarpum</i>	<i>D. uralense</i>	<i>D. aggr. cuneatum</i>
Aconito septentrionalis-Tilion cordatae	очень редко			
Alnion incanae	очень редко			
Aconito septentrionalis-Piceion	очень редко			
Milio-Abietion sibiricae	очень редко			
Trollio europaeae-Pineon sylvestris	очень редко			
Piceion excelsae	очень редко			
Polygonion krascheninnikovii	очень редко			очень редко
Aegopodion podagrariae	единично			
Senecionion fluviatilis	до 5-10%			
Calamagrostion arundinaceae	до 10%			
Lathyro-Quercion roboris	очень редко	единично	единично	очень редко
Amygdalion nanae		редко, или очень редко	единично	редко
Lathyro pallescentis- Helictotrichion schelliani		до 5%, редко	от единичного до 5%	
Trifolion montani		редко	единично	редко
Helictotricho-Stipion			редко	
Orostachion spinosae			редко	

#### 4.2.1. Комплекс *D. aggr. elatum* L.

Этот комплекс видов имеет наиболее широкий ценоареал. Растения его видов встречаются в составе растительных сообществ, относящихся к 15 ассоциациям 11 союзов 9 порядков 6 классов растительности. Виды комплекса *D. aggr. elatum* имеют высокое постоянство и довольно большое проективное покрытие в высокотравных

сообществах, распространенных у верхней границы леса и спускающихся в лесной пояс по руслам ручьев и временных водотоков (ассоциации *Aconito-Delphinietum elati* Solometch et al. 1989; *Cicerbito uralensis-Aconogonetum alpini* Ishb. et al. 1996 союза *Calamagrostion arundinaceae*), а также в нитрофильных сообществах прируслового высокотравья в поймах мелких рек и ручьев (ассоциация *Cirsio oleracei-Aconitetum septentrionalis* Khaziakhmetov et al. 1989 союза *Senecionion fluviatilis*) (см. табл. 3). Растения этого комплекса иногда встречаются в прирусловых зарослях крапивы (ассоциация *Urtico-Filipenduletum* Klotz et. Koch 1986 союза *Aegoropodion podagrariae*), в гигромезофильных темнохвойных лесах на бедных кислых почвах (ассоциация *Carici albae-Piceetum obovatae* Solometch et al. 1992 союза *Piceion excelsae*) и в сероольшаниках (ассоциация *Alnetum incanae* Ludi 1921 союза *Alnion incanae*). В зонах контакта из этих сообществ растения *D. aggr. elatum* могут проникать и изредка встречаться в растительных сообществах других типов: в мезофитных широколиственных лесах союза *Aconito septentrionalis-Tilion cordatae*, в смешанных хвойно-широколиственных и темнохвойных лесах союзов *Aconito septentrionalis-Piceion* и *Milio-Abietion sibiricae*, в горных сосново-березовых лесах союза *Trollio europaee-Pineon sylvestris*, в мезофитных лугах межгорных ложбин и низкотеррических Южного Урала союза *Polygonion krascheninnikovii*, а также на каменистых осыпях у перегибов увалов на западном макросклоне Южного Урала в редкостойных дубняках союза *Lathyro-Quercion roboris* у северной границы его ареала.

Таким образом, на Южном Урале основными типами местообитаний, к которым приурочены виды комплекса *D. aggr. elatum*, являются глубокие, влажные лога, а в горах – подгольцовые местообитания на северных крутых склонах с горными, неполноразвитыми почвами, где обильные летние и зимние осадки обеспечивают постоянное проточное увлажнение экотопов и способствуют активному развитию синузидного высокотравья.

#### **4.2.2. Комплекс *D. aggr. dictyocarpum* DC.**

По сравнению с видами комплекса *D. aggr. elatum* виды комплекса *D. aggr. dictyocarpum* встречаются в более ксерофитных растительных сообществах. Единственный союз, в растительных сообществах которого представлены виды обоих комплексов – *Lathyro-Quercion roboris*, но и в пределах него виды комплекса *D. aggr.*

*dictyocarpum* присутствуют только в типичных, наиболее ксерофитных сообществах, в которых виды *D. aggr. elatum* никогда не встречаются.

Виды комплекса *D. aggr. dictyocarpum* выявлены в составе 12 ассоциаций 6 союзов 3 порядков 3 классов растительных сообществ.

Вид *D. dictyocarpum* наиболее часто встречается в слабонарушенных лугово-степных разнотравно-ковыльных сообществах союза *Lathyro pallescentis-Helictotrichion schelliani*, формирующихся на выположенных участках в нижних частях склонов холмов. Выше по склонам он произрастает в кустарниковых спирейно-миндальных сообществах союза *Amygdalion nanae*. Они окаймляют липово-дубово-кленовые леса, относящиеся к союзу *Lathyro-Quercion roboris*, или возникают вследствие перевыпаса скота и рубок леса. В лесах союза *Lathyro-Quercion roboris* этот вид встречается, но очень редко, преимущественно ближе к опушкам. Вид *D. dictyocarpum* иногда произрастает также и в логах в составе вторичных снытево-лисохвостных сообществ союза *Trifolion montani*, формирующихся в степной зоне в поймах рек и ручьев на месте зарослей ольхи черной и черемухи или на граничащих с ними участках на типичных черноземах с мощностью почвенного слоя 70 см.

Вид *D. uralense* встречается в ксерофитных перистоковыльно-тырсовых каменистых степях союза *Helictotricho-Stipion* на горно-степных примитивных органогенно-щебнистых почвах с мощностью почвенного слоя 10–12 см. Эти степи являются одним из основных компонентов комплекса лесостепной растительности, занимающего платообразные вершины и верхние части склонов сыртов (480–540 м над у.м.) в западной и юго-западной части Зилаирского плато. Иногда этот вид произрастает на грубоскелетных малоразвитых почвах с выходами скальных пород в горноколосниково-типчаковых степных сообществах союза *Orostachion spinosae*. Данные растительные сообщества не занимают больших площадей и обычно окружены перистоковыльными степями. Почвы в этих местообитаниях сильно нагреваются в жаркое время года и промерзают зимой из-за слабого, выдуваемого ветрами снежного покрова. В понижениях рельефа этот вид более обилен. Здесь он встречается в составе более мезофитных разнотравно-ковыльных степных сообществ с ковылем красивейшим союза *Lathyro pallescentis-Helictotrichion schelliani* на лугово-черноземных почвах. Вид *D. uralense* иногда присутствует также в составе кустарниковых спирейно-миндальных сообществ союза *Amygdalion nanae*, приуроченных к каменистым склонам хребтов и ложбинам на вершинах сыртов, а также опушкам лес-



ных сообществ. Из открытых местообитаний он иногда заходит в ксерофитные, парковые дубово-лиственничные леса, относящиеся к союзу *Lathyro-Quercion roboris*. Они приурочены к верхним частям склонов и выровненным плоским вершинам сыртов, где формируются на темно-серых лесных слаборазвитых почвах. Вид *D. dictyocarpum*, как и вид *D. uralense*, не устойчив к выпасу и исчезает в случае высокой пастбищной нагрузки.

Несмотря на то, что наибольшее проективное покрытие растений виды *D. dictyocarpum* и *D. uralense* имеют в сообществах союза *Lathyro pallescentis-Helictotrichion schelliani*, вид *D. uralense* имеет более ксерофитную ориентацию, что позволяет ему произрастать на более мелкопрофильных и более иссушаемых почвах в растительных сообществах союзов *Helictotricho-Stipion* и *Orostachion spinosae*. Вид *D. dictyocarpum*, имеющий более мощную по сравнению с *D. uralense* корневую систему, в составе этих растительных сообществ не встречается. Проективное покрытие видов *D. aggr. dictyocarpum* во всех типах сообществ, как правило, не превышает 5%.

На основе анализа распространения растительных сообществ, к которым приурочен *D. uralense*, установлен потенциальный ареал [Реймерс, 1990] этого вида на Зилаирском плато [Мухаметзянова и др., 2000]. Он имеет площадь около 26 000 га. В настоящее время продолжается фрагментация ареала в связи с сильным перевыпасом. По данным геоботанического исследования Зилаирского и Занчуринского районов, проведенного 10 лет назад, слабонарушенные выпасом местообитания занимали 32 %, средненарушенные – 42 % и сильнонарушенные – 26 % от площади потенциального ареала. Вид почти отсутствует в северо-восточной части потенциального ареала, где практически все остепненные открытые местообитания сильно сбиты.

#### **4.2.3. Комплекс *D. aggr. cuneatum* Stev. ex DC.**

Растения комплекса видов *D. aggr. cuneatum* произрастают на плоских вершинах Белебеевской возвышенности по краю и опушкам остепненных дубово-липово-березовых лесов союза *Lathyro-Quercion*, во вторичных послелесных остепненных лугах союза *Trifolion montani* и на более мезофитных полянах подсоюза *Trollienion europaei*. Проективное покрытие видов *D. aggr. cuneatum* во всех типах сообществ обычно составляет менее 5%.

### 4.3. Экологическая дифференциация видов рода *Delphinium* L.

Подводя итог обсуждению закономерностей произрастания растений рода *Delphinium*, можно отметить, что они широко представлены в естественных растительных сообществах Южного Урала. Наибольшее распространение имеют растения комплекса *D. aggr. elatum*, произрастающие в достаточно увлажненных или мезогигрофитных местообитаниях. Экологические особенности видов комплекса *D. aggr. elatum* определили их распространение – от подгольцового пояса наиболее высоких хребтов Южного Урала до логов в равнинной части Предуралья, Зауралья и Зилаирского плато.

Комплекс *D. aggr. dictyocarpum* представляет собой результат адаптации растений рода *Delphinium* к произрастанию в ксерофитных местообитаниях [Цвелев, 1996]. Закономерности распространения видов этого комплекса обусловлены распространением степной растительности на Южном Урале, поэтому они произрастают преимущественно в южных районах Предуралья, в Зауралье и на Зилаирском плато. Ксерофитность наиболее выражена у *D. uralense*, формирование которого связано с условиями произрастания в горной степи Зилаирского плато, где мелкопрофильные почвы быстро иссушаются в периоды летних засух.

Растения комплекса *D. aggr. cuneatum* приурочены к мезо-ксерофитным условиям местообитания Белебеевской возвышенности, и на градиенте влажности этот комплекс занимает промежуточное положение между комплексами *D. aggr. elatum* и *D. aggr. dictyocarpum*. Вероятно, растения комплекса *D. aggr. cuneatum* имели широкое распространение в Предуралье в плейстоценовый период, когда в этой зоне лесостепная растительность занимала большие площади [Горчаковский, 1962, 1966]. В настоящее время на территории РБ комплекс *D. aggr. cuneatum* имеет меньший ареал, чем вид *D. uralense*, и нуждается во включении в «Красную книгу Республики Башкортостан».

**ФЕНОТИПИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ  
И ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА КОМПЛЕКСОВ  
БЛИЗКОРОДСТВЕННЫХ ВИДОВ РОДА *DELPHINIUM* L.**

---

**Б**лизкие виды комплексов секции *Delphinastrum* рода *Delphinium* отличаются не всегда четкой эколого-географической обособленностью и наличием гибридных популяций на стыке их ареалов [Цвелев, 1996; Куликов, 2000]. Популяции гибридного происхождения делятся на два класса: скопления гибридов (hybrid swarms) и интрогрессивные популяции [Грант, 1984]. Первый представляет собой сложную смесь родительских форм, гибридов F<sub>1</sub>, особей, возникших в результате возвратных скрещиваний и расщепления. В таких скоплениях наблюдается, как и следует ожидать, очень высокая степень индивидуальной изменчивости. Интрогрессивные популяции возникают при многократных возвратных скрещиваниях гибридов с одним из родительских видов. Растения этих популяций сходны с ним, но проявляют изменчивость в сторону другого родительского вида. Если интрогрессия заходит достаточно далеко, то она может привести к стиранию морфологических и экологических различий между исходными видами, которые в результате будут низведены до уровня полувидов с образованием сингамеона – совокупности полувидов, которая ведет себя на своей внешней границе как хорошо изолированный биологический вид, но отличается от него более сложной внутренней структурой [Грант, 1984].

Исходя из того, что на Южном Урале изучаемые комплексы видов секции *Delphinastrum* могут иметь сложную структуру и включать в себя как типичные, так и гибридные популяции, изучение структуры комплексов проводили в два этапа. На первом анализировали индивидуальное разнообразие растений в пределах комплекса с выделением «типичных» и «отклоняющихся» фенотипов. На втором – анализировали частоту встречаемости выделенных фенотипов в выборках, приуроченных к разным частям южноуральского ареала и контрастным условиям произрастания.

## 5.1. Комплекс *D. aggr. elatum* L.

Виды комплекса *D. aggr. elatum* отличаются значительным полиморфизмом, особенно в отношении размеров и опушения различных органов растения [Цвелев, 1996; Куликов, 2000]. Характер опушения (прежде всего частей соцветия – осей, цветоножек, чашелистиков) послужил основным признаком при выделении из *D. elatum* ряда «мелких» и не всеми систематиками признаваемых видов, 5–6 из которых представлены во флоре Восточной Европы [Цвелев, 1996]. По мнению П.В. Куликова [2000], комплекс *D. aggr. elatum* может быть представлен на Урале тремя близкородственными видами – *D. elatum*, *D. alpinum* и *D. nurguschense*, которые связаны между собой многочисленными переходными формами. Однако эти сведения имели предварительный характер, так как исследования комплекса *D. aggr. elatum* проводились преимущественно на Среднем и Северном Урале. На Южном Урале нами выявлено высокое разнообразие растений комплекса *D. aggr. elatum* по систематически значимым признакам, проявляющееся как на межпопуляционном, так и на внутривидовом уровнях, в связи с чем был проведен анализ фенотипического разнообразия растений комплекса *D. aggr. elatum*.

### 5.1.1. Фенотипическое разнообразие растений

#### 5.1.1.1. Анализ сочетаний различной степени опушенности органов

Анализ различной степени опушенности органов у 475 растений из 20 выборок видов комплекса *D. aggr. elatum* на Южном Урале позволил выявить 81 вариант неповторяющихся сочетаний. Из них только 11 сочетаний встретилось не менее 5 раз, то есть численность растений с этими сочетаниями была не менее 1% от общего количества анализируемых растений. Выделившиеся неповторяющиеся сочетания были объединены в 10 групп, представляющих собой фенотипы трех видов комплекса *D. aggr. elatum* (табл. 4).

Вид *D. elatum* имеет два основных фенотипа, образующих при доминировании две формы этого вида: *D. elatum* var. *elatum* и *D. elatum* var. *glandulosum* пов. Ранее не описанная форма *D. elatum* var. *glandulosum* отличается от типичных растений *D. elatum* var. *elatum* наличием в нижней части стебля железистого опушения, а от вида *D. alpinum* – отсут-

Особенности опушения органов растений у фенотипов комплекса  
*Delphinium aggr. elatum* L.

Фенотипы	Частота встречаемости, %	Стебель		Соцветие		Завязь	
		прос- тое	желе- зистое	прос- тое	желе- зистое	желе- зистое	прос- тое
<i>D. elatum</i> var. <i>elatum</i> :							
«Типичный»	54.0	-(+)	-	-	-	-	-
<i>D. elatum</i> var. <i>glandulosum</i> nov.:							
«Типичный»	18.6	-(+)	+(++)	-(+)	-	-	-
<i>D. alpinum</i> var. <i>alpinum</i> :							
«Типичный»	5.0	+(++)	+(-)	+(-)	++	-	-
«Редкоопушенный»	1.8	+(++)	+(++)	-(+)	+	-	-
«Слабоопушенный»	5.5	+(-)	-	+(-)	+	-	-
<i>D. alpinum</i> var. <i>hebecarpum</i> :							
«Типичный»	5.3	++(+)	++(+)	-(+)	++(+)	++(+)	-
«Слабоопушенный»	2.8	-(+)	-	-(+)	++(+)	++(+)	-
<i>D. nurguschense</i> :							
«Типичный»	2.0	++(+)	++(+)	+(-)	++(+)	++(+)	+
«Слабоопушенный»	2.6	++(+)	-	+	++(+)	++(+)	+
«Криофилумовидный»	2.4	++(+)	-	++	-(+)	-	-(+)

ствием опушения этого типа в соцветии (табл. 4). Как будет показано ниже (в разделе 5.1.1.3), растения этой формы абсолютно доминируют в ряде местообитаний по периметру Южного Урала.

Вид *D. alpinum* представлен двумя формами: *D. alpinum* var. *alpinum* и *D. alpinum* var. *hebecarpum*. Первая имеет три фенотипа: «типичный», «редкоопушенный» и «слабоопушенный». *D. alpinum* var. *hebecarpum* представлен двумя фенотипами: «типичный» и «слабоопушенный».

У вида *D. nurguschense* можно выделить 3 фенотипа: «типичный» и два нетипичных – «слабоопушенный» и «криофилумовидный».

Ключи различия фенотипов растений комплекса близкородственных видов *Delphinium aggr. elatum* L.:

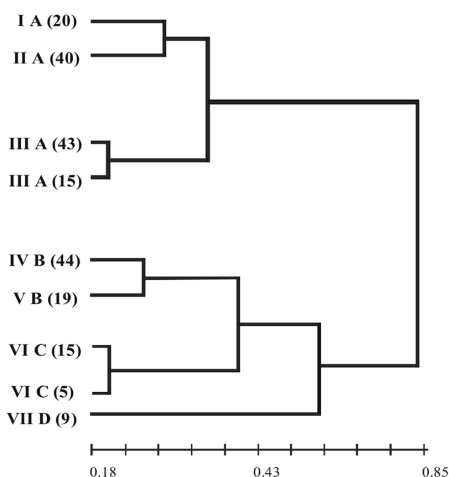
1. Соцветие железисто опушено ..... 4
- Соцветие без железистого опушения ..... 2
2. Соцветие густо опушено прямым щетинистым опушением .....

..... <b>D. nurguschense</b> фенотип «криофилумовидный»	
– Соцветие не опушено или опушено редкими простыми щетинистыми волосками .....	3
3. Нижняя часть стебля железисто опушена .....	
..... <b>D. elatum var. glandulosum nov.</b> фенотип «типичный»	
– Нижняя часть стебля без железистого опушения .....	
..... <b>D. elatum var. elatum</b> фенотип «типичный»	
4. Завязь железисто опушена .....	5
– Завязь не имеет железистого опушения .....	8
5. Завязь опушена простыми щетинистыми волосками .....	6
– Завязь не опушена простыми щетинистыми волосками .....	7
6. Нижняя часть стебля железисто опушена .....	
..... <b>D. nurguschense</b> фенотип «типичный»	
– Нижняя часть не имеет железистого опушения .....	
..... <b>D. nurguschense</b> фенотип «слабоопушенный»	
7. Нижняя часть стебля железисто опушена .....	
..... <b>D. alpinum var. hebecarpum</b> фенотип «типичный»	
– Нижняя часть не имеет железистого опушения .....	
..... <b>D. alpinum var. hebecarpum</b> фенотип «слабоопушенный»	
8. Соцветие густо опушено железистыми волосками .....	
..... <b>D. alpinum</b> фенотип «типичный»	
– Соцветие редко опушено железистыми волосками .....	9
9. Нижняя часть стебля железисто опушена .....	
..... <b>D. alpinum</b> фенотип «редкоопушенный»	
– Нижняя часть не имеет железистого опушения .....	
..... <b>D. alpinum</b> фенотип «слабоопушенный»	

#### 5.1.1.2. Исследование морфологического разнообразия растений методом кластерного анализа

После проведения анализа сочетаний опушения органов у растений оставалось неясным, как могли бы сгруппироваться растения при учете еще и других изменчивых морфологических признаков. Для изучения морфологического разнообразия растений видов комплекса *D. aggr. elatum* был использован кластерный анализ по значениям 25 морфологических параметров, отражающих особенности формы, опушения и окраски стеблей, листьев, соцветий и цветов [Янбаев и др., 2000]. В связи с программным ограничением на число классифици-

руемых объектов для анализа были использованы данные измерений только по 210 растениям, взятым случайным образом (но пропорционально численности) из 20 выборок. Результаты кластерного анализа приведены на рис. 10. В связи с тем, что дендрограмма занимает



**Рис. 10.** Дендрограмма морфологического различия растений видов комплекса *Delphinium agg. elatum* L. на Южном Урале.

Римскими цифрами обозначены кластеры растений, в скобках – число растений в соответствующем кластере. Латинскими буквами обозначены группы кластеров, имеющие таксономическую интерпретацию:

- A – *D. elatum* var. *elatum*,
- B – *D. elatum* var. *glandulosum*,
- C – *D. alpinum*,
- D – *D. nurguschense*

очень много места, на рисунке даны только наиболее сильно различающиеся кластеры, объединяющие морфологически близкие растения (их количество приведено в скобках). На дендрограмме все растения объединились в 2 макрокластера, включающие, соответственно, три и четыре кластера. При сравнении морфологических особенностей растений, входящих в эти кластеры (табл. 5), установлено, что основным признаком, по которому шла дифференциация растений, был характер опушения. Растения кластеров I–III отличаются более длинным простым опушением (ДО<sub>пД</sub>). В первом макрокластере доминируют растения без железистого опушения на стебле (О<sub>пЖ</sub>0) и без железистого (О<sub>пСж</sub>0) и простого (О<sub>пСп</sub>0) опушения в соцветии и на завязях (О<sub>пЗп</sub>0). Различие кластеров I–III по морфологическим параметрам растений не очень сильное. Наиболее «типичным» для группы является кластер II, так как в кластер I попала часть растений с редким железистым опушением на стебле (О<sub>пЖ</sub>1), а в кластере III некоторая часть растений имеет редкое железистое опушение в соцветии (О<sub>пСж</sub>1). Растения первого кластера отличаются от растений других

Морфологические различия групп растений комплекса *Delphinium aggr. elatum* L., выделенных при проведении кластерного анализа

Морфологические признаки	Кластеры						
	I	II	III	IV	V	VI	VII
$P_n$	2.00±0.10	2.14±0.12	1.24±0.06	1.24±0.07	2.50±0.13	2.15±0.16	1.67±0.16
$P_{n1},\%$	10	25	72	77	5	15	33
$P_{n2},\%$	80	35	26	20	37	45	67
$P_{n3},\%$	10	40	2	2	58	40	0
$DO_{nD}$	1.44±0.09	1.30±0.06	1.32±0.05	1.17±0.04	0.96±0.08	1.05±0.07	1.00±0.11
$GO_{nD}$	1.61±0.22	1.68±0.26	1.37±0.14	1.30±0.17	1.61±0.29	1.87±0.31	1.46±0.43
$O_nP_{ж0},\%$	60	95	97	5	0	30	56
$O_nP_{ж1},\%$	35	5	3	32	0	30	33
$O_nP_{ж2},\%$	5	0	0	64	100	40	11
$O_nC_{ж0},\%$	95	98	76	95	74	0	11
$O_nC_{ж1},\%$	5	3	21	5	21	10	44
$O_nC_{ж2},\%$	0	0	3	0	5	90	44
$O_n3_0,0,\%$	100	100	93	100	100	40	0
$O_n3_0,1,\%$	0	0	2	0	0	60	78
$O_n3_0,2,\%$	0	0	5	0	0	0	22
$O_nC_n0,0,\%$	100	95	71	89	95	80	11
$O_nC_n1,1,\%$	0	3	22	9	5	20	89
$O_nC_n2,2,\%$	0	3	7	2	0	0	0
$O_n3_0,0,\%$	100	100	98	100	100	95	0
$O_n3_0,1,\%$	0	0	2	0	0	5	100
$O_n3_0,2,\%$	0	0	0	0	0	0	0
$IO_n1,1,\%$	0	0	5	0	0	0	0
$IO_n2,2,\%$	75	45	79	80	58	50	56
$IO_n3,3,\%$	25	55	16	20	42	50	44
$\Sigma_{\text{люк}}$	8.08±0.25	5.97±0.14	6.10±0.14	7.01±0.20	6.89±0.38	7.29±0.26	6.81±0.35

Примечание. Здесь и далее: полное название морфологических параметров приведено в табл. 2.

кластеров этой группы в среднем несколько большей шириной листочка околоцветника. Кластеры отличаются по частоте встречаемости растений с разной интенсивностью окраски цветка ( $IO_{ц}$ ) и пигментированности побега ( $P_n$ ). В кластере III сгруппированы растения с непигментированным стеблем ( $P_{n1}$ ), а в кластере II выше доля растений с темно-синими цветами ( $IO_{ц3}$ ).

Во втором макрокластере наиболее сильно отличается от прочих кластер VII. Он выделяется наличием у растений на завязях ( $O_n3_n$ ) и соцветии ( $O_nC_n$ ) простого опушения. Для растений этого кластера характерно также железистое опушение соцветий ( $O_nC_{ж}$ ), а стебель может быть как с опушением, так и без него. Растения этой группы представлены в основном фенотипами «типичный» и «слабоопушенный» вида *D. nurguschense* (табл. 6).



Встречаемость фенотипов растений комплекса *Delphinium aggr. elatum* L. в группах, выделенных при проведении кластерного анализа по 25 морфологическим признакам, %

Фенотипы	Фенотипические группы растений			
	А	В	С	Д
<i>D. elatum</i> var. <i>elatum</i> :				
«типичный»	$\frac{76}{98}$	$\frac{3}{2}$		
<i>D. elatum</i> var. <i>glandulosum</i> nov.:				
«типичный»	$\frac{8}{14}$	$\frac{86}{86}$		
<i>D. alpinum</i> var. <i>alpinum</i> :				
«типичный»	$\frac{1}{9}$	$\frac{5}{27}$	$\frac{35}{64}$	
«редкоопушенный»	$\frac{1}{25}$	$\frac{5}{75}$		
«слабоопушенный»	$\frac{7}{89}$		$\frac{5}{11}$	
<i>D. alpinum</i> var. <i>hebecarpum</i> :				
«типичный»	$\frac{3}{27}$		$\frac{40}{73}$	
«слабоопушенный»	$\frac{1}{25}$		$\frac{15}{75}$	
<i>D. nurguschense</i> :				
«типичный»		$\frac{2}{17}$	$\frac{5}{17}$	$\frac{44}{67}$
«слабоопушенный»				$\frac{44}{100}$
«криофилумовидный»	$\frac{4}{83}$			$\frac{11}{17}$

Примечание. В числителе – встречаемость фенотипов в соответствующей группе, в знаменателе – отношение числа растений фенотипа в группе к общей численности фенотипа.

Кластер VI отличается от кластеров V и IV наличием у большинства растений на соцветии густого железистого опушения ( $O_{п.ж.2}$ ). Завязи у растений этой группы могут иметь редкое железистое опушение ( $O_{п.ж.1}$ ) либо могут быть не опушены ( $O_{п.ж.0}$ ). Растения этого кластера образуют одну фенотипическую группу, в которую входят в основном типичные фенотипы *D. alpinum* var. *alpinum* и *D. alpinum* var. *hebecarpum* (табл. 6), следовательно, она морфологически соответствует типичным вариантам вида *D. alpinum*.

Различие между кластерами IV и V значительно слабее, чем между кластерами I–III (см. рис. 8). Растения этих кластеров различаются интенсивностью железистого опушения ( $O_{п.ж.}$ ) и пигментированностью

стебля (П<sub>n</sub>). Как и в случае с кластерами I–III, по этим признакам невозможно сделать диагноз для выделения кластеров в четко разделяющиеся фенотипы. Растения этого макрокластера представлены в основном фенотипом *D. elatum* var. *glandulosum* (см. табл. 6).

Следовательно, при классификации растений по 25 наиболее информативным морфологическим признакам выделяются две формы *D. elatum*: *D. elatum* var. *elatum* (A) и *D. elatum* var. *glandulosum* (B) и виды *D. alpinum* (C) и *D. nurguschense* (D). Вид *D. alpinum* на формы не дифференцируется. Возможно, это связано с тем, что в чистом виде, т.е. с абсолютным доминированием, он не встречается.

### 5.1.1.3. Закономерности распространения фенотипов

Растения фенотипов, соответствующих типичному морфологическому описанию видов и описанным в литературе формам (*D. elatum* var. *elatum* фенотип «типичный», *D. nurguschense* фенотип «типичный», *D. alpinum* var. *hebecarpum* фенотип «типичный» и *D. alpinum* var. *alpinum* фенотип «типичный»), составляют 67.2% от общей численности проанализированных растений. У вида *D. elatum* «нетипичные», но укладывающиеся в объем вида растения с железистым опушением в нижней части побегов составили 25.8%, у типичной формы *D. alpinum* var. *alpinum* – 58.3%, у формы *D. alpinum* var. *hebecarpum* – 35.0%, у *D. nurguschense* – 67.7%. Распределение по выборкам и соотношения «типичных» и «нетипичных» фенотипов в различных местообитаниях сильно варьируют.

Анализ частоты встречаемости выделенных фенотипов в различных условиях произрастания (табл. 7) показал, что фенотип «типичный» формы *D. elatum* var. *elatum* абсолютно доминирует в предуральских (БЛ, ТВ, М1, К1, К2, ДУ и КИ) и зауральских (УЧ) равнинных выборках. Он также преобладает в предгорьях (НУ и АР) и межгорных долинах Южного Урала (Б5). Единично встречается в большинстве локалитетов, за исключением 2 горных выборок (И6 и СИ), где *D. elatum* замещается на *D. alpinum*, а также трех низкогорных выборок (ТБ, ТЛ и К3), где этот фенотип замещается на фенотип «типичный» *D. elatum* var. *glandulosum*. Фенотип «типичный» формы *D. elatum* var. *elatum* доминирует в наиболее благоприятных условиях произрастания: на равнине, в зоне произрастания хвойно-широколиственных лесов, где встречается преимущественно в сообществах ассоциаций

Фенотипическая структура популяций комплекса *Delphinium aggr. elatum* L.

Фенотипы таксонов	<i>D. elatum</i>												<i>D. alpinum</i>		<i>D. elatum</i> х <i>D. alpinum</i>																										
	равнинные						горно-долинные		низкогорные		горно-лесная	подольцовая	горные смешанные																												
	УЧ	К1	К2	М1	БЛ	ТВ	ДУ	КИ	НУ	Б5	ТБ	ТЛ	К3	СИ	И6	МК	АР	ШП	КБ	ИН																					
<i>D. elatum</i> var. <i>elatum</i> фенотип «типичный»	100	100	100	100	95	87	94	87	68	65	7					16	50	45	35	23																					
<i>D. elatum</i> var. <i>glaucescens</i> nov. фенотип «типичный»				5					24	29	80	83	88							28	19	27																			
<i>D. alpinum</i> var. <i>alpinum</i> фенотип «типичный»								6						12	50					5	3	3	4	14																	
<i>D. alpinum</i> var. <i>hebesarum</i> фенотип «типичный»								3						20	72								10	8	14																
<i>D. purgansense</i> фенотип «типичный»											8			7	11						5		7	19	9																
«Типичные» фенотипы																																									
<i>D. alpinum</i> var. <i>hebesarum</i> фенотип «слабоопушенный»																					13	17	5	7	3	8	5														
<i>D. alpinum</i> фенотип «редкоопушенный»														7	4							7		11		3	4														
<i>D. alpinum</i> фенотип «слабоопушенный»														3	6	7									37	40	12	5													
<i>D. purgansense</i> фенотип «слабоопушенный»																						4		3		21		7	15	5											
<i>D. purgansense</i> фенотип «крифилумовидный»														10		7	8					3																			
Всего <i>D. elatum</i>	100	100	100	100	100	87	94	87	92	94	87	83	88													16	50	74	54	49											
Всего <i>D. alpinum</i>									6	3	12	70	72	5	3	13	4	27																							
Всего <i>D. purgansense</i>											8			7	11	5	4	9																							
Всего «нетипичных» фенотипов									13	6	14	8	10	8	23	17	74	47	13	38	15																				

Примечание. Представленность фенотипов приведена в %.

Alnetum incanae, Cirsio oleracei-Aconitetum septentrionalis, Urtico-Filipenduletum.

Фенотип «типичный» доминирует в трех изолированных низкогорных выборках (ТБ, ТЛ и КЗ). С частотой 20–30% он встречается в среднегорной (Б5 и ИН) и низкогорной части (ШГ и КБ) Южного Урала. Выборка КЗ приурочена к одному из наиболее холодных типов местообитаний – елово-лиственничным лесам ассоциации *Carici albae-Piceetum obovatae*, произрастающим на крутых северных склонах Уфимского плато. В состав растительных сообществ этого типа входит большое число растений-реликтов плейстоценового комплекса (*Primula cortusoides* L., *Cortusa matthioli* L., *Zigodenus sibiricus* (L.) A. Gray., *Swida alba* (L.) Opiz, *Carex alba* Scop., *Lonicera altaica* Pall. Ex DC. и др.) [Горчаковский, Шурова, 1982]. Это позволяет сделать предположение о том, что в плейстоценовый период данный фенотип, видимо, был широко распространен в низкогорной части Южного Урала и в Предуралье. Он доминирует в глубоких логах в степной зоне по периметру Южного Урала (ТЛ и ТБ), где, благодаря изоляции, смог сохраниться с плейстоценового периода и не был вытеснен более конкурентоспособным фенотипом «типичный» формы *D. elatum* var. *elatum*. Фенотип формы *D. elatum* var. *glandulosum* встречается в глубоких холодных логах в растительных сообществах *Alnetum incanae* и с экологической точки зрения является более криофильным по сравнению с фенотипом формы *D. elatum* var. *elatum*.

Фенотип «типичный» формы *D. alpinum* var. *alpinum* присутствует практически во всех горных выборках за исключением выборки И6, где он замещается фенотипом «типичный» формы *D. alpinum* var. *hebecarpum*. С относительно высокой частотой (50%) он встречается только в выборке СИ, в остальных выборках отмечается единично.

Фенотип «редкоопушенный» формы *D. alpinum* var. *alpinum* единично представлен в большинстве низкогорных и среднегорных местообитаний. Близкий к нему фенотип «слабоопушенный» (с отсутствием железистого опушения в нижней части стебля) довольно часто (с частотой около 40%) встречается в логах предгорий Южного Урала (МК и АР), но единично отмечен как в горных (ИН и КБ), так и в равнинных местообитаниях (ТВ, ДУ и КИ). Высокая частота встречаемости последнего фенотипа в предгорьях Южного Урала, вероятно, связана с тем, что растения с редкоопушенным соцветием могут являться гибридами *D. elatum* × *D. alpinum* [Цвелев, 1996], образовавшимися в предгорьях на стыке экологических ареалов данных видов. Единичная

встречаемость фенотипа «слабоопушенный» на равнине в зоне хвойно-широколиственных лесов свидетельствует о распространении *D. alpinum* в периоды с более холодным климатом в Предуралье.

Фенотип «типичный» вида *D. alpinum* var. *hebecarpum* доминирует в наиболее возвышенной части Южного Урала – в подгольцовых лугах у верхней границы распространения лесной растительности (выборка И6) в сообществах ассоциации *Cicerbita uralensis*-*Aconogonetum alpini* с примесью *Urtico-Filipenduletum*. Единично он встречается ниже, в горах в зоне распространения лесной растительности (ИН, СИ и ШГ) и в Зауралье в выборке ТУ.

Фенотип «слабоопушенный» вида *D. alpinum* var. *hebecarpum* единично отмечен в горах (СИ, ИН, И6 и КБ) и предгорьях (МК и АР) Южного Урала. Наибольшую встречаемость (17%) он имеет в подгольцовых лугах (И6).

Фенотипы вида *D. nurguschense* в всех местообитаниях присутствуют единично. Его фенотипы «типичный» и «слабоопушенный» встречаются в горах и предгорьях Южного Урала. Фенотип «криофилумовидный» вида *D. nurguschense* единично отмечен в равнинных (ТВ, ДУ и КИ) и низкогорных (ТБ) популяциях.

## **5.1.2. Популяционная структура комплекса**

### *5.1.2.1. Классификация популяций по частоте встречаемости фенотипов*

Анализ частоты встречаемости фенотипов в изученных выборках видов комплекса *D. aggr. elatum* показал, что на Южном Урале растения этого комплекса образуют 6 групп локальных популяций (см. табл. 7). В системе биологических единиц их можно рассматривать как экотопические расы – «популяции или системы популяций, статистически отличающиеся по составу своих генофондов и по своим генетически детерминированным фенотипическим признакам от других популяций или систем популяций, относящихся к тому же виду» [Грант, 1984, с. 28]. Вид *D. elatum* представлен тремя группами популяций: равнинной, горно-долинной и низкогорной. Равнинная группа включает восемь выборок: семь предуральских (М1, К1, К2, БЛ, ТВ, ДУ и КИ), образующих предуральскую равнинную дизъюнктивную популяцию, и одну зауральскую выборку (УЧ), представляющую зауральскую рав-

нинную популяцию, которая изолирована от предуральской хребтами Южного Урала. В обеих популяциях доминируют растения формы *D. elatum* var. *elatum*. Они состоят из полуизолированных фрагментов, приуроченных к влажным логам и поймам мелких рек в зоне распространения смешанных хвойно-широколиственных лесов, где вид *D. elatum* встречается в составе растительных сообществ *Alnetum incanae*, реже *Cirsio oleracei-Aconitetum septentrionalis* и *Urtico-Filipenduletum* и *Alnetum incanae*. Вследствие антропогенных нагрузок (сенокосения, пастьбы скота в логах, прокладывания по логам троп) и изменения климата на более засушливый в последние 2–3 столетия [Турков, 1981], фрагментированность ареалов этих популяций постоянно возрастает.

Низкогорная группа включает изолированные локальные популяции, которые приурочены к растительным сообществам *Alnetum incanae* и *Cirsio oleracei-Aconitetum septentrionalis* в холодных глубоких логах в низкогорной части Южного Урала (ТЛ и ТБ), а также к елово-пихтово-лиственничным лесам ассоциации *Carici albae-Piceetum obovatae*, произрастающим на многолетней почвенной мерзлоте на крутых и холодных северных склонах Уфимского плато (КЗ) [Кулагин, 1976]. В этих популяциях доминируют растения формы *D. elatum* var. *glandulosum*. В плейстоцене они, по всей вероятности, имели общий непрерывный ареал. Форма *D. elatum* var. *glandulosum* относительно редка и нуждается на Уфимском плато в охране в комплексе с растительными сообществами ассоциации *Carici albae-Piceetum obovatae*.

Горно-долинная группа популяций представлена двумя локальными популяциями (НУ и Б5). Они приурочены к сообществам *Alnetum incanae* и *Aconito-Delphinietum elati* в поймах ручьев и мелких рек в горных долинах в зоне распространения сосново-березовых лесов. Для них характерно доминирование растений *D. elatum* var. *elatum* с примесью *D. elatum* var. *glandulosum*. Популяции этого типа, как правило, немногочисленны, но довольно широко распространены в межгорных долинах.

Растения вида *D. alpinum* доминируют в двух группах популяций – подгольцовой и горно-лесной. В первой, представленной выборкой И6, преобладает фенотип «типичный» формы *D. alpinum* var. *hebecarpum*. Она приурочена к подгольцовому высокотравью у верхней границы распространения леса (сообщества *Cicerbito uralensis-Aconogonetum alpini*). Такие сообщества на Южном Урале достаточно редки, в связи с чем популяции этого типа представлены изолированными локалитетами в подгольцовом высокотравье наиболее высоких

вершин. Основной ареал формы *D. alpinum* var. *hebecarpum* расположен севернее – в предгорьях и низкогорьях Среднего и южной части Северного Урала (бассейны рек Чусовая, Вижай, Койва, Серга, Тагил, верховья рек Ляля и Лобва) [Куликов, 2000].

Горно-лесная группа популяций представлена одной популяцией (СИ). В популяциях этого типа доминирует фенотип типичной формы *D. alpinum*, кроме него могут встречаться фенотипы формы *D. alpinum* var. *hebecarpum* и вида *D. nurguschense*. В отличие от предыдущей группы эти популяции приурочены к ниже расположенным сообществам *Alnetum incanae*. Они обнаружены на плоских вершинах в северной части Южного Урала (окрестностях г. Сим) и в логах, спускающихся с этих вершин в предгорья.

Последняя – шестая группа популяций – горные смешанные. Она представлена выборками (МК, АР, ШГ, КБ и ИН), приуроченными преимущественно к логам между небольшими хребтами (МК, АР, ШГ и КБ) или берегам горных рек и ручьев (ИН), где растения видов этого комплекса входят в состав широкого спектра растительных сообществ (*Urtico-Filipenduletum*, *Cirsio oleracei-Aconitetum septentrionalis*, *Aconito-Delphinietum elati* и *Alnetum incanae*). В горно-лесной зоне эта группа популяций наиболее распространена и имеет почти непрерывный ареал на стыке популяций видов *D. elatum* и *D. alpinum*. В ней одновременно встречаются в различном соотношении друг с другом «типичные» и «нетипичные» фенотипы как вида *D. elatum*, так и *D. alpinum*, а иногда еще и *D. nurguschense*, что, видимо, является результатом их интрогрессивной гибридизации. Среди описанных выборок этой группы популяций наиболее интересны две. Первая (МК) приурочена к пойме ручья в межгорной долине, берущего начало в возвышенной части, где встречается *D. alpinum*, и вытекающего на равнину, где доминирует вид *D. elatum*. Растения этой выборки более чем на 70% состоят из растений «нетипичных» фенотипов *D. alpinum* и *D. nurguschense*. Это можно объяснить тем, что вдоль русла происходит интенсивный обмен генами между растениями *D. alpinum*, произрастающими в изголовье ручья, и растениями *D. elatum*, распространенными в пойме речки, в которую впадает ручей. Эта выборка представляет собой популяцию интрогрессивного типа [Грант, 1984], являющуюся результатом многократных возвратных скрещиваний гибридов с видом *D. elatum*. Для популяций этого типа характерно сходство с основным родительским видом при

проявлении изменчивости в сторону другого родительского вида [Anderson, 1949, 1953; Путенихин, Карамышева, 1999].

Вторая выборка (ИН), расположенная на берегу р. Мал. Инзер у подножья г. Мал. Ямантау, интересна тем, что в ней почти в равных пропорциях присутствуют все «типичные» фенотипы видов комплекса *D. aggr. elatum*, а «нетипичные» встречаются с небольшой частотой – только 15%. По классификации связующих популяций гибридного происхождения [Грант, 1984] ее можно отнести к «скоплению гибридов» (*hybrid swarms*), в которых наблюдается очень высокая степень индивидуальной изменчивости.

В заключение можно отметить, что растения «типичных» фенотипов видов комплекса *D. aggr. elatum* с железистым опушением соцветия чаще всего произрастают на открытых местообитаниях в горах, где меньше уровень конкуренции. Формы растений без железистого опушения в соцветии (например, типичная форма *D. elatum* var. *elatum*) встречаются в условиях более мягкого климата и большей конкуренции с древесными растениями.

Таким образом, комплекс *D. aggr. elatum* на Южном Урале представлен двумя видами – *D. elatum* и *D. alpinum*. Общая встречаемость всех фенотипов *D. nurguschense* ни в одной из выборок не превышает 26% (выборка МК), и их присутствие, видимо, связано с процессами интрогрессивной гибридизации этого вида с другими в плейстоценовый период, когда характерные для *D. nurguschense* местообитания имели большее распространение. В настоящее время южная граница ареала этого вида проходит, видимо, в северной части Южного Урала.

Автор вида *D. nurguschense* П.В. Куликов [2000] указывал, что он, видимо, имеет гибридное происхождение, и мог образоваться, как и викарный к нему восточноевропейский высокогорный эндемичный вид *D. nacladense*, в результате гибридизации вида *D. cryophilum* с видом *D. alpinum* [Цвелев, 1996], а именно с *D. alpinum* var. *hebecarpum*. В пользу предположения о возможной гибридизации этих видов в плейстоцене свидетельствует единичная встречаемость растений фенотипа «криофилумовидный», которые морфологически ближе к виду *D. cryophilum*, а также данные об общности высокогорной и арктической флоры [Юрцев, 1971], которая могла спускаться по мере похолодания из подгольцового пояса вниз, а затем по мере таяния ледников отступить в арктическую зону.

В наиболее холодные периоды плейстоцена на Южном Урале растения вида *D. alpinum*, видимо, произрастали и в Предуралье, а в



горах встречался и *D. nurguschense*. При потеплении климата в горах сократилась площадь тундровых сообществ, по периметру которых в настоящий момент встречается *D. nurguschense*, и он замещался, частично гибридируясь, видом *D. alpinum*. На равнине исчезали открытые местообитания видов комплекса *D. aggr. elatum*. В логах, под пологом леса вид *D. alpinum* и форма *D. elatum* var. *glandulosum* nov. замещались на более устойчивую к ценотическому давлению типичную равнинную форму *D. elatum* var. *elatum*.

Решающую роль в формировании современной структуры этого комплекса на Южном Урале сыграл контакт и гибридизация в плейстоцене видов *D. elatum*, *D. alpinum* и *D. cryophilum*. Изменение климата в конце плейстоцена – начале голоцена привело к уменьшению и фрагментации ареалов видов *D. cryophilum* и *D. alpinum* и их гибридизации друг с другом и с *D. elatum*. В настоящее время происходит интенсивная интрогрессивная гибридизация форм видов комплекса *D. aggr. elatum* в низкогорной и среднегорной части Южного Урала и Зауралья и формирование эндемичных форм в изолированных местообитаниях в Предуралье и Зауралье.

#### *5.1.2.2. Морфологические особенности растений выделенных типов популяций*

**Популяции *D. elatum*.** В целом можно отметить, что условия произрастания растений в популяциях *D. elatum* неодинаковы. В равнинных местообитаниях лога отличаются большим, чем в горах, наносом мелкозема и температурным режимом. Поэтому растения выделенных популяций различаются не только по признакам опушения, но и по некоторым параметрам, отражающим степень соответствия условий произрастания эколого-ценотическому оптимуму вида. По ряду равнинные – горно-долинные – низкогорные популяции у растений вида *D. elatum* уменьшается длина побегов ( $D_n$ ), число черешковых листьев ( $Ч_{чл}$ ) (табл. 8), а так же, как и у другого вида семейства лютиковых – *Aconitum septentrionale* Koelle [Исангулова, Федоров, 1996], длина простого щетинистого опушения ( $ДО_nД$ ). По этому параметру растения равнинных популяций отличаются от всех остальных популяций.

Растения равнинных популяций, представленные преимущественно формой *D. elatum* var. *elatum*, отличаются от растений горно-долинных и низкогорных групп популяций большими размерами растений

Т а б л и ц а 8

Морфологические различия растений популяций комплекса *Defrinium aggr. elatum* L.

Морфологические параметры	Группы популяций						
	1	2	3	4	5	6	7
	равнинные	горно-долинные	низкогорные	горно-лесная	подольцовая	горные смешанные	
$Ч_{тн}$	3.1±0.2	3.1±0.4	3.7±0.6	5.6±0.7	6.3±0.8	2.7±0.2	
$Ч_{п}$	3.9±0.2	3.8±0.4	3.8±0.6	6.8±0.9	8.3±1.0	3.1±0.2	
$Д_{пн}$	222±4	185±7	168±4	235±8	172±7	212±4	
$П_{п1}, \%$	28	71	49	38	17	65	
$П_{п2}, \%$	43	27	32	34	23	23	
$П_{п3}, \%$	28	2	19	28	22	12	
$Ч_{лпн}$	29.9±0.5	24.1±0.7	21.9±0.6	33.4±1.3	19.8±1.0	32.0±0.8	
$O_n$	0.138±0.002	0.131±0.003	0.135±0.005	0.142±0.005	0.120±0.009	0.152±0.004	
$O_{п1}0, \%$	32	0	0	30	17	37	
$O_{п1}1, \%$	24	93	63	30	11	25	
$O_{п1}2, \%$	44	7	37	40	72	38	
$ДЮ_{пД}$	1.430±0.035	1.254±0.046	1.086±0.043	0.970±0.058	1.003±0.097	1.255±0.040	
$ГО_{пД}$	1.34±0.10	0.80±0.08	1.32±0.12	1.18±0.20	2.52±0.44	1.69±0.18	
$O_{п2}0, \%$	99	77	6	50	17	71	
$O_{п2}1, \%$	1	18	26	41	0	19	
$O_{п2}2, \%$	0	5	69	9	83	10	
$Д_c$	49±3	56±4	48±4	71±5	49±5	85±5	
$Ч_{пв}$	5.30±0.27	2.71±0.30	2.77±0.24	7.30±0.80	1.67±0.36	4.61±0.29	
$Д_{пв}$	25±1	18±2	21±1	22±2	27±3	19±1	
$Д_{лвс}$	45±2	33±2	36±2	37±3	42±4	41±1	
$O_{Д_{лвс}}$	0.634±0.022	0.792±0.025	0.787±0.019	0.559±0.042	0.887±0.035	0.690±0.016	
$O_{Д_c}$	0.344±0.011	0.249±0.012	0.285±0.011	0.316±0.022	0.298±0.024	0.281±0.008	
$П_c$	0.072±0.003	0.055±0.003	0.055±0.004	0.099±0.006	0.042±0.008	0.072±0.004	
$O_{пс}0, \%$	97	89	87	0	0	52	
$O_{пс}1, \%$	3	9	11	6	0	35	
$O_{пс}2, \%$	0	2	1	94	100	13	
$O_{пс}3,0, \%$	100	100	94	56	0	79	
$O_{пс}3,1, \%$	0	0	4	38	78	16	
$O_{пс}3,2, \%$	0	0	1	6	22	5	
$O_{пс}3,0, \%$	95	84	93	56	100	67	

Окончание табл. 8

1	2	3	4	5	6	7
O <sub>1</sub> C <sub>1</sub> 1, %	3	11	6	44	0	31
O <sub>1</sub> C <sub>1</sub> 2, %	2	5	1	0	0	2
O <sub>1</sub> 3,0, %	99	100	96	91	89	90
O <sub>1</sub> 3,1, %	1	0	4	9	11	10
O <sub>1</sub> 3,2, %	0	0	0	0	0	0
ИО <sub>1</sub> 1, %	1	0	2	0	0	5
ИО <sub>1</sub> 2, %	53	84	80	43	63	55
ИО <sub>1</sub> 3, %	47	16	18	57	38	40
V <sub>шт</sub>	2.75±0.06	1.92±0.07	2.64±0.10	2.40±0.11	3.50±0.19	2.68±0.07
OB <sub>шт</sub>	0.164±0.004	0.115±0.004	0.167±0.007	0.150±0.007	0.217±0.010	0.174±0.004
CP <sub>шт</sub>	47±2	47±2	41±2	44±3	61±2	45±2
Дюок	10.89±0.13	11.19±0.25	10.97±0.19	10.54±0.25	11.87±0.34	10.83±0.14
Шюок	6.27±0.12	6.83±0.22	6.83±0.18	6.76±0.22	8.40±0.31	6.89±0.13
ОД <sub>юок</sub>	0.649±0.010	0.668±0.013	0.678±0.016	0.662±0.017	0.742±0.022	0.685±0.011
ОШ <sub>юок</sub>	0.573±0.009	0.613±0.015	0.625±0.017	0.647±0.021	0.709±0.021	0.631±0.010
У <sub>л</sub>	68±3	84±6	50±4	100±7	54±7	74±3
Дюп	104.4±2.0	97.1±3.1	96.1±2.7	106.4±3.8	88.9±3.8	114.4±2.1
Дючп	23.4±0.6	21.1±0.8	22.5±0.9	27.4±1.4	19.7±1.2	25.1±0.7
Дюсз	43.4±1.0	39.7±1.7	37.1±1.4	40.8±1.8	32.3±1.6	47.1±1.2
Ш <sub>шт</sub>	172.0±3.0	160.3±4.2	164.2±4.8	172.8±6.0	133.6±8.0	183.4±3.4
Ш <sub>ювал</sub>	20.8±0.6	17.4±0.6	17.6±0.6	23.0±1.3	17.5±1.2	22.7±0.6
Ш <sub>сз</sub>	54.7±1.0	50.4±1.7	51.0±1.5	53.3±2.3	42.9±2.0	55.7±1.3
Ш <sub>свп</sub>	21.2±0.4	19.0±0.6	20.1±0.8	24.8±1.0	19.8±1.1	22.0±0.6
ИР <sub>шт</sub>	0.220±0.005	0.217±0.006	0.234±0.006	0.252±0.010	0.220±0.009	0.225±0.005
ОШ <sub>шт</sub>	0.202±0.004	0.196±0.005	0.208±0.005	0.230±0.009	0.232±0.009	0.198±0.004
ОШ <sub>ювал</sub>	0.987±0.018	0.928±0.022	0.910±0.023	0.936±0.039	0.790±0.029	1.084±0.034
ОШ <sub>сз</sub>	2.728±0.057	2.685±0.071	2.668±0.072	2.270±0.079	2.056±0.074	2.631±0.060
O <sub>1</sub> 0, %	24	18	10	34	6	16
O <sub>1</sub> 1, %	68	54	52	63	33	67
O <sub>1</sub> 2, %	7	29	38	3	61	17
Вес корней*, (г)	20.33	15.86	13.48	27.45	43.44	15.48
Вес надземной части*, (г)	54.46	41.39	30.14	95.57	48.38	40.72
Вес растения*, (г)	74.79	57.25	43.62	123.02	91.82	56.20

\* Приведен вес корней, надземной части и всего растения для 30 экземпляров растений из каждой популяции.

( $D_n$ ), более развитыми соцветиями (больше число паракладиев ( $Ч_{па}$ ), больше абсолютная ( $D_{кмс}$ ) и меньше относительная длина конечного междоузлия соцветия ( $ОД_{кмс}$ ), больше длина верхнего паракладия ( $D_{вп}$ ), плотность соцветия ( $П_c$ ) и более крупными листьями (больше ширина средней лопасти листовой пластины ( $Ш_{сл}$ ) и ширина основания центральной доли средней лопасти ( $Ш_{одл}$ )). У них меньше выражено опушение листьев простыми щетинистыми волосками с нижней стороны ( $О_n$ ). Кроме того, у них по сравнению с растениями всех остальных типов популяций несколько меньше относительная и абсолютная ширина листочков околоцветника ( $Ш_{лок}$ ,  $ОШ_{лок}$ ).

Растения горно-долинной группы популяций представлены преимущественно формой *D. elatum* var. *elatum* со значительной примесью *D. elatum* var. *glandulosum*. У них по сравнению с растениями других популяций видов комплекса *D. aggr. elatum* пропорционально более короткое соцветие ( $ОД_c$ ), меньше относительная ( $ОВ_{ш}$ ) и абсолютная ширина шпорца ( $В_{ш}$ ), а также более редкое щетинистое опушение побегов ( $ГО_{пД}$ ). Растения низкогорной группы популяций слабо, но статистически достоверно отличаются от растений равнинных и горно-долинных популяций формой листовой пластинки (большим значением индекса рассеченности листовой пластины ( $ИР_{лп}$ ) и меньшим углом между крайними лопастями листовой пластины ( $У_n$ )).

**Популяции *D. alpinum*.** Вид *D. alpinum* представлен двумя группами популяций: подгольцовой, состоящей преимущественно из растений формы *D. alpinum* var. *hebecarpum*, и горно-лесной с доминированием растений формы *D. alpinum* var. *alpinum*. У растений в популяциях *D. alpinum* в среднем больше число побегов ( $Ч_n$ ,  $Ч_{гн}$ ), вес корневищ и надземной части и относительная ширина листа ( $ОШ_{лп}$ ) по сравнению с популяциями *D. elatum* и популяциями смешанного типа. Это может свидетельствовать о том, что условия произрастания в местобитаниях, к которым приурочены эти популяции, наиболее благоприятны для роста и развития растений комплекса *D. aggr. elatum*. Подгольцовая популяция расположена у верхней границы распространения вида, что обусловило сильное морфологическое отличие ее растений от растений как горно-лесной, так и всех остальных групп популяций. У побегов растений этой популяции статистически достоверно выше густота щетинистого опушения ( $ГО_{пД}$ ) и уже листовые пластинки ( $Ш_{лп}$ ). Их соцветия имеют меньше паракладиев ( $Ч_{па}$ ), а также несколько более крупные цветы (больше относительная ( $ОВ_{ш}$ ) и абсолютная ширина шпорца ( $В_{ш}$ ), больше относительная и абсолют-

ная длина ( $ОД_{лок}$ ,  $Д_{лок}$ ) и ширина ( $ОШ_{лок}$ ,  $Ш_{лок}$ ) листочков околоцветника).

Растения подгольцовой популяции отличаются от растений горно-лесной популяции менее плотными соцветиями ( $П_c$ ), формой венчика (несколько большей отогнутостью верхнего края венчика) ( $СР_{ц}$ ), меньшей олиственностью побегов ( $О_n$ ) и меньшими размерами листьев ( $Ш_{лп}$ ,  $Д_{лп}$ ). У них короче нерасчлененная часть листа ( $Д_{нчл}$ ), уже ширина основания средней лопасти ( $Ш_{осл}$ ), меньше длина ( $Д_{цсл}$ ) и ширина основания центральной доли средней лопасти ( $Ш_{оцдл}$ ). У листьев более выражено опущение с нижней стороны ( $О_l$ ) простыми щетинистыми волосками.

Растения горно-лесной популяции отличаются от всех остальных популяций более развитым соцветием: более плотными соцветиями ( $П_c$ ) с большим числом паракладиев ( $Ч_{па}$ ) и пропорционально более коротким конечным междоузлиям ( $ОД_{кмс}$ ). По сравнению с растениями подгольцовой популяции у них более длинные ( $Д_n$ ) и более олиственные ( $О_n$ ) генеративные побеги с более длинными соцветиями ( $Д_c$ ), а также больше угол между крайними лопастями листовой пластины ( $У_n$ ) и относительная ширина ее средней лопасти ( $ОШ_{сл}$ ).

Группа горных смешанных популяций неоднородна и представлена в различных локальных популяциях разным соотношением фенотипов видов комплекса *D. aggr. elatum*, поэтому ее растения отличаются от остальных незначительно: только по несколько большей длине листовой пластины ( $Д_{лп}$ ) и большей относительной ширине основания центральной доли ее средней лопасти ( $ОШ_{оцдл}$ ).

### 5.1.2.3. Генетическая дифференциация

Исследования внутривидовой изменчивости растений с использованием морфологических признаков позволяют выделить географические расы и другие внутривидовые таксономические единицы и охарактеризовать внутривидовую изменчивость на разных иерархических уровнях [Путенихин, Старова, 1991]. Однако недостаток этого метода состоит в том, что с его помощью трудно объективно установить уровень различия и степень генетической близости и филогенетических взаимоотношений выделенных таксономических единиц [Грант, 1984]. Для решения этих задач часто применяют электрофоретический метод с использованием в качестве генетических марке-

ров изоферментов, который дает возможность глубоко исследовать генетическую изменчивость популяций и видов, так как позволяет определить число полиморфных растений и степень генетических различий популяций и видов [Гончаренко и др., 1989], что хорошо дополняет методы классической таксономии.

Изоферментный анализ получил широкое распространение при изучении генетических различий популяций древесных видов [Алтухов и др., 1989; Крутовский и др., 1990; Семериков, 1991; Goncharenko et al., 1994; Гончаренко и др., 1995; Шигапов и др., 1995; Янбаев и др., 1997 и др.]. Этот метод успешно применяется и при изучении травянистых культурных [Бияшев, 1984; Левитс и др., 1991; Chen, Huang, 1991; Flagiello, Alicchio, 1991 и др.] и дикорастущих растений [Birouk, Mousadic, 1991; Lebot, Aradhua, 1991; Novak et al., 1991; Шкель, Самарина, 1992; Menken et al., 1995; Гонтарь, 1995; Чупов, Кудрякова, 1996 и др.], но применительно к сем. *Ranunculaceae* метод электрофореза был использован ранее только для изучения генетической структуры узкоэндемичного североамериканского вида *Delphinium viridescens* Leiberg [Richter et al., 1994] и *Aconitum septentrionale* Koelle [Федоров и др., 1999]. В последней работе сравнение популяционных структур, полученных по морфологическим признакам и генетическим маркерам, дало схожие результаты. В связи с вышеизложенным для анализа уровня генетического различия элементов комплекса *D. aggr. elatum* нами был использован метод электрофоретического исследования изоферментов.

Первоначально был проведен анализ генетической дифференциации семи популяций *D. aggr. elatum* трех типов: равнинных (М1, К1), горно-долинной (НУ) и горных смешанных (ИН, КБ и ШГ). Их характеристика приведена в табл. 7.

Анализ электрофореграмм показал, что глутаматдегидрогеназа выявляется в виде одной полиморфной зоны активности GDH с тремя основными вариантами, различающимися по электрофоретической подвижности. При наличии у какого-либо растения одновременно двух из них в промежуточной по подвижности части геля дополнительно образуются 5 зон, что свидетельствует о гексамерной структуре фермента. Мы предположили, что одинарные полосы представляют три аллеля гомозиготных по локусу *Gdh-1* особей, а многополосным фенотипом изоферментов обладают гетерозиготные растения.

Активность алкогольдегидрогеназы обнаруживается в двух зонах, из которых стабильным интенсивным окрашиванием обладает лишь

Фенотипическое разнообразие и популяционная структура комплексов...

Adh-1. Выявлены 5 однополосных фенотипов ферментов и большее число трехполосных, представляющих одновременно комбинацию двух однополосных вариантов и полосы с промежуточной электрофоретической подвижностью. Такой спектр возможен при димерности фермента и в случае, если он контролируется локусом с 5 аллелями.

Анализ электрофореграмм лейцинаминопептидазы в зоне Lap-1 показал, что присутствуют лишь одно- и двухполосные фенотипы. По-видимому, фермент является мономером, и зона контролируется одним локусом (Lap-1) с двумя частыми и одним редким (выявлен лишь в выборке КЗ) аллелями. Изоферменты зоны активности Lap-2 при межпопуляционных сравнениях в анализ не включены из-за недостаточно четкого их разделения в гелях для образцов всех популяций. Частоты использованных аллелей приведены в табл. 9. В основном различия выборок выявляются лишь по частотам аллелей. Специфичные для отдельных популяций аллели относятся к категории редких.

Т а б л и ц а 9

Частоты аллелей изученных локусов в выборках южноуральских популяций комплекса *Delphinium aggr. elatum* L.

Аллели	<i>D. elatum</i>				<i>D. elatum</i> ж <i>D. alpinum</i>		
	равнинные		горно-до- линная	низкогор- ная	горные смешанные		
	К1	М1	НУ	КЗ	ШГ	КБ	ИН
1. Adh-1							
1	0.047	0.016	0	0	0	0	0
2	0.109	0.156	0.283	0.141	0.094	0.141	0.179
3	0	0	0	0.016	0	0	0
4	0.813	0.781	0.717	0.844	0.891	0.844	0.804
5	0.031	0.047	0	0	0.016	0.016	0.018
2. Lap-1							
1	0.063	0.094	0.300	0.156	0.172	0.156	0.161
2	0	0	0	0.016	0	0	0
3	0.938	0.906	0.700	0.828	0.844	0.844	0.839
3. Gdh-1							
1	0.031	0.047	0	0.016	0	0.016	0.036
2	0.938	0.938	0.917	0.875	0.813	0.781	0.893
3	0.031	0.016	0.083	0.109	0.188	0.203	0.071

Статистическая оценка гетерогенности аллелей в выборках южноуральских популяций комплекса *Delphinium aggr. elatum* L.

Выборки	<i>D. elatum</i>				<i>D. elatum</i> х <i>D. alpinum</i>		
	равнинные		горно-долинная	низкогорная	горные смешанные		
	К1	М1	НУ	К3	ШГ	КБ	ИН
К1	0	ns	(1)** (2)*** (3)***	ns	(3)**	(3)**	ns
М1	ns	0	(2)** (3)*	ns	(3)***	ns	ns
НУ	(1)* (2)** (3)*	(2)*	0	ns	(1)*	ns	ns
К3	ns	(3)*	ns	0	ns	ns	ns
ШГ	(3)*	(3)*	(1)*	ns	0	ns	ns
КБ	(3)*	ns	ns	ns	ns	0	ns
ИН	ns	ns	(3)*	ns	ns	ns	0

Примечание. ns – различие недостоверно. Различие достоверно на уровнях  $P < 0.05$  (\*),  $0.01$  (\*\*),  $0.001$  (\*\*\*). В скобках приведены номера локусов (табл. 9), по которым различия были достоверными.

Различия по частоте встречаемости основных аллелей в большинстве выборок, в том числе различающихся по доминированию форм *D. elatum*, незначительны. Наиболее существенно от всех прочих по локусам Adh-1 и Lap-1 отличается выборка НУ. В количественном отношении эти закономерности представляет табл. 10, где приведена оценка статистической значимости различий частот аллелей.

Несмотря на существование статистически достоверных различий аллельных частот в отдельных парах, в целом межпопуляционная изменчивость выражена слабо – коэффициент подразделенности  $F_{st}$  составил всего 0.031.

Этот параметр по отдельным локусам варьирует незначительно (0.021, 0.036 и 0.037 для локусов Adh-1, Lap-1 и Gdh-1 соответственно). Генетические расстояния Нея D между выборками также показывают небольшой уровень различий (табл. 11). Наиболее вероятной причиной в целом слабого разделения популяций можно считать то, что формирование современной структуры южноуральской части аре-



Генетические расстояния Нея  $D$  между выборками южноуральских популяций комплекса *Delphinium aggr. elatum* L.

Выборки	<i>D. elatum</i>				<i>D. elatum</i> и <i>D. alpinum</i>		
	равнинные		горно-до- линная	низкогор- ная	горные смешанные		
	К1	М1	НУ	К3	ШГ	КБ	ИН
К1	****	0.001	0.032	0.007	0.015	0.014	0.005
М1	0.001	****	0.024	0.006	0.017	0.015	0.003
НУ	0.032	0.024	****	0.017	0.028	0.027	0.027
К3	0.007	0.006	0.017	****	0.004	0.004	0.001
ШГ	0.015	0.017	0.028	0.004	****	0.001	0.008
КБ	0.014	0.015	0.027	0.004	0.001	****	0.007
ИН	0.005	0.003	0.027	0.001	0.008	0.007	****

ала комплекса *D. aggr. elatum* завершилось относительно недавно (около 200 лет назад), когда климат изменился на более теплый и сухой [Турков, 1981].

Анализ генетической структуры 17 популяций узкоэндемичного североамериканского вида *D. viridescens* [Richter et al., 1994] показал соответствие географических и генетических дистанций между популяциями ( $P < 0.001$ ), а популяционная структура соответствовала островной модели изоляции. В парах близкорасположенных выборок получены наибольшие значения генетической идентичности, а различия между удаленными парами были в несколько раз выше. Уровень межпопуляционной дифференциации – коэффициент подразделенности  $F_{st}$  – по разным локусам изменялся от 0.059 до 0.285, составляя в среднем 0.209. Эта величина меньше, чем вычисленное по 25 опубликованным работам среднее межпопуляционное разнообразие многолетних травянистых растений ( $G_{st} = 0.278$ ) [Hamrick et al., 1992]. Более того, при исключении из анализов двух наиболее дивергировавших изолированных популяций уровень дифференциации значительно снижался, свидетельствуя о довольно высокой общности генофондов популяций. Среднее генетическое расстояние Нея, пересчитанное нами на основе представленных в статье [Richter et al., 1994] значений генетической идентичности  $I$ , составило всего  $D=0.033$ . Специфичных для отдельных популяций аллелей было относительно мало, различия в основном также выявлялись по частотам аллелей.

Таким образом, полученные нами результаты о низком уровне дифференциации семи южноуральских популяций *D. aggr. elatum* согласуются с данными об уровне дифференциации *D. viridescens*. Несмотря на это на Южном Урале выявляется определенная пространственная структурированность генетической изменчивости. Генетические расстояния между близлежащими парами выборок (КБ/ШГ, К1/М1) были намного меньше, чем в среднем между всеми популяциями (табл. 12), а различия между парами выражены в несколько раз выше.

Т а б л и ц а 12

Генетическое расстояние Нея  $D$  и межвыборочная подразделенность  $F_{st}$  по изученным локусам пар выборок растений комплекса *Delphinium aggr. elatum* L.

Локусы	Пары выборок						По всем выборкам
	К1 / К3		ШГ / КБ		К1 / М1		
	$F_{st}$	$D$	$F_{st}$	$D$	$F_{st}$	$D$	$D_{cp}$
Adh-1	0.005	0.003	0.005	0.002	0.003	0.001	0.021
Lap-1	0.025	0.007	0	0	0.003	0.001	0.036
Gdh-1	0.015	0.004	0.004	0.001	0.001	0	0.037
В среднем	0.013	0.005	0.005	0.002	0.001	0.001	0.030

Наиболее сильно по генетическому расстоянию отделяется от других пробных площадей зауральская выборка НУ. Генетическая дифференциация этих популяций хорошо соответствует модели, при которой генетические различия формируются изоляцией расстоянием. Выявленной закономерности не подчиняются расположенные на значительном удалении друг от друга выборки пары К3/ИН, которые близки по частотам аллелей. Возможной причиной может быть их приуроченность к одним и тем же экологическим условиям (крутым и холодным северным склонам, на которых сформировались горные неполноразвитые почвы с выходами горных пород). Общим для этих двух выборок является еще и присутствие в травяном ярусе видов плейстоценового комплекса (*Primula cortusoides*, *Cortusa matthioli* и др.), что свидетельствует о реликтовом характере растительности в этих местообитаниях.

На следующем этапе исследований к 7 изученным выборкам *D. aggr. elatum* была добавлена еще одна – И6 с доминированием растений формы *D. alpinum* var. *hebecarpum*.

Данные изоферментного анализа по восьми выборкам для удобства представлены в виде дендрограммы (рис. 11). В качестве диагностического использован локус *Adh-1*, по которому межпопуляционная дифференциация была выражена в наименьшей степени ( $D_{cp}=0.021$ ) (табл. 12). Полученная по этому локусу дендрограмма для 7 выборок практически полностью копирует распределение выборок по трем полиморфным локусам. Выборка ИБ значительно (на уровне  $D=0.093$ ) дифференцирована от остальных, и величина генетического расстояния Нея  $D$  почти в четыре раза (рис. 11) превышает следующий уровень кластеризации (пробная площадь НУ). Генетические различия остальных популяций по *Adh-1* выражены слабо.

Вид *D. elatum* распространен в Предуралье, в широких межгорных долинах Южного Урала, Зауралья и Западной Сибири. Среди выборок с доминированием растений этого вида наиболее сильно отличается выборка НУ. Причины ее отличия – изоляция Уральским хребтом и, возможно, относительно недавний контакт с западносибирскими популяциями.

Генетические различия между видами *D. alpinum* и *D. elatum* значительно сильнее, чем между формами последнего вида, а между формами *D. elatum* var. *elatum* и *D. elatum* var. *glandulosum* – меньше, чем между изолированными Уральским хребтом популяциями *D. elatum* var. *elatum*. Последнее можно объяснить большим временем изоляции зауральской популяции.

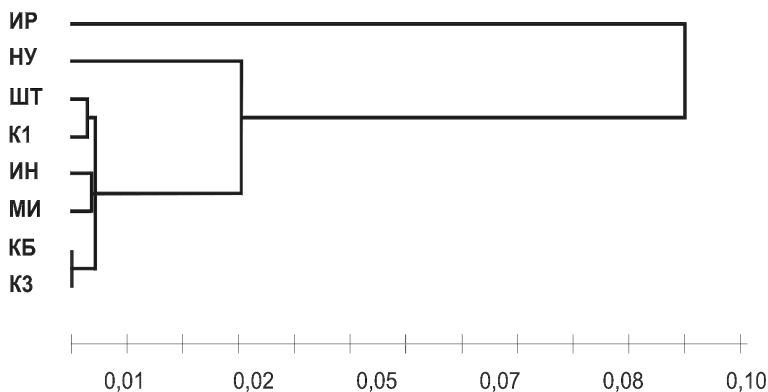


Рис. 11. Дендрограмма генетического различия южноуральских выборок видов комплекса *Delphinium aggr. elatum* L., построенная на основе расстояний Нея  $D$  по локусу *Adh-1*

## 5.2. Комплекс *D. aggr. dictyocarpum* DC.

На Южном Урале комплекс *Delphinium aggr. dictyocarpum* представлен двумя видами – *D. uralense* и *D. dictyocarpum*. В отличие от видов комплекса *Delphinium aggr. elatum* они имеют неперекрывающиеся ареалы. Отдельные растения *D. uralense* в пределах ареала различаются по густоте опушения. Среди гербарных экземпляров вида *D. dictyocarpum*, собранных на Южном Урале, имеются растения с голым стеблем и короткоопушенным соцветием [Цвелев, 1996]. Эти экземпляры Н.Н. Цвелев отнес к виду *D. cyananthum*, основной ареал которого находится на Алтае. Виды *D. uralense* и *D. dictyocarpum* довольно четко различаются и не образуют смешанных популяций. Исключение составила только выборка С1, в которой было найдено одно растение *D. uralense*. Его присутствие в популяции *D. dictyocarpum*, видимо, связано с тем, что эта выборка приурочена к нижней части лога, над которой на сырте есть популяция *D. uralense*.

В связи с вышеизложенным, анализ фенотипического разнообразия и популяционной структуры каждого вида проводился отдельно.

### 5.2.1. Фенотипическое разнообразие растений

#### 5.2.1.1. *D. uralense* Nevski

Результаты кластерного анализа растений *D. uralense* из 8 выборок этого вида по значениям морфологических параметров приведены на рис. 12. На дендрограмме анализируемые растения разделились на 5 групп. Наиболее сильно отличается кластер V. Он объединяет всего 4 растения, что составляет 2.2% от числа использованных в кластерном анализе. От типичных экземпляров этого вида растения кластера V отличаются по целому ряду морфологических особенностей (табл. 13): генеративные побеги около 100 см высотой ( $D_n$ ), более олиственные ( $O_n$ ,  $Ч_n$ ), слабоопушенные короткими и более длинными волосками ( $ГО_{nK}$ ,  $ГО_{nD}$ ); соцветия менее развитые ( $P_c$ ) и более плотные ( $П_c$ ), в большинстве случаев опушены ( $O_{nC_n}$ ); листья более крупные ( $Ш_{лп}$ ,  $D_{лп}$ ,  $D_{нчл}$ ), опушены только по жилкам ( $O_{л1}$ ); цветы более мелкие ( $Ш_{лок}$ ,  $D_{лок}$ ,  $D_{ш}$ ). Среди перечис-

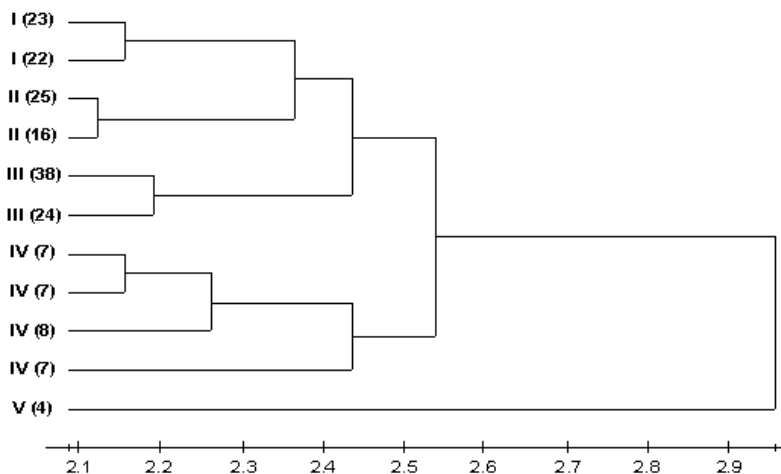


Рис. 12. Дендрограмма морфологического различия растений *Delphinium uralense* Nevski.

Римскими цифрами обозначены группы растений, арабскими в скобках – число растений в соответствующем кластере

ленных морфологических параметров наиболее важными являются опушение листа только по жилкам, очень редкое и в среднем более длинное опушение стеблей, а также характер опушения соцветий. Морфологически растения кластера V ближе к виду *D. cyananthum* и, возможно, являются результатом гибридизации *D. uralense* и *D. dictyocarpum*.

К растениям группы V наиболее морфологически близки растения более многочисленной (29 растений, 16% от числа использованных в кластерном анализе) группы IV. Их стебли так же, как у растений группы V, негусто опушены короткими ( $GO_nK$ ) и более густо, чем типичные экзепляры *D. uralense*, – длинными волосками ( $GO_nD$ ), но они четко отличаются от растений группы V густым опушением всей листовой пластинки ( $O_n2$ ). Растения групп I–III (их численность составляет 81.8%) наиболее соответствуют морфологическому описанию этого вида во «Флоре СССР» [Невский, 1937]. Их межгрупповые морфологические различия выражены значительно слабее. Они различаются по интенсивности окраски цветов ( $IO_{\text{ц}}$ ), наличию бурого налета на стеблях ( $П_n$ ), 100%-му опушению всей листовой пластинки ( $O_n2$ )

**Морфологические различия групп растений *Delphinium uralense* Nevski,  
выделенных при проведении кластерного анализа**

Морфологические параметры	Группы растений				
	I	II	III	IV	V
O <sub>n</sub> 1, %	0	0	0	14	100
O <sub>n</sub> 2, %	100	100	100	86	0
O <sub>n</sub> C <sub>n</sub> 0, %	0	0	0	0	25
O <sub>n</sub> C <sub>n</sub> 1, %	0	5	0	7	0
O <sub>n</sub> C <sub>n</sub> 2, %	100	95	100	93	75
OШ <sub>оцкл</sub>	1.29±0.08	1.26±0.06	1.50±0.13	1.18±0.09	0.75±0.13
O <sub>n</sub>	0.011±0.001	0.011±0.001	0.011±0.000	0.012±0.001	0.016±0.000
П <sub>n</sub> 1, %	0	32	7	7	75
П <sub>n</sub> 2, %	43	56	45	41	25
П <sub>n</sub> 3, %	57	12	48	52	0
ДО <sub>n</sub> К	0.38±0.01	0.47±0.03	0.42±0.02	0.78±0.07	1.18±0.09
ГО <sub>n</sub> К	54.6±2.2	46.0±2.6	49.2±2.5	14.1±4.5	2.4±2.1
ГО <sub>n</sub> Д	0.18±0.06	0.32±0.08	0.55±0.07	1.38±0.11	1.00±0.01
ГО <sub>n</sub> Д 0, %	82	71	52	7	0
ГО <sub>n</sub> Д 1, %	18	27	45	48	100
ГО <sub>n</sub> Д 2, %	0	2	3	45	0
ИО <sub>n</sub> 1, %	0	0	0	4	0
ИО <sub>n</sub> 2, %	82	85	74	55	25
ИО <sub>n</sub> 3, %	18	15	26	41	75
П <sub>c</sub>	0.014±0.001	0.012±0.001	0.012±0.001	0.014±0.001	0.017±0.000
OШ <sub>лок</sub>	0.61±0.01	0.57±0.02	0.59±0.01	0.60±0.02	0.49±0.02
I <sub>ш</sub>	34±2	29±2	32±2	31±3	44±4
Ш <sub>лок</sub>	7.67±0.24	6.72±0.20	7.16±0.15	7.24±0.29	5.25±0.22
Д <sub>ш</sub>	51.2±2.2	60.1±2.9	50.4±1.7	55.7±3.2	72.5±6.1
Ш <sub>ш</sub>	97±4	104±5	91±3	106±6	129±9
Д <sub>шд</sub>	8.3±0.8	8.7±0.7	7.4±0.5	9.5±1.0	22.8±2.6
Д <sub>ш</sub>	14.28±0.24	14.39±0.19	14.21±0.20	14.83±0.25	12.50±0.75
Д <sub>лок</sub>	12.58±0.29	12.10±0.39	12.02±0.21	12.17±0.38	10.75±0.22
Д <sub>n</sub>	73.6±3.6	83.6±4.2	72.2±2.6	86.1±7.1	102.0±16.0
Ч <sub>n</sub>	7.8±0.4	8.4±0.5	8.0±0.3	10.3±0.9	16.8±2.6
P <sub>c</sub> 0,%	0	6	0	6	50
P <sub>c</sub> 1,%	0	11	0	6	20
P <sub>c</sub> 2,%	100	83	100	88	30

(см. табл. 13) и представляют собой варианты типичного фенотипа *D. uralense*. Таким образом, можно говорить о наличии трех морфологических фенотипов у этого вида: наиболее типичном с густоопушенными стеблями (группы I–III), фенотипе с редкоопушенными стеблями (группа IV) и фенотипе, образовавшемся в результате гибридизации *D. uralense* и *D. dictyoacarpum* (группа V). Ключи для их различия приведены ниже.

**Ключи различия фенотипов растений *Delphinium uralense* Nevski:**

1. Растения около 100 см высотой, стебли редко опушены короткими и более длинными волосками, соцветия опушены или голые, листья более крупные, опушены только по жилкам.....  
 .....***D. uralense* × *D. dictyocarpum***  
 – Более мелкие растения, листья опушены полностью, соцветия, как правило, густо коротко опушены ..... 2
2. Стебли редко опушены короткими и длинными волосками .....  
 .....***D. uralense* фенотип «редкоопушенный»**  
 – Стебли густо опушены короткими волосками, среди которых иногда присутствуют длинные волоски .....  
 .....***D. uralense* фенотип «густоопушенный»**

Таблица 14

**Частота встречаемости выделенных фенотипов в выборках  
*Delphinium uralense* Nevski**

Выборки	Фенотипы		
	«густоопушенный»	«редкоопушенный»	<i>D. uralense</i> × <i>D. dictyocarpum</i>
X2	96	4	0
КА	95	5	0
X1	90	10	0
СГ	87	13	0
БЕ	80	20	0
ШТ	83	4	13
ИБ	71	25	4
С2	51	42	7

Во всех выборках доминирует фенотип «густоопушенный» (табл. 14). В выборке С2 кроме него в наибольшей степени выражено присутствие фенотипа «редкоопушенный», а также присутствуют гибридные растения *D. uralense* × *D. dictyocarpum*. Так как фенотип «редкоопушенный» ни в одной из выборок не доминирует, выделять редкоопушенную форму *D. uralense* нецелесообразно. Гибридные растения *D. uralense* × *D. dictyocarpum* единично встречаются не только в выборке С2, но и в выборках ШТ и ИБ. Они растут обычно в изголовьях логов, на дне которых встречается вид *D. dictyocarpum*.

5.2.1.2. *D. dictyocarpum* DC.

При анализе фенотипического разнообразия растений *D. dictyocarpum* из 8 выборок методом кластерного анализа по значениям наиболее информативных морфологических параметров была получена дендрограмма, приведенная на рис. 13. На ней растения объединились в 2 кластера, включающих по 2 группы.

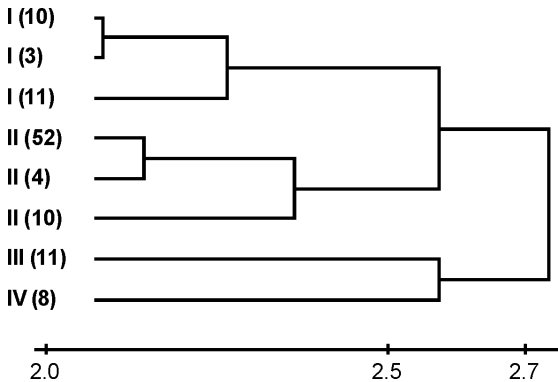


Рис. 13. Дендрограмма морфологического различия растений *Delphinium dictyocarpum* DC.

Римскими цифрами обозначены группы растений, арабскими в скобках – число растений в соответствующем кластере

При сравнении морфологических особенностей этих растений (табл. 15) установлено, что растения первого кластера (группы I и II) отличаются от растений второго (группы III и IV) меньшей густотой опушения стебля ( $ГО_n$ ) и почти всегда неопушенными соцветиями ( $О_n C_n 0$ ). Таким образом, основным признаком, по которому шла дифференциация растений на кластеры, был характер опушения стебля и соцветия.

Группа II наиболее многочисленна. Растения этой группы отличаются от растений группы I по средним значениям угла изгиба шпорца ( $I_{ш}$ ), угла отгиба верхнего края венчика ( $CP_{ц}$ ), по относительной длине соцветия ( $ОД_c$ ), форме средней лопасти листовой пластинки ( $ОШ_{сл}$ ) и по пигментированности побега ( $П_n$ ). Значения каждого из этих параметров (за исключением пигментированности побега, который отмечался балльно) при их упорядочении по возрастанию



Морфологические различия групп растений *Delphinium dictyocarpum* DC., выделенных при проведении кластерного анализа

Морфологические параметры	Группы растений			
	I	II	III	IV
ГО <sub>н</sub> Д	3.0±0.7	3.8±0.5	5.9±1.6	12.5±1.3
О <sub>н</sub> С <sub>н</sub> 0, %	83	85	55	0
О <sub>н</sub> С <sub>н</sub> 1, %	13	9	27	12
О <sub>н</sub> С <sub>н</sub> 2, %	4	6	18	88
И <sub>ш</sub>	73±9	51±4	41±5	67±18
СР <sub>ц</sub>	77±13	38±3	41±4	40±3
П <sub>н</sub> 1, %	92	29	27	25
П <sub>н</sub> 2, %	8	48	36	50
П <sub>н</sub> 3, %	0	23	37	25
ОД <sub>с</sub>	0.24±0.01	0.39±0.01	0.42±0.02	0.28±0.02
ОШ <sub>сл</sub>	4.94±0.37	8.20±0.42	4.80±0.47	5.73±1.04

образуют плавный ряд, и отнести без компьютерной обработки какое-либо растение первого кластера к первой или второй группе без элемента субъективизма не представляется возможным, поэтому эти группы, видимо, следует рассматривать как один фенотип *D. dictyocarpum*.

Группы III и IV различаются на дендрограмме сильнее, чем группы I и II. Растения группы IV отличаются от растений группы III более густым опушением стеблей (ГО<sub>н</sub>) и наличием в соцветии опушения не только на цветоножках и чашелистиках, но и на оси соцветия (О<sub>н</sub>С<sub>н</sub>2). В группе III преобладают растения с голыми (О<sub>н</sub>С<sub>н</sub>0) и редкоопушенными соцветиями (О<sub>н</sub>С<sub>н</sub>1). Достаточно четкие морфологические различия позволяют рассматривать группы III и IV как два фенотипа *D. dictyocarpum*.

Таким образом, можно выделить 3 фенотипа растений этого вида: «густоопушенный» (растения группы IV), «слабоопушенный» (растения группы III) и «неопушенный» (растения групп I и II).

#### Ключи различия фенотипов растений *Delphinium dictyocarpum* DC.:

1. Стебли голые или редко опушены длинными волосками, соцветие не опушено ..... ***D. dictyocarpum* фенотип «неопушенный»**

– На стебле есть опушение из длинных волосков, на соцветиях присутствует короткое опушение.....2

2. Стебли редко опушены длинными волосками, короткое опушение в соцветии присутствует только на цветоножках и чашелистиках.....***D. dictyocarpum* фенотип «слабоопушенный»**

– Стебли более густо опушены длинными волосками, короткое опушение в соцветии присутствует на цветоножках, чашелистиках и осях соцветия ..... ***D. dictyocarpum* фенотип «густоопушенный»**

Растения фенотипа «неопушенный» при их доминировании образуют типичный вариант *D. dictyocarpum* DC., так как для этого вида характерны неопушенные соцветия [Цвелев, 1996]. Фенотип «густоопушенный» морфологически соответствует виду *D. cyananthum* Nevski, произрастающему в степных горных лугах Западной Сибири и Средней Азии [Невский, 1937], а фенотип «слабоопушенный», возможно, являются результатом гибридизации растений «неопушенного» и «густоопушенного» фенотипов.

Частота выделенных фенотипов в различных выборках неодинакова. Во всех, за исключением С1, преобладает фенотип «неопушенный» (табл. 16), однако он абсолютно доминирует только в Зауралье, в выборке АМ. Наименьшая частота его встречаемости (50%) отмечена в выборке С1. Фенотип «густоопушенный» не доминирует ни в од-

Таблица 16

Частота встречаемости выделенных фенотипов  
в южноуральских выборках *Delphinium dictyocarpum* DC, %

Выборки	Фенотипы по опушению соцветий		
	«неопушенный»	«слабоопушенный»	«густоопушенный»
АМ	100	0	0
ЮЛ	84	8	8
Ю1	83	7	10
ИД	90	3	7
ЗИ	83	10	7
БУ	76	24	0
МЕ	71	26	3
С1	54	13	33

ной из выборок. Его наибольшая частота встречаемости (36%) отмечена в выборке С1 с наименьшей представленностью фенотипа «неопушенный». В остальных выборках она не превышает 10%. Фенотип «слабоопушенный» с небольшой частотой встречается почти во всех выборках. Наибольшая частота его встречаемости отмечается в выборках БУ и МЕ – в относительно небольших изолированных популяциях этого вида, окруженных лесными сообществами.

Таким образом, в большинстве выборок на Южном Урале в той или иной степени представлены фенотипы растений с опушенным соцветием, которые в горных степях Западной Сибири образуют вид *D. cyananthum*. В связи с доминированием растений с неопушенными соцветиями выделение на Южном Урале *D. cyananthum* нецелесообразно.

В настоящее время вид *D. dictyocarpum* в горных степях не встречается. Вероятнее всего, в плейстоцене в периоды с доминированием на Южном Урале горно-степной растительности [Горчаковский, 1954; Турков, 1981] здесь встречался только приуроченный к горным степям *D. cyananthum*. Этот вид, видимо, имел единый ареал с его современными локалитетами в Западной Сибири. В пользу этого предположения свидетельствует наличие во флоре Южного Урала большого числа плейстоценовых реликтов горно-азиатского происхождения, проникших на Урал в конце плейстоцена – начале голоцена [Горчаковский, Шурова, 1982].

При потеплении климата в голоцене с юга наступали термофильные степные сообщества. В их составе был вид *D. dictyocarpum*, представленный характерной для современных равнинных степных сообществ Средней Азии и Западной Сибири формой с доминированием фенотипа «неопушенный». Вид *D. cyananthum* замещался на вид *D. dictyocarpum*, при этом в некоторых случаях шла их гибридизация, о чем свидетельствует наличие в популяциях *D. dictyocarpum* по периметру Южного Урала растений с опушенным соцветием.

### **5.2.2. Популяционная структура**

В изученных популяциях видов *D. uralense* и *D. dictyocarpum* доминируют фенотипы, представляющие собой типичные варианты этих видов, и, следовательно, межпопуляционные морфологические различия растений имеют модификационный характер. Для изучения этих межпопуляционных различий был использован кластерный анализ

различия выборок по средневывборочным значениям морфологических параметров растений.

### 5.2.2.1. *D. uralense* Nevski

Результаты кластерного анализа выборок *D. uralense* показаны на рис. 14. Из дендрограммы видно, что выборки объединились в 3 группы, представляющие собой 3 субпопуляции основной популяции это-

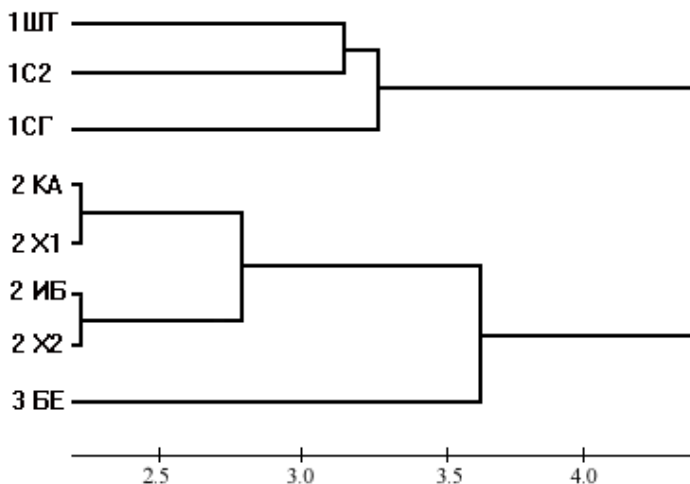


Рис. 14. Дендрограмма различий выборок *Delphinium uralense* Nevski по средневывборочным значениям морфологических параметров растений.

Субпопуляции: 1 – южная, 2 – северо-западная, 3 – восточная

го вида. Южная субпопуляция (группа 1) включает выборки ШТ, С2 и СГ. Они расположены в южной (ШТ и СГ) и центральной (С2) частях основного ареала вида (см. рис. 4) и приурочены к наиболее остепненным лиственнично-дубовым лесам и их опушкам. Северо-западная субпопуляция (группа 2) включает выборки Х1, Х2, КА и ИБ. Большая часть их (Х1, Х2 и ИБ) расположена в северо-западной части ареала и приурочена к типично степным растительным сообществам союзов *Orostachion spinosae* и *Helictotricho-Stipion*. Восточная субпопуляция (выборка БЕ) расположена у восточной границы распростра-

нения вида на Зилаирском плато и приурочена к зоне перехода широколиственных лесов союза *Lathyro-Quercion roboris* в типичные горно-лесные сосново-березовые леса союза *Trollio europaeae-Pineon sylvestris*.

Из табл. 17 видно, что растения южной субпопуляции отличаются прежде всего интенсивностью окраски венчика ( $IO_{ц}$ ) и стаминодиев ( $Ц_{ст}$ ). Растения восточной субпопуляции произрастают в условиях более благоприятного увлажнения, поэтому у них крупнее стебли ( $D_{п}$ ), листья ( $Ш_{лп}$ ,  $D_{лп}$ ) и соцветия ( $D_{с}$ ). Листья у них с более расходящимися крайними долями ( $У_{л}$ ). Северо-западная субпопуляция по окраске цветов растений ближе к восточной, а по линейным размерам – к южной субпопуляции. Экологические условия местообитания, к которым приурочены выборки северо-западной субпопуляции, ближе к условиям местообитания южной субпопуляции, тем не менее северо-западная субпопуляция на дендрограмме расположена ближе к восточной. Это свидетельствует о том, что влияние экологических факторов на формирование межпопуляционных различий слабее географического.

#### 5.2.2.2. *D. dictyocarpum* DC.

Результаты кластерного анализа различия выборок растений *D. dictyocarpum* приведены на рис. 15. На дендрограмме наиболее сильно от всех прочих отличается выборка БУ, являющаяся частью «северной», изолированной популяции. Ее контакт с близко расположенными выборками Ю1 и МЕ был возможен в период господства степной растительности на Южном Урале в начале голоцена [Горчаковский, 1960, 1966]. Она находится в горно-лесной зоне, поэтому растения этой выборки отличаются от произрастающих южнее более поздним (на 10–15 дней) началом цветения. Остальные выборки группируются в два макрокластера. Первый включает выборки ЗИ, ИД и АМ, приуроченные к зоне распространения степных сообществ по периметру южной оконечности Уральского хребта. Здесь *D. dictyocarpum* встречается как по опушкам остепненных лесов, так и в безлесных сообществах, и его распространение лимитируется в основном антропогенными факторами. Выборки ЗИ и ИД на дендрограмме практически не различаются, так как обе являются фрагментами единой «южноуральско-степной» популяции, приуроченной к холмисто-увалистому рельефу на границе Южного Урала и оренбургских

Таблица 17

Морфологические различия растений субпопуляций *Delphinium iratense* Nevski на Зилаирском плато

Морфологические параметры	Субпопуляции										
	южная			северо-западная				восточная			
	ШТ	С2	СГ	КА	Х1	ИБ	Х2	Х1	Х2	БЕ	
Ю <sub>н1</sub> , %	0	0	0	5	3	0	0	3	0	0	5
Ю <sub>н2</sub> , %	50	52	83	90	86	77	72	86	77	80	80
Ю <sub>н3</sub> , %	50	48	17	5	11	23	28	11	23	28	15
ГО <sub>н</sub>	35,2±3,3	29,7±7,0	36,4±3,6	56,7±2,4	56,7±3,0	47,8±4,7	44,8±2,9	56,7±3,0	47,8±4,7	44,8±2,9	29,8±5,3
И <sub>ш</sub>	31,9±3,4	40,5±3,0	38,2±3,2	34,1±2,9	29,8±3,6	26,1±2,2	30,5±2,0	29,8±3,6	26,1±2,2	30,5±2,0	22,0±2,2
О <sub>н1</sub> , %	0	16	0	5	3	7	0	3	7	0	0
О <sub>н2</sub> , %	100	84	100	95	97	93	100	97	93	100	100
У <sub>н</sub>	67±14	64±8	69±10	74±8	75±9	48±8	65±8	75±9	48±8	65±8	100±9
О <sub>нСп0</sub> , %	13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
О <sub>нСп1</sub> , %	0	0	8	0	3	0	0	3	0	0	5
О <sub>нСп2</sub> , %	87	100	92	100	97	100	100	97	100	100	95
Ц <sub>кп1</sub> , %	0	24	0	100	100	93	100	100	93	100	95
Ц <sub>кп2</sub> , %	100	76	100	0	0	7	0	0	7	0	0
Ц <sub>кп3</sub> , %	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5
Д <sub>н</sub>	87,7±4,9	81,5±4,6	82,9±4,6	96,0±5,0	63,4±2,6	61,7±2,6	51,1±2,6	63,4±2,6	61,7±2,6	51,1±2,6	112,5±6,1
Д <sub>с</sub>	24,1±2,2	23,2±1,8	30,9±2,8	42,2±3,6	27,0±2,4	24,2±2,2	17,4±1,9	27,0±2,4	24,2±2,2	17,4±1,9	53,3±4,4
Д <sub>сп</sub>	52,3±2,7	56,1±2,8	55,7±2,5	62,0±3,8	46,9±2,0	48,4±2,4	43,3±1,5	46,9±2,0	48,4±2,4	43,3±1,5	71,3±4,0
Ш <sub>ш</sub>	93,9±4,7	100,7±5,2	99,7±4,8	113,8±6,4	88,3±3,7	91,3±4,3	79,9±2,4	88,3±3,7	91,3±4,3	79,9±2,4	126,6±6,9
Ш <sub>сп</sub>	28,5±1,9	32,8±1,7	30,6±1,6	33,9±2,5	29,4±1,2	28,9±1,9	24,6±1,0	29,4±1,2	28,9±1,9	24,6±1,0	41,1±2,8
Д <sub>ш</sub>	13,72±0,38	14,56±0,32	13,71±0,36	14,27±0,36	14,95±0,26	14,53±0,28	14,79±0,29	14,95±0,26	14,53±0,28	14,79±0,29	14,60±0,32

степей. Зауральская выборка АМ обособлена от ЗИ, ИД и остальных почти так же сильно, как и БУ, поэтому ее можно рассматривать как самостоятельную – «зауральско-степную» популяцию. Ранее она, видимо, имела контакт с «южноуральско-степной» популяцией, но в настоящее время изолирована от нее вследствие антропогенного сведения (перевыпас скота, распахивание) растительных сообществ, в состав которых входил этот вид. Второй макрокластер объединяет выборки с Зилаирского плато (Ю1 и С1), а также западных (МЕ) и восточных (ЮЛ) предгорий Южного Урала. Они приурочены к остепненным участкам, мозаично распределенным среди лесной и вторичной луговой растительности, и представляют собой «лесостепную» группу локальных популяций.

Для двух морфологических параметров растений *D. dictyocarpum* ( $OШ_{сл}$  и  $ОД_c$ ) прослеживается клинальная изменчивость: в Предуралье и на Южном Урале значения этих параметров вдоль градиента север-юг увеличиваются соответственно с 5.20 до 8.41 и с 0.21 до 0.40 (табл. 18). Параллельно на градиенте север-юг распространение вида меняется от локальных изолированных популяций до массового распространения, лимитированного в основном только антропогенными факторами. Так как большие значения  $OШ_{сл}$  и  $ОД_c$  отмечены в условиях эколого-ценотического оптимума распространения *D. dictyocarpum*, их можно интерпретировать как параметры, отражающие «виталитет» этого вида.

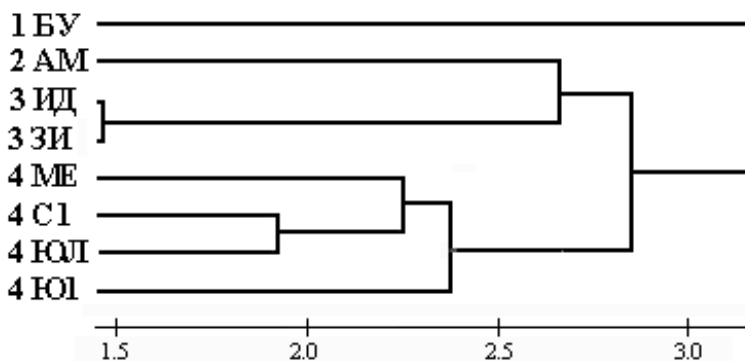


Рис. 15. Дендрограмма различия выборок *Delphinium dictyocarpum* DC. на Южном Урале.

Популяции: 1 – северная, 2 – зауральско-степная, 3 – южноуральско-степная, 4 – лесостепная группа локальных популяций

Таблица 18

Морфологические различия растений популяций *Delphinium dictyosarum* DC.

Морфологические параметры	Популяции										
	северная	степные					лесостепная группа локальных популяций				
		БУ	зауральская	ИД	южноуральская	ЗИ	МЕ	СИ	ЮЛ	ЮЮ	
Р <sub>c</sub>	0.13±0.01	0.24±0.01	0.17±0.01	0.18±0.01	0.18±0.01	0.15±0.01	0.16±0.01	0.17±0.01	0.16±0.01		
ОД <sub>c</sub>	0.21±0.02	0.30±0.02	0.40±0.02	0.38±0.02	0.38±0.02	0.29±0.02	0.36±0.02	0.35±0.02	0.31±0.02		
ДО <sub>n</sub>	1.79±0.05	0.66±0.05	1.31±0.07	1.46±0.10	1.46±0.10	1.57±0.07	1.16±0.14	1.35±0.08	1.94±0.05		
О <sub>c</sub> С <sub>n</sub> 0, %	76	100	90	83	83	71	54	84	83		
О <sub>n</sub> С <sub>n</sub> 1, %	24	0	3	10	10	26	13	8	7		
О <sub>c</sub> С <sub>n</sub> 2, %	0	0	7	7	7	3	33	8	10		
ОШ <sub>сн</sub>	5.82±0.59	6.08±0.50	8.41±0.95	7.65±0.63	7.65±0.63	6.54±0.63	6.68±0.56	6.86±0.72	6.16±0.53		
ГО <sub>нрД</sub>	1.29±0.20	1.10±0.49	3.56±0.68	4.06±0.74	4.06±0.74	7.70±0.73	5.66±1.16	8.10±0.92	0.50±0.31		



Растения северной популяции (БУ) отличаются пропорционально более коротким, редким соцветием (меньшей  $OD_c$  и меньшей  $P_c$ ), что, видимо, свидетельствует о менее благоприятных условиях произрастания на краю ареала в горно-лесной зоне. Для растений южно-уральско-степной группы популяций характерны более ромбовидные доли листа (большая относительная ширина средней лопасти ( $OШ_{сл}$ )), для зауральско-степной популяции (АМ) – более короткое опушение стеблей ( $DO_{пД}$ ) и всегда голые соцветия ( $O_nC_n0$ ).

Растения группы лесостепных локальных популяций (Ю1, С1, МЕ, ЮЛ) не имеют характерных морфологических особенностей, которые бы отличали их от других групп популяций этого вида.

### **5.2.3. История формирования**

По мнению Н.Н. Цвелева [1996], густое короткое опушение у растений *D. uralense* свидетельствует о возникновении вида вследствие ксерофитизации исходного типа. Такое же, как и у *D. uralense*, опушение характерно для соцветий и плодов встречающихся на Алтае видов *D. laxiflorum* DC. и *D. cyananthum* [Невский, 1937; Цвелев, 1996], что может свидетельствовать в пользу их большей филогенетической близости к *D. uralense* по сравнению с типичным вариантом *D. dictyocarpum*, для которого характерно неопушенное соцветие. По ключам во «Флоре СССР» [Невский, 1937] *D. uralense* отличается от *D. laxiflorum* наличием в нижней части стебля короткого прижатого опушения, плотным, почти колосовидным соцветием (у *D. laxiflorum* оно метельчатое) и более коротким шпорцем цветков (у *D. laxiflorum* он 15–20 мм). Однако приводимая во «Флоре СССР» [Невский, 1937] длина шпорца *D. uralense* (11–13 мм) характерна только для растений на южной границе ареала, а в центральной части (в остальных выборках) его размер колеблется от 9 до 19 мм и составляет в среднем 14–15 мм (табл. 17).

*D. cyananthum*, так же как и *D. uralense*, рассматривается некоторыми авторами [Пахомова, 1972; Фризен, 1993] как форма вида *D. dictyocarpum*. От *D. uralense* вид *D. cyananthum* отличается отсутствием опушения в нижней части стеблей и на листьях (кроме жилок). Отсутствие короткого прижатого опушения на стебле при наличии его на соцветии и плодах не является очень хорошим диагностическим признаком для разделения этих видов, так как и в популяциях *D. uralense* встречаются растения фенотипа «редкоопушенный».

Таким образом, и *D. laxiflorum*, и *D. cyananthum* имеют большое морфологическое сходство с *D. uralense*. Однако к *D. uralense* все же, видимо, ближе *D. cyananthum*, имеющий соцветие сходной формы.

Виды *D. laxiflorum*, *D. cyananthum* и *D. uralense* произрастают в сходных местообитаниях. Первый встречается на каменистых остепненных склонах, а второй – на участках горной степи. Ареал *D. cyananthum* – Алтай и Джунгаро-Тарбагатайский флористический район, а *D. laxiflorum* – Алтай и изолированное местообитание на крутых берегах р. Иртыш в окрестностях г. Омска [Невский, 1937]. Учитывая наиболее высокую представленность на Алтае и в Джунгаро-Тарбагатайском флористическом районе видов секции *Delphinastrum* DC., можно сделать предположение, что эти районы были центром образования группы горно-степных видов *Delphinastrum* DC. с мелкими, глубоко надрезанными стаминодиями и коротко прижатопушенными соцветиями и плодами. Филогенетически наиболее древним в этой группе, видимо, является *D. laxiflorum*, имеющий метельчатое соцветие [Малютин, 1973]. В конце плейстоцена – начале голоцена *D. laxiflorum* и *D. cyananthum* имели явно более широкие ареалы, о чем свидетельствуют изолированные местообитания *D. laxiflorum* на Иртыше в окрестностях г. Омска. Виды *D. cyananthum* и *D. uralense*, вероятно, были разновидностями одного вида, имевшего широкое распространение от Алтая до Южного Урала. Впоследствии, при изменении климата, занимаемые этим видом местообитания на равнинной части Западно-Сибирской низменности и северного Казахстана (в Иртышском и Верхне-Тобольском флористических районах) были заселены древесными породами. Это привело к разрыву его ареала на фрагменты и началу дивергенции изолированных популяций. В процессе адаптации к более засушливому климату на Зилаирском плато сформировалась более опушенная форма с узкими расчлененными долями листовых пластин, из которой постепенно сформировался эндемичный вид *D. uralense*.

При изменении климата на более теплый в предгорьях Южного Урала предковая форма *D. cyananthum* вытеснялась видом *D. dictyocarpum*. При этом в некоторых случаях шла их гибридизация, о чем свидетельствует наличие в популяциях *D. dictyocarpum* по периметру Южного Урала фенотипов с опушенным соцветием.

В настоящее время на Зилаирском плато *D. dictyocarpum* и *D. uralense* произрастают, не смешиваясь, так как этому препятствует фенологическая и экологическая изоляция. В некоторых местообита-

ниях они произрастают на расстоянии 2–3 км друг от друга, но массовое цветение растений *D. uralense* начинается в начале июля, примерно за неделю до начала цветения *D. dictyocarpum*. Смыв семян *D. uralense* с сыртов на склоны не может обеспечить внедрение этого вида в популяции *D. dictyocarpum*, так как прорастающие из семян растения неконкурентоспособны в условиях закрытых склоновых сообществ с высоким сомкнутым травостоем. Внедрение *D. dictyocarpum* в популяции *D. uralense* также невозможно, так как на сыртах мелкопрофильные почвы не позволяют нормально развиваться растениям *D. dictyocarpum*, имеющим крупную корневую систему. Исключения составляют отдельные довольно редкие местообитания в изголовьях длинных, широких, относительно пологих логов, берущих начало на сыртах, где, видимо, в определенные исторические периоды виды *D. dictyocarpum* и *D. uralense* произрастали в непосредственной близости и имела место их эпизодическая гибридизация.

### **5.3. Комплекс *D. aggr. cuneatum* Stev. ex DC.**

В «Определителе высших растений Башкирской АССР» [1988] комплекс *D. aggr. cuneatum* представлен одним видом – *D. cuneatum*, произрастающим в настоящее время только на Белебеевской возвышенности.

Белебеевская популяция фенотипически неоднородна. В ней наряду с типичными растениями этого вида, имеющими голые или почти голые соцветия, встречаются растения, у которых ось соцветия, цветоножки и чашелистики снаружи довольно густо покрыты очень короткими, курчавыми, прилегающими волосками. Густое опушение цветоножек и чашелистиков – признак, по которому выделяется близкий к виду *D. cuneatum* вид *D. subcuneatum* [Цвелев, 1996, 2001].

В табл. 19 показаны морфологические различия растений комплекса *D. aggr. cuneatum* на двух пробных площадях (КК и АК). Типичная форма *D. cuneatum* в обеих выборках составляет менее 50%.

В выборке АК, приуроченной к наиболее высокой части Белебеевской возвышенности, выше доля растений, имеющих сильно опушенные цветоножки и соцветия ( $O_n C_n$ ). У них цветы менее интенсивной окраски ( $ИО_{ц1}$ ), листья опушены полностью ( $O_n 2$ ), более вытянутые верхние паракладии ( $Д_{вп1}$ ) и междоузлия ( $Д_{кмс}$ ). В выборке КК, приуроченной к меньшей высоте над уровнем моря, больше доля растений типичной формы *D. cuneatum*. В ней у растений больше побегов

Морфологические различия растений двух выборок комплекса *Delphinium aggr. cuneatum* Stev. ex DC. на Белебеевской возвышенности

Морфологические параметры	Выборки	
	КК	АК
$O_{пC_{п0}}$ , %	42	3
$O_{пC_{п1}}$ , %	39	56
$O_{пC_{п2}}$ , %	19	41
$ГО_{пД}$	$1.37 \pm 0.64$	$0.76 \pm 0.15$
$O_{л1}$ , %	63	0
$O_{л2}$ , %	37	100
$ИО_{ц2}$ , %	28	62
$ИО_{ц3}$ , %	72	38
$Ч_{п}$	$5.44 \pm 0.82$	$2.74 \pm 0.40$
$Д_{вп}$	$63.3 \pm 5.8$	$92.3 \pm 7.2$
$Д_{кмс}$	$15.2 \pm 1.2$	$18.5 \pm 1.3$
$ИР_{лп}$	$0.27 \pm 0.01$	$0.18 \pm 0.01$
$Ш_{ощдл}$	$14.81 \pm 0.59$	$10.59 \pm 0.42$
$ОШ_{осл}$	$0.15 \pm 0.01$	$0.12 \pm 0.01$
$Ш_{осл}$	$14.54 \pm 0.73$	$10.50 \pm 0.59$
$Д_{нчд}$	$27.48 \pm 1.41$	$16.12 \pm 0.93$

( $Ч_{п}$ ), чаще встречается интенсивная окраска цветов, гуще опушены стебли ( $ГО_{пД}$ ), листья менее рассеченные ( $ИР_{лп}$ ), опушены преимущественно только по жилкам ( $O_{л1}$ ), у листьев более широкая средняя лопасть ( $Ш_{ощдл}$ ,  $ОШ_{осл}$ ,  $Ш_{осл}$ ,  $Д_{нчд}$ ). Обе выборки представляют собой полуизолированные фрагменты одной популяции. Таким образом, комплекс *Delphinium aggr. cuneatum* на Южном Урале представлен гибридной популяцией видов *D. cuneatum* и *D. subcuneatum*. Они плохо дифференцированы географически и произрастают в сходных местообитаниях [Цвелев, 1996]. Исходя из того, что для Среднего Урала указывается только *D. cuneatum*, можно предположить, что он является более «криофильным» по сравнению с *D. subcuneatum* и доминировал в периоды с более холодным климатом. Неясно, насколько фенотипически однородны эти виды в других частях их ареалов и являются ли они действительно самостоятельными.

**ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРИРОВАННОСТЬ  
ИЗМЕНЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ В СМЕШАННЫХ  
ПОПУЛЯЦИЯХ (НА ПРИМЕРЕ ПОПУЛЯЦИИ  
КОМПЛЕКСА *DELPHINIM AGGR. ELATUM*)**

---

**В** смешанных популяциях рассматриваемых комплексов даже визуально видна пространственная неравномерность распределения фенотипов. Особенно это заметно в смешанных горных популяциях комплекса *D. aggr. elatum*. Сложность их фенотипического состава связана с «открытостью» местообитаний – генетическим взаимодействием с близкорасположенными популяциями разных видов комплекса *D. aggr. elatum* как в настоящее время, так и в периоды с более влажным и холодным климатом. Сохранение генотипической и фенотипической неоднородности в популяциях может быть следствием не только контактов с другими близкорасположенными популяциями, но и частичной фенологической изоляции фенотипов [Санников и др., 1994], которая может быть обусловлена пространственной неоднородностью условий среды местообитания и генетической детерминированностью темпов сезонного развития различных фенотипов. Пространственная структура смешанных популяций проанализирована на примере Инзерской популяции (ИН) комплекса *D. aggr. elatum*.

**6.1. Пространственная морфологическая  
неоднородность растений**

Согласно положению в двумерном пространстве и рельефе, локальная популяция условно подразделяется на две субпопуляции – «лог» и «склон» (рис. 16). Первая приурочена к пойме ручья, впадающего в р. Мал. Инзер, а вторая – к крутому берегу этой реки (см. разд. 3.5 гл. 3).

Анализ частоты встречаемости растений с различной выраженностью признаков опушения в данных субпопуляциях показал, что в субпопуляции «склон» частота встречаемости растений с соцветием без

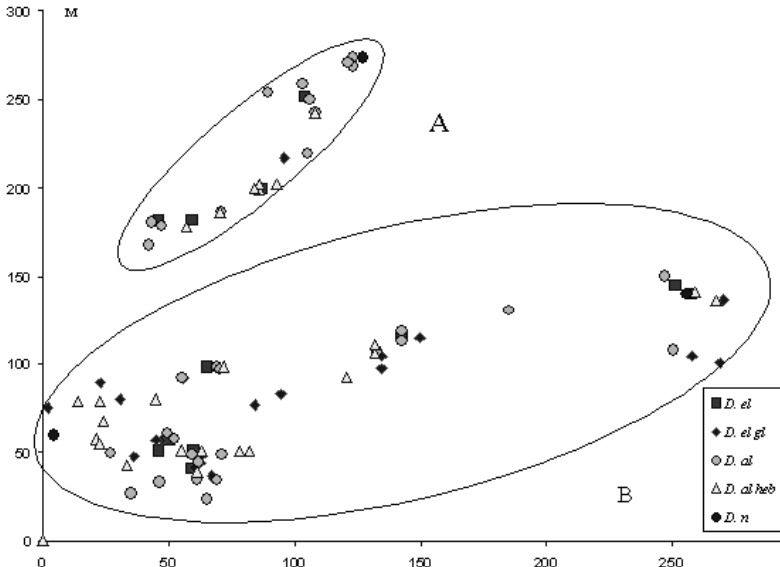


Рис. 16. Схема пространственного размещения растений комплекса *Delphinium aggr. elatum* L. на пробной площади ИН:

А – субпопуляция «лог», В – субпопуляция «склон»; *D. el* – *D. elatum* var. *elatum*, *D. el gl* – *D. elatum* var. *glandulosum* nov., *D. al* – *D. alpinum* var. *alpinum*, *D. al heb* – *D. alpinum* var. *hebecarpum*, *D. n* – *D. nurguschense*

простого и железистого опушения и с железистым опушением в нижней части побегов выше, чем в субпопуляции «лог» (табл. 20). На уровне представленности фенотипов это проявляется в том, что в субпопуляции «склон» выше, чем в субпопуляции «лог», встречаемость фенотипа формы *D. elatum* var. *glandulosum* и ниже – фенотипа формы *D. alpinum* var. *alpinum* (табл. 21).

Автокорреляционный анализ распределения растений в двумерном пространстве показал, что в субпопуляциях пространственное размещение растений с различной выраженностью опушения носит случайный характер (рис. 17 А, Б). Таким образом, ведущим фактором, определяющим пространственную морфологическую неоднородность растений, является рельеф местообитания. Рельефом обусловлены субпопуляционные различия растений по времени их зацветания и степени заноса семян из других популяций. Субпопуляция «склон» более изолирована от прямого заноса семян. В логу дольше сохраняется снежный

Частота встречаемости растений комплекса *Delphinium aggr. elatum* L. с различной выраженностью опушения в субпопуляциях «лог» и «склон», %

Морфологические признаки	«Склон» (70 растений)	«Лог» (25 растений)
O <sub>п</sub> П <sub>ж</sub> 0	24	44
O <sub>п</sub> П <sub>ж</sub> 1	76	56
O <sub>п</sub> П <sub>ж</sub> 2	0	0
O <sub>п</sub> С <sub>ж</sub> 0	61	28
O <sub>п</sub> С <sub>ж</sub> 1	34	60
O <sub>п</sub> С <sub>ж</sub> 2	4	12
O <sub>п</sub> З <sub>ж</sub> 0	70	68
O <sub>п</sub> З <sub>ж</sub> 1	17	8
O <sub>п</sub> З <sub>ж</sub> 2	13	24
O <sub>п</sub> П <sub>д</sub> 0	6	12
O <sub>п</sub> П <sub>д</sub> 1	91	88
O <sub>п</sub> П <sub>д</sub> 2	3	0
O <sub>п</sub> С <sub>д</sub> 0	93	64
O <sub>п</sub> С <sub>д</sub> 1	7	32
O <sub>п</sub> С <sub>д</sub> 2	0	4
O <sub>п</sub> З <sub>д</sub> 0	97	96
O <sub>п</sub> З <sub>д</sub> 1	1	4
O <sub>п</sub> З <sub>д</sub> 2	1	0

покров, и поэтому там позднее начинается цветение растений. Более высокая встречаемость в субпопуляции «лог» фенотипов формы *D. alpinum* var. *alpinum* может быть связана с заносом семян весенними тальными водами из расположенных выше подгольцовых местообитаний.

Различие субпопуляций «склон» и «лог» по частоте встречаемости фенотипов растений комплекса *Delphinium aggr. elatum* L., %

Группы фенотипов таксонов	«Склон»		«Лог»		Частота встречаемости в популяции
	число растений	частота встречаемости	число растений	частота встречаемости	
<i>D. elatum</i> var. <i>elatum</i>	8	11	4	16	13
<i>D. elatum</i> var. <i>glandulosum</i>	21	30	1	4	23
<i>D. alpinum</i> var. <i>alpinum</i>	20	29	12	48	34
<i>D. alpinum</i> var. <i>hebecarpum</i>	19	27	7	28	27
<i>D. nurguschense</i>	2	3	1	4	3

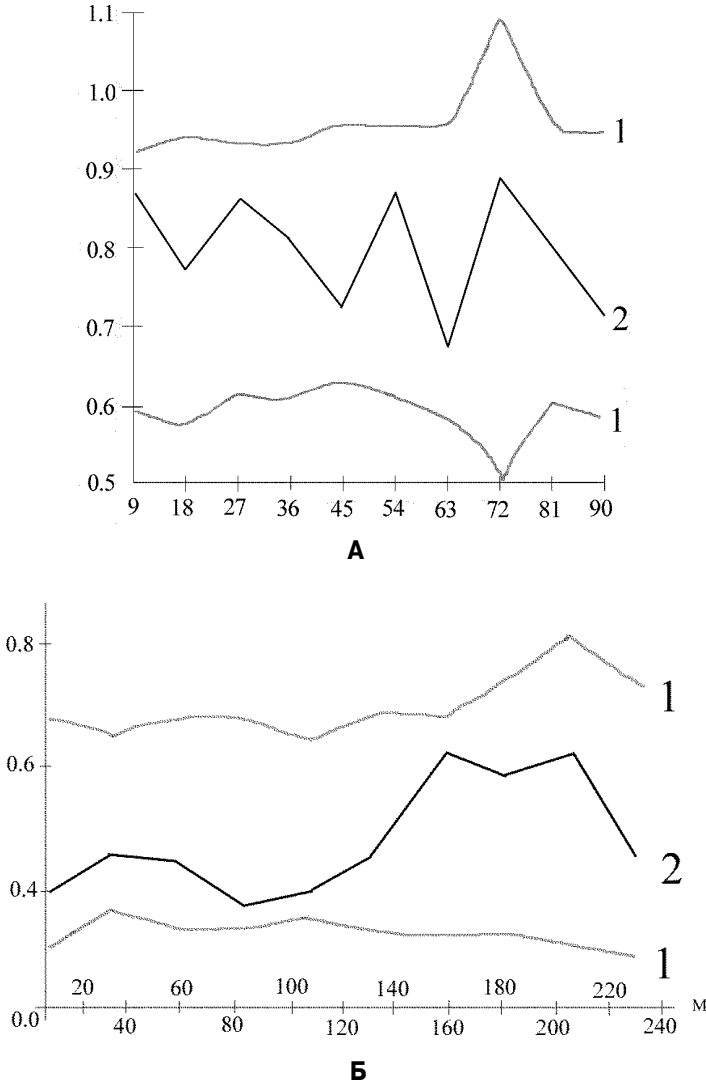


Рис. 17. Дistogramма морфологического сходства растений комплекса *Delphinium aggr. elatum* L., произрастающих на разном расстоянии друг от друга в субпопуляциях «лог» (А) и «склон» (Б)

На оси ординат отложены значения блок-дистанции, на оси абсцисс – классы расстояния между растениями. 1 – границы 95%-го доверительного интервала, 2 – значения блок-дистанции



## **6.2. Пространственная генетическая неоднородность растений**

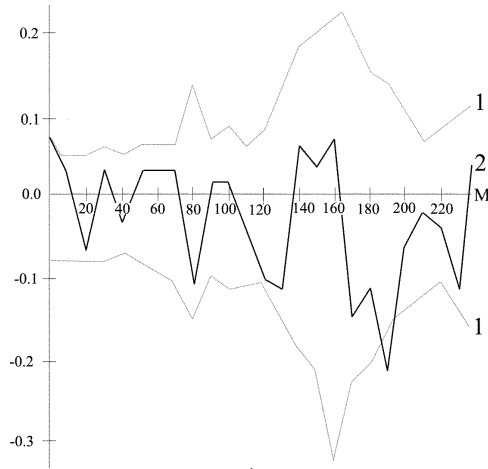
Оценка статистической достоверности различия частоты встречаемости аллелей 4 полиморфных локусов в субпопуляциях (табл. 22)

Т а б л и ц а 22

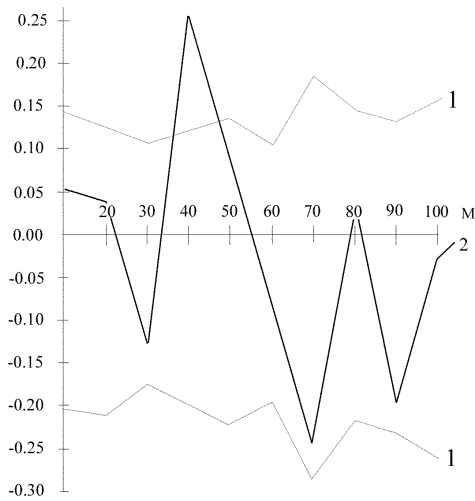
Частоты аллелей в субпопуляциях «лог» и «склон»

Локусы	Аллели	«Склон»	«Лог»	$\chi^2$	$F_{st}$
Adh-1	1	0.043	0.000	6.4	0.012
	2	0.236	0.160		
	3	0.000	0.020		
	4	0.721	0.820		
6-Pgd-1	1	0.643	0.840	7.0	0.047
	2	0.343	0.160		
	3	0.014	0.000		
Lap-1	1	0.071	0.140	2.5	0.011
	2	0.921	0.860		
	3	0.007	0.000		
Lap-2	1	0.029	0.040	1.5	0.006
	2	0.829	0.880		
	3	0.114	0.060		
	4	0.029	0.020		

показала существование достоверной значимости различий в локусе 6-Pgd-1 (6-фосфоглюконатдегидрогеназа). В остальных локусах гетерогенность частот аллелей была статистически незначимой. Небольшое различие субпопуляций по частоте аллелей обусловило слабую подразделенность популяции (значения  $F_{st}$  были небольшими и составили в среднем 0.022). Исключением является локус 6-Pgd-1, по которому значение этого параметра было в несколько раз больше, чем в любом из остальных локусов. Генетическое расстояние Нея между субпопуляциями в целом было небольшое ( $D=0.017$ ), но тем не менее было близко к различиям таких удаленных друг от друга популяций, как К2 и НУ. В трех локусах величина  $D$  была близка к нулю (0.003–0.009) и лишь в локусе 6-Pgd-1 она доходила до 0.046.



А



Б

Рис. 18. Correlogрама близости родства растений комплекса *Delphinium aggr. elatum* L., произрастающих на разном расстоянии друг от друга в субпопуляциях «склон» (А) и «лог» (Б)

На оси ординат отложены значения индекса Морана, на оси абсцисс – классы расстояния между растениями. 1 – границы 95%-го доверительного интервала, 2 – индекс Морана

Генетическая изменчивость субпопуляций «лог» и «склон»

Субпопуляции	Число аллелей на локус	Наблюдаемая гетерозиготность	Ожидаемая гетерозиготность
«Склон»	3.3	0.325	0.336
«Лог»	2.8	0.260	0.263

Между двумя субпопуляциями выявлены довольно большие различия по уровню генетической изменчивости (табл. 23). В субпопуляции «склон» обнаружено больше аллелей, но это может быть результатом различий в численности субпопуляций. При исключении редких аллелей (с частотой менее 0.05) среднее число их на локус в двух выборках выравнивается. Большее доверие внушают различия по наблюдаемой гетерозиготности, которая менее чувствительна к уменьшению численности выборки. Она выше в субпопуляции «склон».

Автокорреляционный анализ показал, что в субпопуляции «склон» значение индекса Морана с увеличением дистанции между растениями достоверно уменьшается (рис. 18А). Это, видимо, связано с тем, что большая часть семян и пыльцы растений распространяется на небольшом (в основном от 1 до 20 метров) расстоянии от материнского растения [Levin, Kerster, 1974; Grant, 1980]. В субпопуляции «лог» значения этого показателя выходят за область доверительного интервала в классе дистанции 27–45 м (рис. 18Б), что свидетельствует о большем родстве растений в этом интервале расстояния, обусловленном переносом семян водой по руслу ручья.

Таким образом, в формировании пространственной генотипической структуры и разнообразия растений в популяциях комплекса *D. aggr. elatum* L. важную роль играют особенности рельефа, определяющие дистанцию разноса семян и контакт с другими популяциями этого вида [Канчурин и др., 2001]. Пространственная генетическая и пространственная фенотипическая структуры субпопуляций не совпадают. Это может быть связано с тем, что фенотипические изменения популяций «опережают» механизмы преобразования их генетической структуры [Путенихин, 2000], или же с тем, что возникающие в результате интрогрессивного скрещивания рекомбинанты могут приближаться к одной или другой родительской форме по разным морфологическим, биохимическим и физиологическим признакам [Du Rietz, 1930; Anderson, Hubricht, 1938; Anderson, 1949, 1953].

**МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ  
ВИДОВ РОДА *DELPHINIUM* L.  
НА РАННИХ ЭТАПАХ ОНТОГЕНЕЗА**

---

**У** южноуральских видов рода *Delphinium* L. наблюдается большая внутри- и межвидовая вариабельность формы листовых пластинок на ранних этапах онтогенеза [Мухаметзянова и др., 2001]. В систематике рода *Delphinium* L. используется различие формы, характера опушения и степени рассеченности листовых пластин растений, находящихся только в генеративном состоянии. Положительный опыт использования особенностей строения семядольных листьев в систематике рода *Aconitum* L. [Ревердатто, 1943] позволил предположить, что отдельные виды рода *Delphinium* могут различаться и до наступления генеративного возрастного состояния. Несмотря на обилие работ по изучению онтогенеза, сравнительной морфологии отдельных органов и условий прорастания семян у отдельных представителей семейства лютиковых и в частности рода *Delphinium* [Wilde, 1931; Каден, 1950; Epling, Lewis, 1952; Lewis, Epling, 1959; Pawlowski, 1963; Малютин, 1965, 1973, 1992; Tamura, 1963, 1965, 1966, 1967; Иванова, 1966; Рысина, 1973; Kurbs, 1973; Никольская и др., 1973; Васильева, 1974; Онищенко, 1974; Baskin, Baskin, 1974; Никольская, 1975; Трусов, 1977; Литвиненко, 1981; Конеросова, 1984; Трифонова, 1984, 1986; Кирилова, 1984, 1991; Кирилова, Тихонов, 1986; Николаева и др., 1987; Николаева, 1988; Трифонова, Зубкова, 1990; Blanche, 1990; Inouye et al., 1991; Waser, Price, 1991; Кобахидзе и др., 1992; Ишбирдина и др., 1999], не уделялось особого внимания семядольным и ювенильным листьям. В связи с этим был проведен анализ темпов роста и морфологического различия семядольных, ювенильных и первых настоящих листьев растений южноуральских видов рода *Delphinium*, которые иногда могут произрастать в непосредственной близости друг от друга в естественных местообитаниях: *D. elatum*, *D. uralense*, *D. dictyocarpum* и *D. aggr. cuneatum* (растения смешанной популяции видов *D. cuneatum* и *D. subcuneatum*).

### 7.1. Особенности онтогенетического развития растений

В природе семена прорастают ранней весной, после схода снега [Ворошилов, 1960; Жизнь растений, 1981; Малютин, 1987]. Пластинка семядольных листьев, как правило, сужена к верхушке и расширена к основанию. Прорастание надземное, главный корень нитевидный [Малютин, 1992]. При прорастании семян сначала развивается проросток (рис. 19 А). «Проросток», по определению И.Т. Васильченко [1936] –

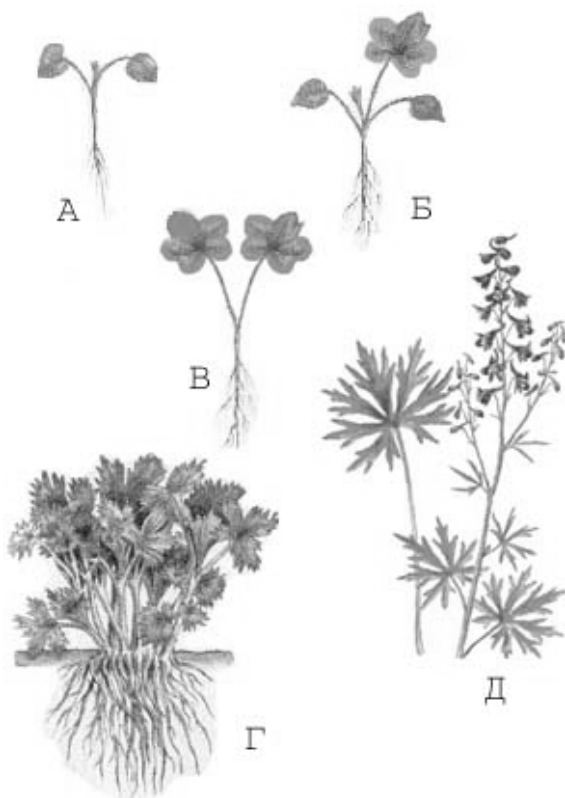


Рис. 19. Стадии онтогенетического развития у растений рода *Delphinium* L. по Н.И. Малютину [1992]:

А – проросток с развернутыми семядолями; Б – всходы после появления первого листа; В – всходы после появления второго листа; Г – ювенильное растение; Д – генеративное растение

это период в развитии растения, который длится от выхода зародыша или его частей из оболочки семени до появления первых листьев. На этой стадии двудольное растение состоит из семядолей и подсемядольного колена с корешком [Смирнова и др., 1976; Зиман, 1977; Жукова, 1958; Барыкина и др., 1990]. Первые листочки у этих видов светло-зеленого цвета на тонких белых стебельках. Форма семядольных листьев – сердцевидная, яйцевидная, реже округлая.

После появления первого настоящего листа (у рассматриваемых видов их обычно бывает два) проростки называются всходами [Серебрякова, Полицева, 1974] (рис. 19 Б, В). Первые листья обычно бывают трех- или пятилопастными и имеют цельнокрайние сегменты. В природе развиваются в первый год жизни. Остальные листья до формирования олиственного побега развиваются в природе по одному в год, и их размеры постепенно возрастают.

## 7.2. Темпы онтогенетического развития

Рассматриваемые виды различаются по числу хромосом [Хромосомные числа..., 1969; Ишбирдина, Федоров, 2003]. Из гистограммы (рис. 20) видно, что темпы онтогенетического развития у тетраплоидных видов *D. elatum* и *D. aggr. cuneatum* выше, чем у диплоидных *D. uralense* и *D. dictyocarpum*, что соответствует литературным данным о более интенсивном развитии тетраплоидных растений [Малютин, 1973]. Наиболее высокие темпы наблюдаются у *D. elatum*: через месяц после высадки в грунт число растений с семядольными листьями составляло от общего числа растений всего 1.6%, а у *D. aggr. cuneatum*, *D. dictyocarpum* и *D. uralense* – соответственно 38, 54 и 54%.

## 7.3. Межвидовые морфологические различия семядольных и первых настоящих листьев

Длина семядольных листьев ( $D_{лп}$ ) у рассматриваемых видов варьирует от 9 до 11 мм, а ширина ( $Ш_{лп}$ ) – от 7 до 8.3 мм (табл. 24). По линейным размерам семядольных листьев виды различаются статистически не достоверно. Форма семядольных листьев у южноуральских видов рода *Delphinium* – сердцевидная ( $\Phi_1$ ), яйцевидная ( $\Phi_2$ ), реже округлая ( $\Phi_3$ ). У всех видов преобладают листья яйцевидной формы.

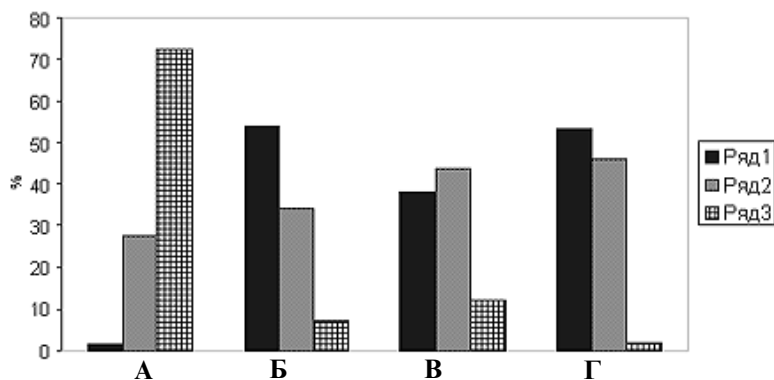


Рис. 20. Соотношение растений южноуральских видов рода *Delphinium* L., находящихся в различном возрастном состоянии, через 30 дней после высадки в грунт:

А – *D. elatum*, Б – *D. dictyocarpum*, В – *D. aggr. cuneatum*, Г – *D. uralense*.

По оси ординат – % растений разных видов в каждой стадии: 1 ряд – проростки (р); 2 ряд – растения с первым настоящим листом (р1); 3 ряд – растения со вторым настоящим листом (j)

Т а б л и ц а 24

Морфологические особенности семядольных листьев южноуральских видов рода *Delphinium* L.

Морфологические параметры	Виды*			
	DE	DC	DD	DU
Д <sub>лп</sub>	9.1±0.2	11.0±0.2	9.7±0.4	9.9±0.3
Ш <sub>лп</sub>	7.1±0.2	7.7±0.2	8.3±0.4	7.2±0.2
Ф <sub>1</sub> , %	23.3	40.0	43.3	13.3
Ф <sub>2</sub> , %	51.2	46.7	56.7	53.3
Ф <sub>3</sub> , %	27.1	13.3	0	33.3
РО <sub>л</sub> , %	43.3	0	6.7	13.3
О <sub>1</sub> , %	44.0	66.7	100.0	23.3
О <sub>2</sub> , %	57.7	23.3	0	60.0
О <sub>3</sub> , %	0	10.0	0	16.7
ОШ <sub>л</sub>	0.8±0.02	0.7±0.02	0.9±0.03	0.7±0.02

\* Здесь и далее: полные названия видов: DE – *D. elatum*, DC – *D. aggr. cuneatum*, DD – *D. dictyocarpum*, DU – *D. uralense*.

Форма основания листовой пластинки – сердцевидная (О<sub>1</sub>), выемчатая (О<sub>2</sub>), округлая (О<sub>3</sub>). У *D. dictyocarpum* форма основания листовой

пластинки всегда сердцевидная, а у *D. uralense* и у *D. elatum* – преобладает выемчатая. У семядольных листьев *D. aggr. cuneatum* нет реснитчатости по краю листа ( $PO_n$ ), у *D. dictyocarpum* и *D. uralense* она встречается очень редко, а у *D. elatum* листья с реснитчато-опушенным краем составляют 43.3%.

Первый настоящий лист в естественных условиях появляется в течение первого года жизни. На стадии первого настоящего листа полиморфизм формы листовой пластинки значительно выше, чем на стадии семядольных листьев. Из рис. 21 мы видим, что листовая пластинка

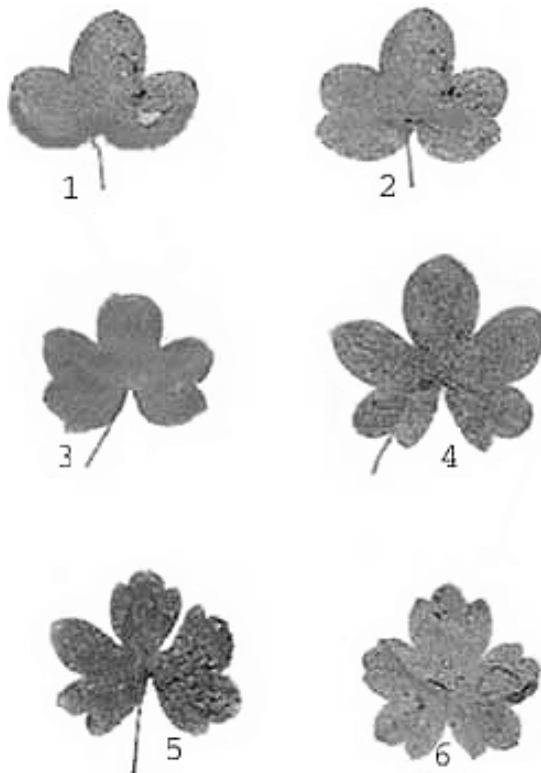


Рис. 21. Изменение формы листовой пластинки растений рода *Delphinium* L. в процессе роста первого настоящего листа:

1–6 – стадии постепенного изменения формы листовой пластинки



*Морфологические особенности на ранних этапах онтогенеза*

ка может быть трех- или пятилопастной. Как видно из табл. 25, большая часть листьев имеет не только боковые верхние, но и боковые нижние лопасти (НЛ<sub>пр</sub>, НЛ<sub>лев</sub>). Нижние боковые лопасти иногда имеют небольшие зубчики-сегменты (СНЛ<sub>пр</sub>, СНЛ<sub>лев</sub>). Центральная доля средней лопасти может иметь до двух боковых сегментов (по одному с каждой стороны (СЦЛ<sub>пр</sub>, СЦЛ<sub>лев</sub>)). В первую очередь появляются сегменты у нижней боковой лопасти, а потом – у центральной и верхней боковой. По частоте встречаемости листьев с боковыми сегментами у центральной и нижних боковых лопастей изучаемые виды не различаются. В целом большинство листьев по внешнему виду напоминает листья, изображенные на рис. 21 под номерами 3 и 4.

Доли листьев могут сильно расходиться в стороны или быть сближенными своими краями. Из табл. 25 видно, что у листьев *D. dictyocarpum* угол между крайними лопастями ( $Y_n$ ) в среднем значительно меньше, чем у остальных видов, и крайние доли у большинства растений этого вида налагаются или почти налагаются друг на друга.

Т а б л и ц а 25

Морфологические особенности первого настоящего листа  
ожноуральских видов рода *Delphinium* L.

Морфологические параметры	Виды			
	DE	DC	DD	DU
Дл <sub>цл</sub>	8.1±0.3	15.1±0.6	15.4±0.4	15.1±0.7
Дл <sub>вбл</sub>	8.1±0.2	14.3±0.5	14.2±0.3	13.8±0.4
Дл <sub>нбл</sub>	7.1±0.2	11.1±0.6	12.1±0.3	11.8±0.4
Дл <sub>1расч</sub>	5.3±0.2	9.1±0.4	7.5±0.2	8.2±0.5
Дл <sub>2расч</sub>	6.5±0.2	10.1±0.5	9.8±0.2	10.2±0.3
У <sub>л</sub>	57.4±6.1	34.0±6.5	7.9±1.7	42.8±10.8
СЦЛ <sub>пр</sub> , %	18.3	4.5	10.0	0
СЦЛ <sub>лев</sub> , %	11.7	0	3.3	0
НЛ <sub>пр</sub> , %	76.7	100.0	96.7	72.0
НЛ <sub>лев</sub> , %	73.3	100.0	100.0	68.0
СНЛ <sub>пр</sub> , %	5.0	9.1	13.3	4.0
СНЛ <sub>лев</sub> , %	5.0	9.1	13.3	0
ОД <sub>вбл</sub>	0.9±0.02	0.1±0.02	0.9±0.02	0.1±0.03
ОД <sub>нбл</sub>	0.8±0.02	0.8±0.03	0.8±0.02	0.8±0.03
ИР <sub>лп1</sub>	0.7±0.03	0.7±0.02	0.5±0.02	0.6±0.03
ИР <sub>лп2</sub>	0.9±0.03	0.9±0.02	0.8±0.02	0.9±0.01
ОД <sub>бл</sub>	1.2±0.03	1.3±0.04	1.2±0.02	1.2±0.03
ИР <sub>лп3</sub>	0.9±0.04	0.1±0.04	0.8±0.02	0.8±0.04

По линейным размерам ( $D_{лцл}$ ,  $D_{лвбл}$ ,  $D_{лнбл}$ ) и степени рассеченности листовой пластины ( $ИР_{лп}$ ) большинство видов не различалось (см. табл. 25). Исключение составляет *D. elatum*, у которого в условиях опыта первый настоящий лист статистически достоверно меньше, чем у других видов.

Второй настоящий лист по форме напоминает лист генеративного побега. В природе он, как правило, появляется на втором году жизни. Второй настоящий лист крупнее, чем первый, его листовая пластинка рассечена на пять ромбических перистонадрезанных лопастей. Из табл. 26 мы видим, что на этой стадии онтогенеза у *D. aggr. cuneatum* и *D. elatum* листья, как и в генеративном состоянии, крупнее и менее рассечены, чем у *D. dictyocarpum* и *D. uralense*. У *D. dictyocarpum* угол между крайними долями листовой пластины составляет в среднем 16–17 градусов, что в 3.8–5.6 раз выше, чем у остальных видов.

При определении видов в природе в некоторых случаях могли бы быть полезны межвидовые различия по семядольным и ювенильным

Т а б л и ц а 26

Морфологические особенности второго настоящего листа  
южноуральских видов рода *Delphinium* L.

Морфологические параметры	Виды			
	DE	DC	DD	DU
$D_{лцл}$	39.1±1.2	37.8±1.9	25.3±0.8	29.2±1.9
$D_{лвбл}$	37.5±1.4	34.5±1.5	24.5±0.7	28.5±2.3
$D_{лнбл}$	33.4±1.2	32.7±1.7	22.4±0.7	28.6±1.8
$D_{л1расч}$	18.5±0.6	16.5±0.7	8.2±0.3	8.7±1.7
$D_{л2расч}$	21.7±0.9	20.2±0.9	12.9±0.4	16.3±2.1
$У_{л}$	68.5±6.3	94.3±11.2	16.6±4.2	63.1±9.7
СЦЛ <sub>пр</sub> , %	100.0	100.0	96.9	78.1
СЦЛ <sub>лев</sub> , %	100.0	100.0	96.9	84.4
НЛ <sub>пр</sub> , %	100.0	100.0	100.0	100.0
НЛ <sub>лев</sub> , %	100.0	100.0	100.0	100.0
СНЛ <sub>пр</sub> , %	100.0	100.0	96.9	81.3
СНЛ <sub>лев</sub> , %	100.0	100.0	90.6	75.0
$ОД_{вбл}$	1.0±0.01	0.9±0.03	1.0±0.02	1.0±0.03
$ОД_{нбл}$	0.9±0.02	0.9±0.02	0.9±0.02	1.0±0.009
$ИР_{лп1}$	0.5±0.01	0.5±0.02	0.3±0.01	0.3±0.05
$ИР_{лп2}$	0.7±0.02	0.6±0.02	0.6±0.02	0.6±0.06
$ОД_{бл}$	1.1±0.02	1.1±0.03	1.1±0.02	1.0±0.03
$ИР_{лп3}$	0.9±0.03	0.8±0.03	0.6±0.02	0.5±0.05

растениям. Необходимость в них возникает при отсутствии на пробной площади генеративных растений или при описании растительности в начале периода вегетации, когда в популяции уже есть полноразвитые семядольные и ювенильные растения, а генеративные представлены укороченными побегами, по которым трудно определить видовую принадлежность. В связи с этим рассмотрим различия видов, имеющих перекрывающиеся ареалы, по перечисленным выше особенностям первых листьев.

Виды *D. dictyocarpum* и *D. uralense* имеют соприкасающиеся ареалы на Зилаирском плато. У семядольных листьев *D. dictyocarpum* форма основания листовой пластинки всегда сердцевидная, а у *D. uralense* – преобладает выемчатая. Угол второго настоящего листа у *D. uralense*, как правило, более 50 градусов, а у *D. dictyocarpum* – значительно меньше.

На Белебеевской возвышенности встречаются и *D. aggr. cuneatum*, и *D. elatum*. У *D. aggr. cuneatum*, в отличие от *D. elatum*, отсутствует реснитчатость по краю листовой пластины у семядольного листа. У *D. elatum* в опыте меньше размер первого настоящего листа, но в природе различия может и не быть, так как, например, размер листа зависит от режима увлажнения. По второму настоящему листу различий нет.

Таким образом, наибольшее различие видов обнаружено на стадии семядольного листа (отличаются виды *D. dictyocarpum* – *D. uralense* и *D. aggr. cuneatum* – *D. elatum*). Наиболее сильно различаются виды *D. dictyocarpum* – *D. uralense*, и вообще не различаются *D. aggr. cuneatum* – *D. dictyocarpum*. Полученные закономерности могут быть использованы в качестве вспомогательных признаков для различия в полевых условиях видов с перекрывающимися или соприкасающимися ареалами.

## ЗАКОНОМЕРНОСТИ СОДЕРЖАНИЯ СУММЫ АЛКАЛОИДОВ В РАСТЕНИЯХ РОДА *DELPHINIUM* L.

---

### 8.1. Использование растений рода *Delphinium* L. в медицине

**Р**астения рода *Delphinium* издавна используют в народной медицине [Растительные ресурсы, 1984; Юнусов, 1996]: наружно – при ожогах [Анненков, 1978]; настои употребляют для повышения аппетита, как противопоносное средство, при желудочных и кишечных заболеваниях, при эпилепсии, водянке, желтухе и онкологических заболеваниях, ими иногда лечат переломы; траву прикладывают к деснам для утоления зубной боли, отвар применяют для лечения сифилиса и грыжи [Верещагин и др., 1959; Гром, 1965; Макаров, 1974; Анненков, 1978; Минаева, 1991]. В ветеринарии применяют как антигельминтное средство: скармливают траву *D. elatum* с солью овцам для изгнания глистов [Анненков, 1978; Минаева, 1991]. Экстракт и отвар используют как инсектициды против садовых, огородных вредителей и бытовых насекомых, порошок – для травли волков [Рудич, 1955; Шуходобский, 1961; Васина, 1972; Кучеров и др., 1976; Минаева, 1991]. В индийской медицине семена *D. elatum* используются как рвотное, диуретическое, желчегонное, слабительное и антигельминтное средство [Chopra et al., 1956].

При углубленном изучении биологически активных веществ, содержащихся в растениях рода *Delphinium* [Юнусов, 1997а,б], было установлено, что большинство их полезных свойств связано с содержащимися в них дитерпеновыми алкалоидами, которые представляют собой многочисленную группу соединений, широко распространенных в природе [Юнусов, 1981; Венн, Ясупо, 1983; Pelletier, 1983]. Они найдены в растениях родов *Aconitum*, *Consolida*, *Delphinium*, *Thalictrum* (семейство *Ranunculaceae*), *Garrya* (семейство *Garryaceae*), *Spiraea* (семейство *Rosaceae*), *Inula* (семейство *Compositae*), *Anopterus* (семейство *Escolloniaceae*), однако основными источниками являются растения родов *Aconitum* и *Delphinium* [Юнусов, 1996]. Особенностью

дитерпеновых алкалоидов является наличие в структуре молекулы двух терпеновых колец [Лукнер, 1979; Химический энциклопедический словарь, 1988]. В растениях алкалоиды содержатся в виде солей органических кислот – лимонной, яблочной, щавелевой, янтарной и др. [Лукнер, 1979; Тюкавкина, Бауков, 1991; Химический энциклопедический словарь, 1988]. По молекулярному строению дитерпеновые алкалоиды подразделяются на две группы: аконитиновые и ликоктониновые [Юнусов, 1996]. Алкалоиды, выделенные из растений рода *Delphinium*, принадлежат к ликоктониновой группе [Pelletier et al., 1990].

В настоящее время отмечается большой интерес к дитерпеновым алкалоидам растений рода *Delphinium*, так как у них выявлены антиаритмические, местно анестезирующие, противовоспалительные, психостимулирующие и антидепрессивные, спазмолитические, ганглиоблокирующие, курареподобные и антидотные к аконитину свойства [Рудич, 1958; Губанов, 1965; Садритдинов, Курмуков, 1980; Венн, Ясупо, 1983]. Препараты, полученные на основе дитерпеновых алкалоидов растений рода *Delphinium*, эффективны при различных неврологических заболеваниях, сопровождающихся патологически повышенным мышечным тонусом (при поражении пирамидальной системы), и при других расстройствах двигательных функций организма (гиперкинезы и каталепсия), связанных с патологией ЦНС (паркинсонизм, спастический травматический паралич, рассеянный склероз), а также в случаях послеоперационного периода, травматического и инфекционного поражения спинного мозга [Соколов, Замотаев, 1991].

Одним из первых медицинских препаратов на основе дитерпеновых алкалоидов был мелликтин, разрешенный к применению в конце 50-х годов и используемый в клинике нервных болезней [Кабелянская 1959; Атлас лекарственных растений, 1962; Садритдинов, Курмуков, 1980; Растительные ресурсы, 1984; Юнусов, 1996; Юнусов, 1997а,б]. Действующим веществом препарата является метилликаконитин, который найден во многих растений рода *Delphinium*, но основным его источником является *D. dictyocarpum* [Новосельцева, Шаган, 1963]. Этот алкалоид наиболее изучен с фармакологической точки зрения. Метилликаконитин обладает курареподобными свойствами. По механизму действия на нервно-мышечную проводимость близок к d-тубокурарину. В отличие от d-тубокурарина, диплацина и других аналогичных препаратов он не содержит в молекуле четвертичных атомов азота, всасывается при введении в желудок и оказывает при этом способе введения, как и при парентеральном применении, блокирующее влияние на

нервно-мышечную проводимость. Получаемый из живокости препарат мелликтин (*mellictinum*) применяют для понижения мышечного тонуса при пирамидной недостаточности сосудистого и воспалительного происхождения, постэнцефалитическом паркинсонизме и болезни Паркинсона, болезни Литтла, арахноэнцефалите и спинальном арахноидите и при других заболеваниях пирамидного и экстрапирамидного характера, сопровождающихся повышением мышечного тонуса и расстройствами двигательных функций.

Медицинское применение имеет надземная часть и другого вида – *D. elatum*. В ней содержится дитерпеновый алкалоид элатин, обладающий курареподобными свойствами и по фармакологическим свойствам близкий к метилликаконитину. Элатин применяется как миорелаксант в клинике нервных болезней [Серкова, 1956; Дозорцева, 1956; Седова, 1958; Атлас лекарственных растений, 1962].

## **8.2. Дитерпеновые алкалоиды растений южноуральских видов рода *Delphinium* L.**

К настоящему времени достаточно хорошо изучен состав и содержание алкалоидов только в растениях вида *D. dictyocarpum* и комплекса близкородственных видов *D. aggr. elatum*, которые в ресурсо-ведческой литературе обычно рассматривались как один вид – *D. elatum*. Состав и содержание алкалоидов в растениях *D. uralense* и видов *D. aggr. cuneatum* ранее не изучали. К *D. uralense* систематически близок вид *D. dictyocarpum* [Цвелев, 1996], и можно ожидать, что он сходен с ним по составу алкалоидов в растениях.

К настоящему времени описано около 19 дитерпеновых алкалоидов, выделенных из различных частей *D. aggr. elatum*, и 18 алкалоидов – из растений *D. dictyocarpum* [Растительные ресурсы, 1984, 1996]. Состав дитерпеновых алкалоидов в отдельных частях растения может различаться. Есть алкалоиды, обнаруженные только в корнях или только в надземной части [Юнусов, Абубакиров, 1952; Рабинович, 1952, 1954; Феофилактов, Алексеева, 1954; Кузовков, 1955; Кузовков и др., 1955; Новосельцева, Шаган, 1963; Gubanov, 1965; Джакупова, 1965; Брутко, Массажетов, 1967, 1968, 1970; Нарзулаев и др., 1972; Нарзулаев, 1973; Салимов и др., 1977, 1978; Салимов, Юнусов, 1981; Pelletier et al., 1989, 1990; Муравьёва и др., 1994; Цырлина и др., 1998] (табл. 27). Структурные формулы некоторых из них приведены на рис. 22.

Распределение основных алкалоидов в различных частях растений *D. elatum* и *D. dictyocarpum*\*

Алкалоиды	Корни		Надземная часть		Стебли		Листья		Цветы		Плоды		Семена	
	DE**	DD	DE	DD	DE	DD	DE	DD	DE	DD	DE	DD	DE	DD
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Антраноилликоктонин	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Аяконин	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
Гидроделькорин	+	-	+	-	+	-	+	-	-	-	-	-	+	-
Дезацетилнудикаулин	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
Делатин	-	-	+	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-
Делькорин	+	-	+	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-
Делектинин	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
Делелатин	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
Дельфелин	-	-	+	-	+	-	+	-	-	-	-	-	+	-
Диктиокарпин	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Диметиленэльделидин	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Делектин	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Дельпорфин	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Дельсемин	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Дельпирин	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Диктизин	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Диктионин	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Изоболдин	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Изодельфелин	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
Ликоктонин	-	+	+	+	+	-	+	-	-	-	-	-	+	-
Метилликаконитин	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	-	+	+	-

Окончание табл. 27

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Нудикаулидин	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
Нудикаулин	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
N-метиллауротетанин	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
N-ацетилделектин	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
O-ацетилделектин	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Эладин	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
Эльделин	+	+	+	+	+	-	+	-	-	-	-	-	+	-
Элазин	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
Эланин	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
Элатин	+	-	+	-	+	-	+	-	-	-	-	-	+	-
Эльделин	+	+	+	-	+	-	+	-	-	-	-	-	+	-
Эльделидин	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

\* Распределение алкалоидов в частях растений приведено на основе анализа литературных данных [Юнусов, Абубакиров, 1952; Рабинович, 1952, 1954; Теофилактов, Алексеева, 1954; Кузовков и др., 1955; Новосельцева, Шаган, 1963; Strzelecka, 1968; Брутко, Масагетов, 1967, 1968, 1970; Нарзулаев и др., 1972; Нарзулаев, 1973; Салимов и др., 1977, 1978; Юнусов, 1981; Салимов, Юнусов, 1981; Pelletier et al., 1989, 1990; Самусенко и др., 1992; Растительные ресурсы, 1984; Цырлина и др., 1998].

\*\* DE – *Delphinium elatum*, DD – *Delphinium dictyocarpum*.



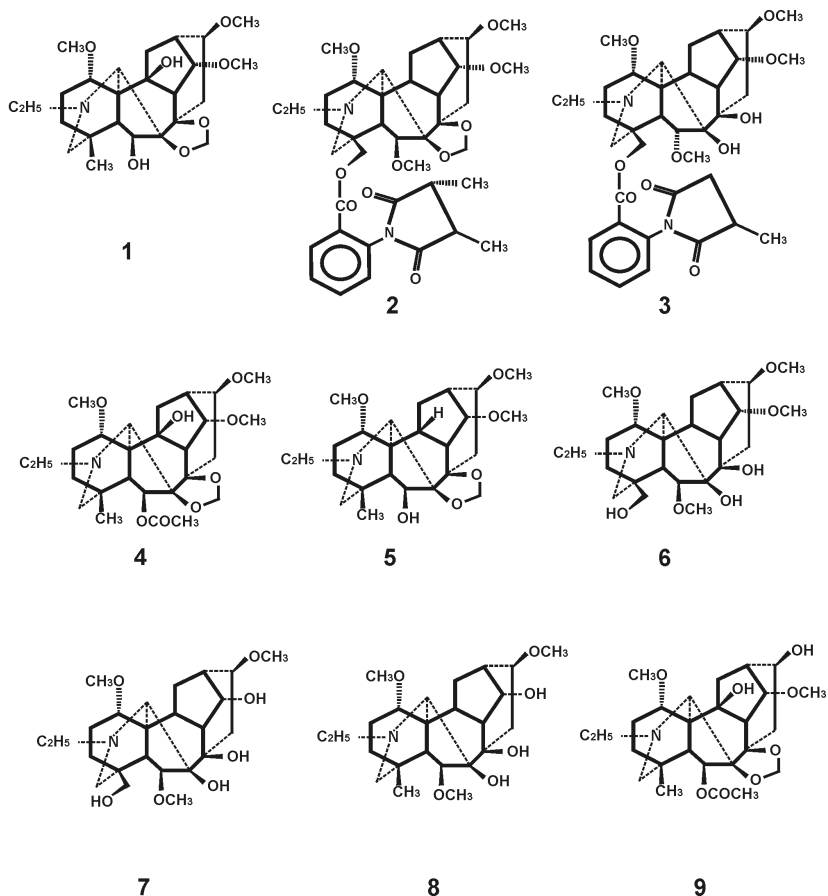


Рис. 22. Структурные формулы некоторые дитерпеновых алкалоидов, выделенных из растений *Delphinium elatum* L. и *Delphinium dictyocarpum* DC.:

1 – дельталин, 2 – элатин, 3 – метилликаконитин, 4 – эльделин, 5 – дельфелатин, 6 – ликконтонин; 7 – делектинин, 8 – нудикаулидин, 9 – элазин

Суммарное содержание алкалоидов в различных частях растений *D. aggr. elatum* колеблется от 0.16 до 3.2% от массы сухого сырья [Ефремова, 1968; Макаров, 1969; Дьячковская, 1971]. Наибольшее количество алкалоидов содержится в корнях (от 0.74% до 3,2%) [Strzelecka, 1968; Брутко, Массажетов, 1970; Дьячковская, 1971; Юнусов, 1981] и плодах (1.71%) [Goodson, 1943]. В листьях

*D. aggr. elatum* содержание суммы алкалоидов составляет около 0.80%, а стеблях – 0.15% [Рабинович, 1952; Брутко, Массажетов, 1970]. В корнях в основном содержатся такие дитерпеновые алкалоиды, как эльделин (дельфелатин, дельталин) – 0.24% [Strzelecka, 1968; Брутко, Массажетов, 1970], элатин – 0.038% [Брутко, Массажетов, 1970], метилликаконитин [Strzelecka, 1968], элазин [Цырлина и др., 1998].

Состав алкалоидов в растениях *D. aggr. elatum* может сильно варьировать в зависимости от географических районов произрастания [Плеханова и др., 1975]. Так, на Кольском полуострове в корнях растений этого вида преобладает нудикаулин, который обычно встречается только в семенах [Самусенко и др., 1992]. В надземной части интродуцированных и длительное время культивируемых растений в Поляно-Альпийском Ботаническом саду в период цветения суммарное содержание алкалоидов составляло 0.3%, из них 89% приходилось на нудикаулин [Бессонова, Саитходжаева, 1998]. Введение растений *D. elatum* в культуру также может влиять на состав содержащихся в них алкалоидов: у культурной разновидности *D. elatum* «Черная ночь» были обнаружены 2 новых алкалоида [Park et al., 1995].

Данных по содержанию алкалоидов в растениях видов, близких к *D. elatum*, очень мало. У *D. inconspicuum*, произрастающего в высокогорьях Алтая, суммарное содержание алкалоидов было максимальным в корнях в период начала вегетации (от 0.65 до 0.9%), а в стеблях – в период цветения (от 0.4 до 0.8%) [Дьячковская, 1967, 1971]. В цветках и в плодах оно может колебаться от 1.1 до 1.4% и от 0.5 до 1.48%, соответственно. Состав алкалоидов не изучен.

Содержание алкалоидов в различных частях растения *D. dictyocarpum* также неодинаково. По литературным источникам, наибольшее содержание (от 0.98 до 1.83%) отмечается в корнях [Нарзулаев, 1973; Салимов и др., 1978]. В надземной части содержится от 0.34 до 1.23% [Юнусов и др., 1952; Кузовков и др., 1955; Новосельцева, Шаган, 1963; Gubanov, 1965; Брутко, Массажетов, 1970; Салимов и др., 1977, 1978; Салимов, Юнусов, 1981]. При анализе содержания суммы алкалоидов в отдельных органах надземной части установлено, что она была наибольшей в плодах (до 0.9%), несколько меньшей – в цветках (0.48%) и листьях (от 0.11 до 0.65%), и наиболее низкой – в стеблях (от 0.11 до 0.22%) [Новосельцева,

Шаган, 1963; Джакупова, 1965]. Наибольшее содержание в растениях *D. dictyocarpum* имеют алкалоиды метилликаконитин, эльделин, эльделидин, ликоктонин, антраноилликоктонин, диктиокарпин, делектин, N-метиллауротетанин [Юнусов, 1981; Растительные ресурсы, 1984].

По литературным данным, содержание суммы алкалоидов в растениях *D. elatum* сильно варьирует в зависимости от периода вегетации [Орехов, 1955; Юнусов, 1981]. В корнях этого вида наибольшее содержание отмечается в начале вегетационного периода [Дьячковская, 1971], к периоду цветения оно снижается на 25%, а к плодоношению – в два раза. Наибольшее содержание суммы алкалоидов в надземной части также отмечается в начале вегетации [Дьячковская, 1971]. Содержание суммы алкалоидов в растениях *D. dictyocarpum* также зависит от стадии сезонного развития [Растительные ресурсы, 1984]. Наибольшее содержание дитерпеновых алкалоидов в надземной части отмечается до начала бутонизации, а в листьях – в период цветения [Растительные ресурсы, 1984].

Исследования, целью которых был бы анализ зависимости содержания дитерпеновых алкалоидов в растениях видов рода *Delphinium* от условий произрастания, практически не проводились. В имеющихся работах обычно сравнивали 2–3 места произрастания вида и делали вывод, например, о том, что «*D. elatum* и некоторые другие алкалоидоносные растения накапливают больше алкалоидов, произрастая в хвойном лесу, чем в местах избыточного увлажнения» [Дьячковская, 1971. С. 528]. Вариабельность состава и содержания дитерпеновых алкалоидов в растениях изучаемых видов в пределах их экологического ареала и возможная связь содержания дитерпеновых алкалоидов с внутривидовой структурой не изучались. Анализ имеющихся литературных данных о содержании алкалоидов, полученных разными авторами, не позволяет сделать каких-либо выводов о географических, экологических или внутривидовых причинах различия растений по содержанию в них дитерпеновых алкалоидов, так как образцы растений были отобраны на разных стадиях сезонного развития. В связи с этим представляет интерес анализ популяционных и сезонных закономерностей содержания дитерпеновых алкалоидов в растениях южноуральских видов рода *Delphinium* L.

### 8.3. Популяционные закономерности содержания суммы алкалоидов в растениях южноуральских видов рода *Delphinium* L.

#### 8.3.1. Комплекс *D. aggr. elatum* L.

Результаты анализа содержания суммы алкалоидов в корнях и надземной части генеративных растений комплекса видов *D. aggr. elatum* в период вегетации приведены в табл. 28. Во всех популяциях у растений содержание суммы алкалоидов в корнях выше, чем в надземной части, и в различных условиях произрастания варьирует от

Таблица 28

Содержание суммы алкалоидов в растениях южноуральских популяций комплекса *Delphinium aggr. elatum* L., %

Популяции	Выборки	Корни	Надземная часть
<i>D. elatum</i>			
Равнинные	K1	1,84	1,03
	K2	2,36	0,84
	M1	2,92	1,31
	БЛ	2,95	0,66
	ТВ	2,61	0,58
	ДУ	1,68	0,9
	КИ	2,77	0,72
	УЧ	-*	-
Горно-долинные	НУ	3,5	1,42
	Б5	3,62	1,55
Низкогорные	ТБ	2,15	0,74
	ТЛ	2,14	0,75
	К3	5,01	0,82
<i>D. alpinum</i>			
Горно-лесная Подгольцовая	СИ	3,68	0,94
	И6	5,03	1,24
<i>D. elatum</i> x <i>D. alpinum</i>			
Горные смешанные	МК	2,04	1,46
	АР	3,53	1,05
	ШГ	2,92	1,32
	КБ	-	-
	ИН	3,63	1,16

\* нет данных

1.68 до 5.03% от сухого веса. В равнинных популяциях *D. elatum* оно, как правило, менее 3%, что близко к содержанию суммы алкалоидов в корнях растений этого вида в других регионах [Strzelecka, 1968; Брутко, Массажетов, 1970; Дьячковская, 1971; Юнусов, 1981]. В горно-долинных популяциях этого вида содержание суммы алкалоидов в корнях растений несколько выше и составляет в среднем около 3.5%. В низкогорной группе популяций в двух локалитетах (ТУ и ТЛ) оно низкое (около 2%), а в третьем (КЗ) – выше более чем в 2 раза и составляет 5.0%. С экологической точки зрения местообитания, к которым приурочены эти локальные популяции, наиболее существенно различаются по температурному режиму. Локальная популяция КЗ приурочена к участку многолетней почвенной мерзлоты [Кулагин, 1976], и вегетационный период растений в этой популяции значительно короче, чем в популяциях ТУ и ТЛ.

Высокое содержание суммы алкалоидов в корнях растений отмечается также в подгольцовой популяции вида *D. alpinum*, локализованной в холодных местообитаниях – в горах выше границы леса. В горно-лесной популяции этого вида, приуроченной к местообитаниям с более длинным, чем в подгольцовом поясе, периодом вегетации, содержание суммы алкалоидов составляет 3.5%, в горных смешанных колеблется от 2.04 до 3.63%, но, в целом, несколько выше, чем в равнинных популяциях *D. elatum*.

Таким образом, наиболее высокое содержание суммы алкалоидов в корнях растений комплекса *D. aggr. elatum* отмечается в условиях более короткого периода вегетации. Такая же закономерность обнаружена у *Aconitum septentrionale* Koelle [Федоров и др., 1996]. Более высокое содержание дитерпеновых алкалоидов в корнях растений обеспечивает весной более высокую концентрацию в растущей надземной части [Сидорова и др., 2000а], что положительно влияет на темп роста генеративных побегов [Сидорова и др., 2000б].

Содержание алкалоидов в надземной части генеративных растений в период цветения ниже, чем в корнях, и варьирует от 0.66 до 1.55% от сухого веса, что в среднем несколько выше, чем в других регионах [Рабинович, 1952; Брутко, Массажетов, 1970; Юнусов, 1981]. Эколого-ценотических или популяционных закономерностей различий растений по содержанию алкалоидов в надземной части в период цветения не установлено. Это, видимо, связано с большей лабильностью содержания алкалоидов в надземной части по сравнению с содержанием в корнях [Федоров и др., 1997].

### 8.3.2. Комплекс *D. aggr. dictyocarpum* DC.

Результаты анализа содержания суммы алкалоидов в корнях и надземной части растений видов комплекса *D. aggr. dictyocarpum* в период цветения приведены в табл. 29 и 30. Из табл. 29 видно, что в

Таблица 29

Содержание суммы алкалоидов в цветущих генеративных растениях *Delphinium dictyocarpum* DC., %

Сумма алкалоидов	Популяции							
	северная	степные				лесостепные		
		зауральская	южноуральские					
БУ	АМ	ИД	ЗИ	МЕ	С1	ЮЛ	Ю1	
В корнях	3.03	2.11	1.56	1.56	1.96	1.81	2.19	4.16
В надземной части	0.48	0.45	0.6	0.78	-	0.65	1.21*	0.63

\* Содержание суммы алкалоидов в листьях.

Таблица 30

Содержание суммы алкалоидов в цветущих генеративных растениях *Delphinium uralense* Nevski, %

Сумма алкалоидов	Субпопуляции							
	южная			северо-западная				вос- точная
	ШТ	С2	СГ	КА	ИБ	X1	X2	БЕ
В корнях	2.02	3.40	2.30	1.93	3.34	2.47	1.36	3.08
В надземной части	0.73*	0.88	0.70	0.57	0.55	0.74	0.48	0.66

\* Содержание суммы алкалоидов в стеблях.

период цветения у генеративных растений *D. dictyocarpum* содержание суммы алкалоидов в корнях выше, чем в надземной части, и в различных условиях произрастания варьирует от 1.56 до 4.16% от сухого веса. В типичных лугово-степных разнотравно-ковыльных сообществах союза *Lathyro pallescens-Helictotrichion schelliani* (локалитеты МЕ и ИД) содержание суммы алкалоидов в корнях растений

*D. dictyocarpum* менее 2%, что близко к таковому в других регионах [Растительные ресурсы, 1984]. В кустарниковых спирейно-миндальных сообществах союза *Amygdalion panae* (локалитеты ЗИ, БУ, С1, Ю1, АМ и ЮЛ) оно варьирует от 1.5 до 4%. Наиболее высокое содержание суммы алкалоидов в корнях растений в этом типе сообществ отмечается у северной границы распространения *D. dictyocarpum* [Федоров и др., 2002] в горной части (локалитеты БУ и Ю1), где оно в 1.5–2 раза выше, чем в более южных местообитаниях. Флористическая близость кустарниковых спирейно-миндальных сообществ союза *Amygdalion panae* в северной и южной части ареала *D. dictyocarpum* обусловлена фактором ксерофитности местообитаний, но в северной части ареала климат более холодный, а длина вегетационного периода короче, чем в южной.

Связи содержания суммы алкалоидов в корнях растений *D. dictyocarpum* с выделенными по средневыворочным значениям морфологических признаков типами популяций не установлено. Возможными причинами ее отсутствия является слабая представленность на Южном Урале фенотипа «густоопушенный» *D. dictyocarpum* (близкого к более криофильному виду *D. cyananthum*) и, возможно, сглаживающее наложение антропогенного влияния (выпас скота).

Содержание алкалоидов в надземной части варьирует от 0.45 до 1.21%, что соответствует амплитуде изменчивости алкалоидов в надземной части этого вида в других регионах [Растительные ресурсы, 1984]. Эколого-ценотических и популяционных закономерностей содержания алкалоидов в надземной части не установлено.

Содержание суммы алкалоидов в корнях и надземной части *D. uralense* (табл. 30) и *D. dictyocarpum* (табл. 29) довольно близки. Как максимальное, так и минимальное содержание алкалоидов в корнях растений отмечается в наиболее ксерофитных местообитаниях: горноколосниково-типчачовых сообществах союза *Orostachion spinosae* (локалитеты Х1 и ИБ) и в перистоковыльно-тырсовых каменистых степных сообществах союза *Helictotricho-Stipion* (локалитет Х2). Достаточно велика амплитуда изменчивости этого показателя и в более мезофитных условиях местообитания – в дубово-лиственничных редколесьях союза *Lathyrus-Quercion* (локалитеты СГ и КА). При этом в пределах ареала *D. uralense* прослеживается следующая тенденция: в корнях растений из южной части Зилаирского плато (локалитеты СГ, ШТ и КА) содержание алкалоидов несколько ниже, чем в корнях растений в средней части Зилаирского плато (за исключением локалитета Х1).

Эколого-ценотических или географических закономерностей содержания суммы алкалоидов в надземной части растений *D. uralense* не установлено.

При анализе связи средневыборочного содержания суммы алкалоидов в растениях *D. uralense* (см. табл. 30) с частотой встречаемости в выборках выделенных фенотипов растений (см. табл. 14) установлено, что оно в корнях растений выше в локалитетах с большей частотой встречаемости фенотипа «редкоопушенный» (выборки БЕ, ИБ и С2). Возможно, это связано с тем, что он морфологически ближе к исходной предковой криофильной форме, распространенной в плейстоценовый период.

Связи между средневыборочным содержанием алкалоидов в надземной части растений *D. dictyocarpum* и частотой встречаемости фенотипов растений этого вида в выборках не установлено. Различий по содержанию суммы алкалоидов в корнях и надземной части растений между субпопуляциями *D. uralense* и между типами популяций *D. dictyocarpum* не выявлено.

### **8.3.3. Комплекс *D. aggr. cuneatum* Stev. ex DC.**

Содержание суммы алкалоидов в растениях комплекса *D. aggr. cuneatum* анализировали только на пробной площади КА, так как пробная площадь АК расположена на территории национального парка «Аслы-Куль». В период цветения в корнях и надземной части растений оно составило соответственно 2.68 и 1.6% от сухого веса и было приблизительно равно содержанию в растениях *D. elatum* var. *elatum*. При условии введения в культуру растения комплекса *D. aggr. cuneatum* могут рассматриваться в качестве потенциальных источников дитерпеновых алкалоидов.

## **8.4. Сезонные закономерности содержания суммы алкалоидов в растениях южноуральских видов рода *Delphinium* L.**

### **8.4.1. Комплекс *D. aggr. elatum* L.**

У растений видов *D. elatum* в равнинной части Предуралья и *D. alpinum* на г. Мал. Иремель на высоте 1080 м над у.м. фенологические фазы растянуты и сменяют друг друга постепенно.



На пробной площади И6 в условиях более жесткого климата период вегетации у растений *D. alpinum* короче, по сравнению с периодом вегетации растений *D. elatum* на пробной площади БЛ, более чем на три недели (табл. 31). При этом продолжительность отдельных

Т а б л и ц а 31

Продолжительность фаз фенологического развития растений *Delphinium aggr. elatum* L. в равнинной части Предуралья (выборка БЛ) и на высокогорье Южного Урала (выборка И6), в днях

Фенологические фазы	<i>D. alpinum</i> var. <i>hebecarpum</i> (И6)	<i>D. elatum</i> var. <i>elatum</i> (БЛ)
Стадия розетки	52	46
Бутонизация	33	38
Цветение	38	51
Плодоношение	33	67
Вегетационный период	105	128

фенологических фаз не одинакова. Стадия розетки (период до начала бутонизации) в горах более продолжительна, чем на равнине. С биологической точки зрения это оправдано, так как в горах дольше сохраняется опасность заморозков, которые могут повредить бутоны. Остальные фенологические фазы в горах короче, чем на равнине, причем у каждой следующей фазы различие по продолжительности увеличивается. Темпы роста растений в течение периода вегетации на обеих пробных площадях изменяются (табл. 32, 33). Наибольшие темпы роста в высоту отмечены на стадии розетки. На начальных этапах развития (до высоты розетки 70–75 см) скорость роста нижней части генеративных побегов (до соцветия) в горах выше, чем на равнине, а на более поздних этапах они выравниваются. Соцветие у растений в горах в среднем короче, чем на равнине, и его рост заканчивается в более сжатые сроки.

Содержание суммы алкалоидов во всех частях растений у обоих видов было наибольшим на ранних стадиях сезонного развития. В корнях, стеблях и листьях оно было более высоким в горах и составляло соответственно 10.33, 4.84 и 6.43%, а на равнине – 5.59, 3.94 и 4.22% (табл. 34).

Динамика содержания алкалоидов в корнях и надземной части различалась. В надземной части в течение вегетационного периода

Сезонное развитие растений *D. elatum* var. *elatum* в равнинной части  
Предуралья (выборка БЛ)

Даты	Число дней от начала вегетации	Фенофаза	Высота растения, см	Длина стебля, см	Длина со- цветия, см
23.05	8	начало вегетации	24,8	24,8	0
3.06	16	стадия розетки	59,0	59,0	0
16.06	29	стадия розетки	110,6	108,0	2,6
2.07	45	бутонизация	191,0	127,5	63,6
24.07	67	цветение	213,4	152,3	61,1
19.08	94	плодоношение	226,7	152,8	73,8

содержание алкалоидов все время снижалось, а в корнях к началу цветения снижалось в 2 раза, но к концу периода вегетации слабо увеличивалось.

Таким образом, в момент схода снежного покрова, в период подготовки к началу вегетации в корнях растений видов комплекса *D. aggr. elatum* происходит синтез алкалоидов, и их содержание увеличивается. Затем оно снижается за счет перехода в интенсивно растущие органы надземной части. Это подтверждает предположение о связи между содержанием дитерпеновых алкалоидов и интенсивностью ростовых процессов в растениях.

Сезонное развитие растений *D. alpinum* var. *hebecarpum* на высокогорье  
Южного Урала (выборка И6)

Даты	Число дней от начала вегетации	Фенофаза	Высота растения, см	Длина стебля, см	Длина со- цветия, см
29.05	6	начало вегетации	28,8	28,8	0
9.06	16	стадия розетки	69,4	69,4	0
21.06	29	стадия розетки	98,4	97,2	1,2
30.06	38	стадия розетки	131,6	125,4	6,2
14.07	52	бутонизация	153,9	137,0	16,9
1.08	69	цветение	191,0	142,7	48,3
18.08	77	плодоношение	191,0	142,7	48,3

Содержание суммы алкалоидов в растениях *Delphinium aggr. elatum* L.  
в равнинной части Предуралья (выборка БЛ)  
и на высокогорье Южного Урала (выборка И6)

Стадии вегетации	<i>D. elatum</i> var. <i>elatum</i> (БЛ)			<i>D. alpinum</i> var. <i>hebecarpum</i> (И6)		
	корни	листья	стебли	корни	листья	стебли
Начало вегетации	5,59	4,22	3,94	10,33	6,43	4,84
Стадия розетки	4,3	3,76	2,4	-*	4,20	2,80
Бутонизация	4,75	3,17	1,32	-*	2,17	1,58
Цветение	3,31	2,28	1,54	5,03	1,64	1,77
Плодоношение	3,63	1,85	1,13	5,09	1,54	0,77
Конец вегетации	3,44	-	-	5,59	-	-

\* В связи с уникальностью малочисленной популяции на этих стадиях корни не отбирались.

У растений видов комплекса *D. aggr. elatum* в начале периода вегетации содержание алкалоидов в надземной части тем выше, чем выше оно в корнях. Можно прогнозировать, что в начале сезонного развития в смешанных и горно-долинных популяциях оно будет выше, чем в равнинных. Эта закономерность может быть использована при организации заготовок растений комплекса *D. aggr. elatum* в качестве сырья для получения дитерпеновых алкалоидов.

#### 8.4.2. Комплекс *D. aggr. dictyocarpum* DC.

В табл. 35 приведены данные по содержанию суммы алкалоидов в корнях и надземной части растений комплекса *D. aggr. dictyocarpum* на разных стадиях сезонного развития на пробных площадях С1 (*D. dictyocarpum*) и С2 (*D. uralense*). У обоих видов содержание алкалоидов в надземной части всегда выше, чем в корнях. В корнях растений *D. dictyocarpum* к периоду цветения оно снижается на 30%, а концу вегетационного периода возрастает и становится даже большим, чем в начале периода вегетации. В надземной части растений этого вида наибольшее содержание отмечено в начале периода вегетации. К концу периода вегетации оно сильно снижается. В корнях растений *D. uralense* наибольшее содержание алкалоидов отмечено в начале периода вегетации. К периоду бутонизации оно слабо уменьша-

Сезонная динамика содержания суммы алкалоидов в растениях  
*Delphinium dictyocarpum* DC. и *Delphinium uralense* Nevski, %

Фенофаза	<i>D. dictyocarpum</i>		<i>D. uralense</i>	
	в корнях	в надземной части	в корнях	в надземной части
Стадия розетки	2.71	1.98*	3.37	1.36*
Бутонизация	2.42	1.0	3.16	0.77
Цветение	1.74	0.79	3.10	0.88
Плодоношение	3.09	0.30	-	-
Конец вегетации	2.92	-	3.17	-

\* Содержание суммы алкалоидов определяли только в листьях.

ется и остается практически неизменным до конца вегетации. В надземной части растений этого вида, как и у вида *D. dictyocarpum*, сумма алкалоидов была наибольшей в начале периода вегетации.

Таким образом, к периоду цветения у обоих видов происходит снижение содержания алкалоидов в корнях растений, но к концу периода вегетации у растений *D. dictyocarpum* оно возрастает, у *D. uralense* остается на том же уровне. В надземной части у обоих видов в начале вегетационного периода содержание было наибольшим, а к осени снижалось, что соответствует литературным данным о сезонной динамике содержания алкалоидов в растениях рода *Delphinium* [Нарзулаев и др., 1972; Салимов и др., 1978]. На начальных стадиях сезонного развития содержание алкалоидов в надземной части *D. dictyocarpum* выше, чем в надземной части *D. uralense*. Можно предположить, что на стадиях бутонизации и цветения у *D. dictyocarpum* происходит большой отток алкалоидов в надземную часть. По литературным данным [Сидорова и др., 2000б], более высокое содержание дитерпеновых алкалоидов, преобладающих в сумме алкалоидов у видов рода *Delphinium*, может положительно влиять на ростовые процессы надземных побегов. При близких сроках начала цветения у растений *D. dictyocarpum* средняя высота надземных побегов в момент цветения составляет 127 см, что почти в 2 раза больше, чем у вида *D. uralense*. Возможно, содержание алкалоидов в надземной части *D. dictyocarpum* выше, чем у *D. uralense*, в связи с необходимостью более интенсивного роста растений этого вида.

Особенности состава алкалоидов в растениях *D. uralense* в настоящее время изучаются в Институте органической химии УНЦ РАН под руководством академика РАН М.С. Юнусова.

### **8.5. Общие закономерности содержания алкалоидов в растениях рода *Delphinium* L. на Южном Урале**

Сопоставление закономерностей содержания суммы алкалоидов в корнях растений комплексов близкородственных видов рода *Delphinium* позволяет сделать несколько общих выводов. Более высокое содержание в корнях генеративных растений у южноуральских видов этого рода отмечается в холодных местообитаниях с коротким периодом вегетации. Наибольшее содержание алкалоидов в корнях растений наблюдается у форм *D. alpinum* var. *hebecarpum* в подгольцовых местообитаниях и *D. elatum* var. *glandulosum*, произрастающей в условиях многолетней почвенной мерзлоты.

Одним из основных факторов, определяющих современную таксономическую и популяционную структуру комплекса *D. aggr. elatum*, является градиент жесткости климата, поэтому в пределах этого комплекса выражены таксономические и популяционные различия по содержанию суммы алкалоидов в корнях генеративных растений. У видов комплекса *D. aggr. dictyocarpum* ведущим фактором, определяющим состав растительных сообществ, к которым приурочены эти виды, и их популяционную структуру, является режим увлажнения. Вследствие этого у них нет четких популяционных и ценопопуляционных различий растений по содержанию суммы алкалоидов в корнях, но наблюдается большее содержание у северных границ распространения видов.

Эколого-ценотические, географические и популяционные закономерности содержания алкалоидов в надземной части растений южноуральских комплексов видов рода *Delphinium* в период цветения не установлены, что связано с большей лабильностью содержания алкалоидов в надземной части.

У растений всех проанализированных таксономических единиц наибольшее содержание суммы алкалоидов в корнях и надземной части растений отмечается в начале периода вегетации во время интенсивного роста. На начальных этапах сезонного развития в надземной части растений содержание суммы алкалоидов выше при произрастании в условиях более короткого вегетационного периода. Это свидетельствует о связи содержания дитерпеновых алкалоидов в растениях с темпами происходящих в них ростовых процессов.

Высокое содержание алкалоидов в растениях рода *Delphinium* на Южном Урале позволяет рассматривать их как потенциальные источники сырья для производства новых лекарственных препаратов. Без

опасности уничтожения возможно ресурсное использование сырьевой базы только комплекса близкородственных видов *D. aggr. elatum*. Заготовка корней и надземной части этих растений возможна только в среднегорной части Южного Урала, где распространены достаточно алкалоидопродуктивные смешанные популяции видов *D. elatum* и *D. alpinum*. Ее следует проводить в начале сезонного развития, соблюдая общепринятые правила ведения заготовок многолетних лекарственных растений [Крылова, 1986], предусматривающих возможность восстановления численности популяций. Проводить заготовку вида *D. alpinum* нельзя, так как это чрезвычайно редкий вид и его, видимо, необходимо занести в «Красную книгу растительного и животного мира РБ». Заготовка растений равнинной формы (*D. elatum* var. *elatum*) нецелесообразна, так как в них ниже содержание суммы алкалоидов и численность генеративных растений в логах составляет в среднем 30–50 шт.

Ресурсное использование видов комплексов *D. aggr. dictyocarpum* и *D. aggr. cuneatum* на территории Южного Урала возможно только при введении их в плантационную культуру.

---

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

---

**А**нализ структуры комплексов близкородственных видов *D. aggr. elatum* L., *D. aggr. cuneatum* Stev. ex DC. и *D. aggr. dictyocarpum* DC. на Южном Урале показал, что наиболее сложную структуру имеет комплекс *D. aggr. elatum*. Разнообразие его растений представлено 10 фенотипами 3 близкородственных видов – *D. elatum*, *D. nurguschense* и *D. alpinum*. Большое фенотипическое разнообразие растений является следствием сложной истории формирования современной структуры этого комплекса в конце плейстоцена – начале голоцена. Один из выявленных фенотипов *D. elatum* – с железистым опушением растений в нижней части стебля – в ряде локалитетов по периметру Южного Урала доминирует, поэтому он выделен в отдельную, ранее не описанную форму *D. elatum* var. *glandulosum* nov.

Анализ частоты встречаемости фенотипов показал, что комплекс *D. aggr. elatum* представлен на Южном Урале 6 группами популяций двух видов – *D. elatum* и *D. alpinum*: равнинной, горно-долинной и низкогорной, в которых доминируют фенотипы *D. elatum*; подгольцовой и горно-лесной, в которых доминируют фенотипы *D. alpinum*, и горной смешанной, в которой одновременно встречаются в различном соотношении друг с другом фенотипы видов *D. elatum*, *D. alpinum*, а иногда еще и *D. nurguschense*. Популяций вида *D. nurguschense* на Южном Урале не обнаружено. Анализ генетической дифференциации популяций комплекса *D. aggr. elatum* показал, что наиболее существенно от всех прочих отличается подгольцовая популяция с доминированием растений формы *D. alpinum* var. *hebecarpum*.

Комплекс *D. aggr. cuneatum* на Южном Урале представлен гибридной популяцией видов *D. cuneatum* и *D. subcuneatum*. Исходя из того, что для Среднего Урала указывается только *D. cuneatum*, можно предположить, что он является более «криофильным» по сравнению с *D. subcuneatum* и доминировал в периоды с более холодным климатом.

Комплекс *D. aggr. dictyocarpum* представлен на Южном Урале двумя достаточно хорошо экологически и фенологически изолированными видами – *D. uralense* и *D. dictyocarpum*, не образующими популяций смешанного типа. Вид *D. uralense* в границах основного ареала пред-

ставлен одной популяцией, фрагментированной интенсивным выпасом. В пределах этой популяции морфологически различаются растения южной, восточной и северо-западной субпопуляций. Вид *D. dictyocarpum* представлен северной, зауральско-степной, южно-уральско-степными и лесостепными популяциями. В изученных популяциях видов *D. uralense* и *D. dictyocarpum* доминируют фенотипы, морфологически соответствующие типичному облику этих видов. По периметру Южного Урала в популяциях *D. dictyocarpum* встречается фенотип, близкий по совокупности морфологических признаков растений к виду *D. cyananthum* Nevski, произрастающему в горных степных лугах Западной Сибири и Средней Азии. Анализ ареалов, морфологических и экологических особенностей *D. uralense* и систематически близких видов позволяет сделать предположение о том, что в конце плейстоцена – начале голоцена виды *D. cyananthum* и *D. uralense* были разновидностями одного вида, имевшего общий ареал от Алтая до Урала. В процессе адаптации к засушливому климату на Зилаирском плато сформировалась более опушенная форма этого вида, которая при разрыве его ареала образовала узкоэндемичный вид *D. uralense*. При изменении климата на более теплый в предгорьях Южного Урала *D. cyananthum* постепенно заместился видом *D. dictyocarpum*.

В смешанных популяциях близких видов рода *Delphinium* прослеживается фенотипическая и генотипическая пространственная неоднородность. В формировании пространственной генотипической структуры и разнообразия растений важную роль играют особенности рельефа, определяющие дистанцию разноса семян и контакт с другими популяциями.

У растений рода *Delphinium* на всех стадиях сезонного развития содержание суммы алкалоидов в корнях выше, чем в надземной части. В период цветения наиболее высокое содержание суммы алкалоидов в корнях генеративных растений отмечается в холодных местобитаниях с коротким периодом вегетации. Вариабельность содержания в пределах отдельных таксономических единиц зависит от широты их экологического ареала на градиенте жесткости климата. У комплекса близких видов *D. aggr. elatum*, имеющего распространение от Предуралья до высокогорий Южного Урала, происходит таксономическая и популяционная дифференциация вдоль градиента жесткости климата, следствием чего являются наблюдаемые популяционные и таксономические различия по содержанию суммы алкалои-



## Заключение

дов в корнях растений. В пределах ареала видов комплекса *D. aggr. dictyocarpum* температурный режим и продолжительность периода вегетации растений варьируют значительно слабее, поэтому у видов этого комплекса выделенные по морфологическим признакам типы популяций и субпопуляций по содержанию суммы алкалоидов в корнях растений существенно не различаются.

Уровень содержания суммы алкалоидов в отдельных частях растений зависит от интенсивности ростовых процессов. Как в корнях, так и в надземной части он наиболее высок в начале сезонного развития, а к середине периода вегетации по мере снижения темпов роста уменьшается.

Эколого-ценотических или популяционных различий растений по содержанию суммы алкалоидов в надземной части в период цветения не выявлено. Большая вариабельность содержания суммы алкалоидов в надземной части, видимо, связана с зависимостью интенсивности роста надземной части от погодных особенностей сезона в различных условиях местообитания, от повреждения растений насекомыми-вредителями и т.д. В начале периода вегетации содержание суммы алкалоидов в надземной части выше у растений с более высоким содержанием алкалоидов в корнях.

Высокое содержание алкалоидов в растениях рода *Delphinium* позволяет рассматривать их как потенциальные источники сырья для производства новых лекарственных препаратов.

Анализ закономерностей распространения рода *Delphinium* показал, что его виды широко представлены в растительных сообществах Южного Урала. Наибольшее распространение имеют растения комплекса *D. aggr. elatum*. Они произрастают от подгольцового пояса наиболее высоких хребтов Южного Урала до логов в равнинной части Предуралья, Зауралья и Зилаирского плато. Заготовка корней и надземной части этих растений возможна только в среднегорной части Южного Урала, где распространены достаточно алкалоидопродуктивные смешанные популяции видов *D. elatum* и *D. alpinum*. Ее целесообразно проводить в начальные периоды сезонного развития с соблюдением правил ведения заготовок многолетних лекарственных растений [Крылова, 1986], предусматривающих возможность восстановления численности популяций. Проводить заготовку вида *D. alpinum* нельзя, так как это чрезвычайно редкий вид и его, видимо, необходимо занести в «Красную книгу растительного и животного мира РБ». Заготовка растений формы *D. elatum* var. *elatum* в Предуралье неце-

лесообразна, так как в растениях этой формы ниже содержание суммы алкалоидов и численность генеративных растений в логах составляет в среднем 30–50 шт.

Ареал комплекса *D. aggr. cuneatum* на территории РБ ограничен Белебеевской возвышенностью, и виды этого комплекса необходимо занести в «Красную книгу растительного и животного мира РБ». Их ресурсное использование возможно только при введении в плантационную культуру.

Ресурсное использование видов комплекса *D. aggr. dictyocarpum* на территории Южного Урала также возможно только при введении их в плантационную культуру, так как вследствие интенсивной пастбищности скота и так происходит снижение численности популяций входящих в него видов *D. dictyocarpum* и *D. uralense*. Вид *D. uralense* декоративен и засухоустойчив, поэтому при введении в культуру не нуждается в постоянном поливе. По размерам и окраске цветов он не уступает многим декоративным сортам живокостей и может быть включен в список растений, рекомендованных для озеленения городов Республики Башкортостан.

В юго-западной части Зилаирского плато, где произрастает *D. uralense*, нет особо охраняемых природных территорий. В растительных сообществах с участием *D. uralense* встречаются три редких вида, занесенных в «Красную книгу РСФСР» [1988] (*Delphinium uralense* Nevski, *Stipa pennata* L., *Lathyrus litvinovii* Iljin), и ряд видов, занесенных в «Красную книгу Республики Башкортостан» [2001]. Для сохранения разнообразия эндемичного вида *D. uralense* вместе с уникальным комплексом горно-степной растительности на Зилаирском плато необходимо создать особо охраняемую природную территорию, в которую могли бы войти типичный (выборка X1, в северо-восточной части ареала, Зилаирский район, 2 км юго-восточнее деревни Худабандино, численность популяции – более 300 растений) и фенотипически разнообразный (выборка С2, Зилаирский район, 5 км северо-восточнее деревни Худабандино, численность популяции – более 500 растений) локалитеты этого вида.

## ЛИТЕРАТУРА

---

**Агроклиматические** ресурсы Башкирской АССР. Л.: Гидрометеоздат, 1976. 236 с.

**Александрова В.Д.** Классификация растительности: Обзор принципов классификации и классификационных систем в разных геоботанических школах. Л.: Наука, 1969. 275 с.

**Алтухов Ю.П., Крутовский К.В., Духарев В.А. и др.** Биохимическая генетика популяций лесных древесных растений // Лесная генетика, селекция и физиология древесных растений: Матер. междунар. симп. (Воронеж, 25 – 30 сентября 1989 г.). М., 1989. 222 с.

**Анненков Н.И.** Ботанический словарь. СПб., 1978. 646 с.

**Атлас** лекарственных растений СССР. М.: Наука, 1962. 703 с.

**Барыкина Р.Н., Гуленкова М.А.** Метаморфоз и его значение в жизни растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1990. Т. 95, вып. 5. С. 103–110.

**Бессонова И.А., Саитходжаева С.А.** Алкалоиды культивируемого растения *Delphinium elatum* // Химия природ. соедин. 1998. № 2. С. 245–246.

**Бияшев Р.М.** Использование метода электрофореза некоторых ферментов для дифференциации трех сортов ячменя *Hordeum distihum* Z. // Генетика. 1984. Т. 20, № 5. С. 874 – 877.

**Борисова И.В.** Типы прорастания семян степных и пустынных растений // Бот. журн. 1996. Т. 81, № 12. С. 9–22.

**Брутко Л.И., Массажетов П.С.** Новые алкалоиды *Delphinium elatum* // Химия природ.соедин. 1967. № 1. С. 21–23.

**Брутко Л.И., Массажетов П.С.** Изучение видов живокости как источников сырья для производства лекарственных средств // Раст. ресурсы. 1968. Т. 4, вып. 1. С. 46–49.

**Брутко Л.И., Массажетов П.С.** Изучение видов живокости как источников сырья для производства лекарственных средств // Раст. ресурсы. 1970. Т. 6, вып. 2. С. 243.

**Бурангулова М.Н., Мукатанов А.Х.** Черноземы горных районов Башкирской АССР. М.: Наука, 1975. 90 с.

**Вісюліна О.Д.** Родина *Ranunculaceae* // Флора УРСР. Киев: Наукова думка, 1952. С.14–152.

**Васильева М.Ю.** Морфологические особенности проростков некоторых видов лютиковых горного Алтая // VI Всес. совещ. по вопр. изуч. и освоения флоры и растительности высокогорий: Тез. докл. Ставрополь, 1974. С. 20–21.

**Васильченко И.Т.** О значении морфологии прорастания семян для систематики растений и истории их происхождения // Труды Бот. Ин-та АН СССР. Сер. 1. 1936. Вып. 3. С. 42–49.

**Васина А.Н.** Использование растений диких видов для борьбы с вредителями садовых и овощных культур. М., 1972. 80 с.

**Верещагин В.И., Соболевская А.И., Якубова А.И.** Полезные растения Западной Сибири. М.; Л., 1959. 347 с.

**Ворошилов В.Н.** Ритм развития у растений. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 136 с.

**Гонтарь Э.М.** Популяционная изменчивость зверобоя продырявленного // Экол. популяции: структура и динам.: Матер. всерос. совещ. (Пушино, 15-18 ноября 1994 г.). М., 1995. С. 804–814.

**Гончаренко Г.Г., Падутов В.Е., Потенко В.В.** Руководство по исследованию хвойных видов методом электрического анализа изоферментов. Гомель, 1989. 164 с.

**Гончаренко Г.Г., Волосянчук Р.Т., Силин А.Е., Яцык Р.М.** Уровень генетической изменчивости и дифференциации у сосны обыкновенной в природных популяциях Украинских Карпат // Докл. АН Беларусь. 1995. Т. 39, № 1. С. 71–75.

**Горчаковский П.Л.** Высокогорная растительность Яман-Тау – крупнейшей вершины Южного Урала // Бот. журн. 1954. Т. 39, № 5. С. 827–842.

**Горчаковский П.Л.** Об охране реликтовых и уникальных растительных сообществ на Урале // Охрана природы на Урале. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1960. Вып. 1. С. 79–85.

**Горчаковский П.Л.** Эндемичные и реликтовые элементы во флоре Урала и их происхождение // Охрана природы на Урале. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1962. Вып. 3. С. 886–889.

**Горчаковский П.Л.** Основные проблемы исторической фитогеографии Урала. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1966. 285 с.

**Горчаковский П.Л.** Растительность и ботанико-географическое деление Башкирской АССР // Определитель высших растений Башкирской АССР / Ю.Е. Алексеев, Е.Б. Алексеев, К.К. Габбасов и др. М.: Наука, 1988. 376 с.

**Горчаковский П.Л., Шурова Е.А.** Редкие и исчезающие растения Урала и Приуралья. М.: Наука, 1982. 208 с.

- Грант В.** Видообразование у растений. М.: Мир, 1984. 528 с.
- Гром И.И.** Сведения о лекарственных растениях народной медицины Коми АССР // Вопросы фармакогнозии. Л. 1965. Вып. 3. С. 199–214.
- Грушевицкий И.В.** Роль недоразвития зародыша в эволюции цветковых растений // Комаровские чтения. Т. 14. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 46 с.
- Губанов И.А.** Живокость как источник курареподобных препаратов // Раст. ресурсы. 1965. Т. 1, вып. 2. С. 242–244.
- Джакупова Н.У.** Живокость сетчатоплодная в Джунгарском Ала-тау // Изв. АН КазССР. 1965. Вып. 4. С. 38–43.
- Добрачева Д. И., Котов М. И., Прокудин Ю. И.** Определитель высших растений Украины. Киев: Наукова думка, 1987. С. 48.
- Дозорцева П.М.** Элатин // Мед. пром-сть СССР. 1956. № 3. С. 31–32.
- Дьячковская Т.Б.** Динамика накопления алкалоидов у представителей родов *Aconitum* и *Delphinium* в онтогенезе и в зависимости от мест обитания // Полезные растения природной флоры Сибири. Новоси-бирск, 1967. С. 127–132.
- Дьячковская Т.Б.** К изучению алкалоидоносности представите-лей родов *Aconitum* и *Delphinium* горного Алтая // Раст. ресурсы. 1971. Т. 7, вып. 4. С. 524–528.
- Ермаков Н.Б., Королюк А.Ю., Лацинский Н.Н.** Флористическая классификация мезофильных травяных лесов Южной Сибири: Пре-принт. Новосибирск: ЦСБС СО АН СССР, 1991. 96 с.
- Ефремова Л.Д.** К динамике накопления биологически активных веществ у лекарственных и ядовитых лютиковых Ярославской обла-сти // Матер. 27-й науч. конф. Ярослав. мед. ин-та. Ярославль, 1968. С. 177–180.
- Животовский Л.А.** Популяционная биометрия. М.: Наука, 1991. 271 с.
- Жизнеспособность семян.** М., 1978. 415 с.
- Жизнь растений.** Т. 5. М.: Просвещение, 1981. Ч. 1. 430 с.; Ч. 2. 511 с.
- Жукова Н.А.** Опыт построения системы семейства *Ranunculaceae* на основе анализа морфологического строя // Проблемы ботаники. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. С. 72–75.
- Зиман С.Н.** Морфология и филогения семейства лютиковых // Киев: Наукова думка, 1985. 248 с.

**Зиман С.Н.** Обзор жизненных форм в семействе *Ranunculaceae* Juss. 1. Helleboroideae, Isopyroideae, Coptidoideae // Нов. сист. выс. и низ. раст. Киев: Наукова думка, 1977. 156 с.

**Иванова И.А.** О внутреннем строении семян лютиковых // Бюл. Гл. бот. сада. 1966. Вып. 61. 67 с.

**Исангулова А.А., Федоров Н.И.** Опыт анализа популяционной структуры *Aconitum septentrionale* Koelle на Южном Урале // Тр. Первой всерос. конф. по ботаническому ресурсоведению (Санкт-Петербург, 2–30 ноября 1996 г.). СПб., 1996. С. 29–30.

**Ишбирдин А.Р., Муллагулов Р.Ю., Янтурин С.И.** Растительность горного массива Иремель: Синтаксономия и вопросы охраны. Уфа: Принт, 1996. 110 с.

**Ишбирдина Л.М., Круглова Н.Н., Арсланова К.Ф.** Феномен образования трехсемядольного зародыша у *Delphinium uralense* Nevski // Тез. докл. всерос. конф. «Репродуктивная биология редких и исчезающих видов растений». Сыктывкар, 1999. С. 47.

**Ишбирдина Л.М., Федоров Н.И.,** «Кариологический анализ видов рода *Delphinium* L (*Ranunculaceae*) на Южном Урале» // Бот. журн. 2003. Т. № 7 (принята в печать).

**Кабелянская Л.Г.** Применение мелликтина в клинике нервных болезней при спастических парезах // Фармакология и токсикология. 1959. № 1. С. 38–42.

**Каден Н.Н.** Плоды и семена среднерусских лютикоцветных // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1950. Т. 55, вып. 6. С. 33 – 46.

**Кадильников И.П., Тайчинов С.Н.** Условия почвообразования на территории Башкирии и его провинциальные черты // Почвы Башкирии. Уфа, 1973. Т. 1. С. 7–15.

**Канчурин М.Н., Федоров Н.И.** О распространении *Delphinium elatum* на Южном Урале // Современные направления изучения флоры и растительности: Материалы регион. научн.-практ. конф. (Бирск, 16–17 июня 2000 г.). Бирск, 2000а. С. 72–74.

**Канчурин М. Н., Федоров Н.И.** Популяционная структура *Delphinium elatum* (*Ranunculaceae*) на Южном Урале // VII Молодежная конференция ботаников в Санкт-Петербурге (Санкт-Петербург, 15–19 мая 2000 г.). СПб., 2000б. С. 22–23.

**Канчурин М.Н., Федоров Н.И., Янбаев Ю.А.** Закономерности внутрипопуляционной пространственной генетической изменчивости растений *Delphinium elatum* L. // Тр. Сибайского института Башкирского государственного университета. Сибай, 2001. С. 112–117.

**Кирилова Л.С.** Морфолого-анатомические особенности семян и проростков видов рода *Delphinium* L. Морфолого-анатомічні особливості насіння і проростків роду *Delphinium* L. // Укр. ботан. журн. 1984. Т. 41, № 1. С. 67–72.

**Кирилова Л.С.** Сравнительная анатомия вегетативных органов дельфиниумов (*Delphinium* L.) из разных эколого-географических зон // Современ. проблемы экологической анатомии раст.: Матер. 2 Всес. совещ. (Владивосток, 10–16 сентября 1990 г.). Владивосток, 1991. С. 74–75.

**Кирилова Л.С., Тихонов В.И.** Чешуепазушные почки и их роль в возобновлении *Delphinium dictyocarpum* DC // Флора и растительность Украины. Киев, 1986. С. 50–52.

**Кобахидзе Л.А., Микатадзе-Панцулая У.А., Гочечиладзе М.И.** Эмбриология *Delphinium caucasicum* С.А.Мег // Proc. 11 Int. Symp. «Embryol. and Seed Reprod.». (Leningrad, July 3-7, 1990). St.-Petersburg, 1992. С. 268–269.

**Конеросова В.А.** Сравнительная анатомия узла у некоторых растений сем. *Ranunculaceae* // Всерос. конф. по анатомии раст. (Ленинград, октябрь 1984 г.). Л., 1984. С. 71–72.

**Красная книга** Республики Башкортостан. Редкие и исчезающие виды высших сосудистых растений / Гл. ред. Е.В. Кучеров. Уфа: Китап, 2001. Т.1. 273 с.

**Красная книга** РСФСР. Растения. М.: Росагропромиздат, 1988. 590 с.

**Красников А.А., Шауло Д.Н.** Числа хромосом некоторых представителей семейства *Apiaceae* и *Ranunculaceae* юга Сибири // Бот. журн. 1986. Т. 71, № 1. С. 116–117.

**Крашенинников И.М.** Общие физико-географические условия Башкирской АССР, определяющие характер и распределение растительности // Природные ресурсы Башкирской АССР. Растительность Башкирской АССР. М.; Л., 1941. Т. 1. С. 7–18.

**Крашенинников И.М., Кучеровская-Рожанец С.Е.** Растительность Башкирской АССР. М.: Изд-во АН СССР, 1941. 154 с.

**Крутовский К.В., Политов Д.В., Алтухов Ю.П.** Межвидовая генетическая дифференциация кедровых сосен Евразии по изоферментным локусам // Генетика. 1990. Т. 26, № 4. С. 694–707.

**Крылова И.Л.** Методика определения запасов лекарственных растений. М., 1986. 50 с.

**Кузовков А.Д.** Исследование аконитовых алкалоидов // Журн. общ. химии. 1955. Т. 25, Вып. 2. С. 422–424.

**Кузовков А.Д., Массажетов П.С., Рабинович М.С.** Исследование аконитовых алкалоидов. II. Алкалоиды растения *Delphinium dictyocephalum* DC // Журн. общ. химии. 1955. Т. 25, Вып. 1. С. 157–160.

**Кулагин Ю.З.** О многолетней почвенной мерзлоте в Башкирском Предуралье // Экология. 1976. № 2. С. 24–29.

**Куликов П.В.** О таксономическом составе комплекса *Delphinium elatum* aggr. (*Ranunculaceae*) на Урале // Бот. журн. 2000. Т. 85, № 4. С. 132–136.

**Кучеров Е.В., Лазарева Д.Н., Десяткин В.К.** Лекарственные растения Башкирии: их использовании и охрана. Уфа: Башк. кн. изд-во, 1989. 272 с.

**Кучеров Е.В., Байков Г.К., Гуфранов И.Б.** Полезные растения Южного Урала. М., 1976. 264 с.

**Кучеров Е.В., Мулдашев А.А., Галеева А.Х.** Охрана редких видов растений на Южном Урале. М.: Наука, 1987. 204 с.

**Левитс Е.В., Горенштейн Н.М., Денисова Ф.Ш., Тарасова Р.С.** Изоферменты как маркеры нестабильности генома у сахарной свеклы // Генетика. 1991. Т. 27, № 11. С. 1937–1954.

**Левитский Г.А.** Цитология растений: Избр. тр. М., 1976. 315 с.

**Литвиненко О.И.** Онтоморфогенез Аконита Зеравшанского // Бюл. МИОП. Отд. биол., 1981. Т. 86, вып. 6. С. 112–121.

**Лукнер М.** Вторичный метаболизм у микроорганизмов, растений и животных. М.: Мир, 1979. 548 с.

**Макаров А.А.** Об алкалоидности флоры Центральной Якутии // Раст. ресурсы. 1969. Т. 5, вып. 2. С. 153–162.

**Макаров А.А.** Растительные лечебные средства якутской народной медицины. Якутск, 1974. 63 с.

**Малышев Л.И.** Высокогорная флора Восточного Саяна: Обзор сосудистых растений, особенности состава и флорогенезис. М.; Л.: Наука, 1965. 368 с.

**Малютин Н.И.** Биологическая роль соцветия в эволюции некоторых растений // Бот. журн. 1965. Т. 50, № 5. С. 686–689.

**Малютин Н.И.** Многолетние дельфиниумы. М., 1992. 135 с.



**Малютин Н.И.** Система рода *Delphinium* L. (*Ranunculaceae*), основанная на морфологических признаках семян // Бот. журн. 1987. Т. 72, № 5. С. 683–693.

**Малютин Н.И.** Филогения и систематика рода *Delphinium* L. // Бот. журн. 1973. Т. 58, № 12. С. 1710–1722.

**Минаева В.Г.** Лекарственные растения Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд. 1991. С. 51.

**Миркин Б.М., Наумова Л.Г.** Наука о растительности. Уфа: Гилем, 1998. 413 с.

**Михайловская Н.С.** Особенности анатомической структуры геофильного органа борца высокого *Aconitum excelsum* // Бюл. МОИП. Отд. биол. М., 1976. Т. 81, вып. 6. С. 95–111.

**Мукатанов А.Х.** Почвенно-географическое районирование горнолесной зоны Южного Урала Башкирской АССР. Деп. в ВИНТИ. РЖ. География. 1976. № 12. 62 с.

**Мукатанов А.Х.** Ландшафты и почвы Башкортостана. Уфа: БНЦ УрО РАН, 1992. 117 с.

**Мукатанов А.Х.** Вопросы эволюции и районирования почвенного покрова Республики Башкортостан. Уфа: Гилем, 1999. 228 с.

**Мукатанов А.Х.** О техногенной эволюции горных почв Южного Урала // Вестник АН Республики Башкортостан. 1998. Т. 3, № 3. С. 47–55.

**Муравьева Д.А., Попова О.И., Карпенко В.А., Мартынова Н.Н.** Экстракционно-фотометрическое определение метилликаконитина в траве живокости сетчаткоплодной (*Delphinium dictyocarpum* DC) // Фармация. 1994. № 3. С. 62 – 63.

**Мухаметзянова К.Ф., Ишбирдина Л.М., Федоров Н.И.** Анализ ценоареала и внутривидового разнообразия *Delphinium uralense* Nevski как основа организации его охраны // Проблемы региональной экологии. Вып. 8: Материалы всерос. конф. (Томск, 10–14 мая 2000 г.). Томск, 2000. С. 154–155.

**Мухаметзянова К.Ф., Канчурин М.Н., Федоров Н.И., Редькина Н.Н.** Морфологические особенности растений рода *Delphinium* L. на ранних этапах онтогенеза // Тр. Сибайского института Башкирского государственного университета. Сибай, 2001. С. 117 – 121.

**Мухаметзянова К.Ф., Федоров Н.И.** О фенотипическом разнообразии *Delphinium dictyocarpum* DC. на Южном Урале // Совре-

менные направления изучения флоры и растительности: Матер. регион. науч.-практ. конф. (Бирск, 16 – 17 июня 2000). Бирск, 2000. С. 70–72.

**Нарзулаев А.С.** Алкалоиды *Delphinium dictyocarpum*: Строение диктиокарпина, делькорина и дезоксиделькорина: Автореф. дис. ... канд. хим. наук. Ташкент, 1973. 21 с.

**Нарзулаев А.С., Юнусов М.С., Юнусов С.Ю.** Алкалоиды *Delphinium dictyocarpum* // Химия природ. соедин. 1972. № 4. С. 497–501.

**Невский Н.Н.** Род *Delphinium* L. // Флора СССР. М., 1937. Т. 7. С. 99–183.

**Николаева М.Г.** Особенности прорастания семян растений из подклассов *Magnoliidae*, *Ranunculidae*, *Caryophyllidae* и *Hamamelididae* // Бот. журн. 1988. Т. 73, №. 4. С. 508–521.

**Николаева М.Г.** Физиология глубокого покоя семян. Л.: Наука, 1967. 208 с.

**Николаева М.Г., Разумова М.В., Гладкова В.Н.** Справочник по проращиванию покоящихся семян. Л.: Наука, 1985. 347 с.

**Николаева М.Г., Далецкая Т.В., Поздова Л.М., Разумова М.В., Тихонова В.Л.** Условия прорастания покоящихся семян видов рода *Trollius* (*Ranunculaceae*) и некоторых других редких и нуждающихся в охране растений // Бот. журн. 1987. Т. 72, №. 2. С. 238–244.

**Никольская Н.А.** Анатомия узла у некоторых видов семейства *Ranunculaceae* // Тр. Ярославского госпединститута. 1975. Вып. 143. С. 94–102.

**Никольская Н.А., Князева Г.В., Гура И.А.** Об анатомии семенной кожуры некоторых видов семейства *Ranunculaceae* // Тр. Ярославского госпединститута. 1973. Вып. 141. С. 103–108.

**Новосельцева Н.П., Шаган Л.К.** Живокость сетчаткоплодная (*Delphinium dictyocarpum* DC) как источник метилликаонитина // Мед. пром-сть СССР. 1963. № 5. С. 37–38.

**Онищенко Н.П.** К изучению борцов и живокостей Горного Алтая // Вопросы ботаники. Барнаул, 1974. С. 3–11.

**Определитель высших растений Башкирской АССР** (Сем. Opocleaceae – Fumariaceae) / Ю.Е. Алексеев, Е.Б. Алексеев, К.И. Габбасов и др. М.: Наука, 1988. 376 с.

**Орехов А.П.** Химия алкалоидов. М.: Изд-во АН СССР, 1955. 859 с.

**Панова Н.К.** История развития лесной растительности на Урале в голоцене // Лесообразовательный процесс на Урале и в Зауралье. Екатеринбург: Наука, 1996. С. 27–49.

**Панова Н.К.** Формирование растительного покрова среднегорного высотного пояса Южного Урала с изменениями климата в голоцене // Взаимосвязи среды и лесной растительности на Урале. Свердловск, 1981. 128 с.

**Пахомова М.Г.** Род *Delphinium* L. // Определитель растений Средней Азии. Критический конспект флоры. Ташкент, 1972. Т. 3. С. 156–181.

**Песенко Ю.А.** Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 287 с.

**Плеханова Н.В., Никитина Е.В., Саргазаков Дж., Ботбаев А.И.** Алкалоидоносные растения Киргизии. Фрунзе: Илим, 1975. С. 57.

**Попов М.Г.** Флора Средней Сибири. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. Т. 1. 340 с.

**Путенихин В.П., Старова Н.В.** Популяционная структура лиственницы Сукачева на Южном Урале // Лесоведение. 1991. № 2. С. 40–47.

**Путенихин В.П., Карамышева Н.И.** Интрогрессивная гибридизация ели сибирской на Южном Урале // Лесоведение. 1999. № 1. С. 44–53.

**Путенихин В.П.** Популяционная структура и сохранение генофонда хвойных видов на Урале: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Красноярск, 2000. 49 с.

**Рабинович М.С.** Об аконитовых алкалоидах // Журн. общ. химии. 1952. Т. 22, вып. 9. С. 1702–1711.

**Рабинович М.С.** Об аконитовых алкалоидах // Журн. общ. химии. 1954. Т. 24, вып. 10. С. 2242–2250.

**Растительные ресурсы России** и сопредельных государств: Часть I - сем. *Lycopodiaceae* – *Ephedraceae*, Часть II. Дополнения к 1–7 томам. СПб: «Мир и семья» 95, 1996. С. 113–114.

**Растительные ресурсы СССР:** Цветковые растения, их химический состав, использование; Семейство *Magnoliaceae* – *Limoniaceae*. – Л.: Наука, 1984. Т. 1. 460 с.

**Ревердатто В.В.** Морфологические особенности проростков рода *Aconitum* L. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1943. Т. 22, вып. 3. С. 177–180.

**Реймерс Н.Ф.** Природопользование: Словарь-справочник. М.: Мысль, 1990. 637 с.

**Рудич М.И.** Некоторые экспериментальные данные к характеристике живокости высокой, произрастающей в Красноярском крае // Тр. Красноярского мед. ин-та. Красноярск, 1955. № 4. С. 105–107.

**Рудич М.И.** Общее действие экстракта Живокости высокой на хладнокровных и теплокровных животных // Тр. Красноярского. мед. ин-та. Красноярск, 1958. № 5. С. 115–116.

**Рысина Г.П.** О прорастании семян и развитии всходов у некоторых лютиковых // Бюл. Гл. бот. сада АН СССР. 1969. Вып. 74. С. 40–46.

**Рысина Г.П.** Ранние этапы онтогенеза лесных травянистых растений Подмосковья. М.: Наука, 1973. 123 с.

**Садритдинов Ф.С., Курмуков А.Г.** Фармакология растительных алкалоидов и их применение в медицине. Ташкент, 1980. 250 с.

**Салимов Б.Т., Юнусов М.С.** 14-бензоилдиктиокарпин – новый алкалоид из *Delphinium dictyocarpum* // Химия природ. соедин. 1981. № 4. С. 530–531.

**Салимов Б.Т., Юнусов М.С., Юнусов С.Ю., Абдулаев Н.Д.** Новый алкалоид из *Delphinium dictyocarpum* DC // Химия природ. соедин. 1978. № 2. С. 235–241.

**Салимов Б.Т., Юнусов М.С., Юнусов С.Ю., Нарзулаев А.С.** О-ацетилделектин – новый алкалоид из *Delphinium dictyocarpum* // Химия природ. соедин. 1977. № 5. С. 716–717.

**Самусенко Л.Н., Разакова Д.М., Бессонова И.А., Горелова А.П.** Алкалоиды культивируемых видов *Aconitum chasmanum* и *Delphinium elatum* // Химия природ. соедин. 1992. № 1. С. 146–148.

**Санников С.Н.** Изоляция и типы границ популяций у сосны обыкновенной // Экология. М.: Наука, 1993. № 1. С. 4–11.

**Санников С.Н., Петрова И.В., Духарев А.В. и др.** О фенологической изоляции и генетической дифференциации разновозрастных популяций сосны обыкновенной в Карпатах // Лесная генетика: охрана воспроизводство и рациональное использование генетических ресурсов: Матер. межд. симпозиума (Уфа, 4–11 августа 1991 г.). Уфа, 1994. С. 47–57.

**Седова К.Д.** Аннотации о лекарственных средствах, разрешенных к выпуску в 1956 г. фармакологическим комитетом ученого совета Минздрава СССР. М., 1958. Вып. 8. 106 с.

**Семенова Г.В., Онипченко В.Г.** Жизнеспособные семена в почвах альпийских сообществ Тебердинского заповедника (Северо-Западный Кавказ) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1990. Т. 95, вып. 5. С. 77–87.

**Семериков В.Л.** Дифференциация сосны обыкновенной по аллозимным локусам: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1991. 20 с.

**Сергиевская Л.П.** О разновидности *Delphinium elatum* L. в Западной Сибири // Систем., заметки по матер. герб. Томск. гос. ун-та. 1930а. № 3 – 4. С. 5 – 8.

**Сергиевская Л.П.** Два новых вида рода *Delphinium* L. с Алтая // Систем., заметки по матер. герб. Томск. гос. ун-та. 1930б. № 3–4. С. 5–8.

**Сергиевская Л.П.** Новые виды из Западной Сибири // Систем., заметки по матер. герб. Томск. гос. ун-та. 1954. № 77 – 78. С. 9–12.

**Серебрякова Т.И., Полынцева Н.А.** Ритм развития побегов и эволюция жизненных форм // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79, вып. 2. С. 78–97.

**Серкова М.П.** Опыт применения элатина в клинике нервных болезней при спастических парезах // Фармакология и токсикология. 1956. Т. 19, вып. 3. С. 48 – 51.

**Сидорова Л.В., Канчурин М. Н., Федоров Н.И.** Сезонное развитие и содержание дитерпеновых алкалоидов в растениях *Delphinium elatum* L. в горных и равнинных местообитаниях // Современные направления изучения флоры и растительности: Матер. региональной научн.-практ. конф. (Бирск, 16 –17 июня 2000 г.). Бирск, 2000а. С. 98–100.

**Сидорова Л.В., Высоцкая Л.Б., Мустафина А.Р., Федоров Н.И.** Содержание гормонов и рост побегов *Aconitum septentrionale*, обработанных препаратом дитерпеновых алкалоидов // Иммуноанализ регуляторов роста в решении проблем физиологии растений, растениеводства и биотехнологии: Матер. III конф. (Уфа, 3 – 6 октября 2000 г.). Уфа, 2000б. С. 189–191.

**Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Ермакова И.М.** Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. 217 с.

**Соколов С.Я., Замотаев И.П.** Справочник по лекарственным растениям. Челябинск: Металлургия, 1991. С. 72–73.

**Соколовская А.П.** К вопросу о корреляции между числом хромосом и величиной пыльцевого зерна у диких растений // Полиплоидия у растений / Бюл. МОИП. Отд. биол. 1962. Т. 5, вып. 5. С. 80–82.

**Соломещ А.И., Ишбирдин А.Р., Миркин Б.М. и др.** Продромус и диагностические виды высших единиц растительности территории бывшего СССР // Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). Уфа: Гилем, 1998. С. 336–405.

**Степаненко Б.Н.** Органическая химия. М.: Гос. изд-во мед. лит., 1957. С. 406–411.

**Тайчинов С.Н., Бульчук П.Я.** Природное и агропочвенное районирование Башкирской АССР. Ульяновск, 1975. 160 с.

**Трифенова В.И.** Морфология семян и анатомическая характеристика семенной кожуры рода *Consolida* (*Ranunculaceae*) // Бот. журн. 1984. Т. 69, № 9. С. 1199 – 1205.

**Трифенова В.И.** Особенности прорастания семян некоторых представителей родов *Consolida* и *Aconitella* (*Ranunculaceae*) // Бот. журн. 1986. Т. 71, № 3. С. 375–378.

**Трифенова В.И., Зубкова И.Г.** Сравнительно-анатомическое исследование черешка некоторых представителей родов *Eriocapitella* и *Anemone* (секции *Sylvia* и *Anemone*, *Ranunculaceae*) в связи с их систематикой // Бот. журн. 1990. Т. 75, № 1. С. 3–15.

**Трусов Б.А.** Способы полиморфизации структур околоцветника *Delphinium iliense* Huth. и *Delphinium elatum* L. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1977. Вып. 82. № 1. С. 89–106.

**Турков В.Г.** Многовековая ритмика природной среды и динамика лесного биогеоценотического покрова среднеуральского низкогорья в антропогене // Взаимосвязи среды и лесной растительности на Урале. Свердловск, 1981. С. 128.

**Тюкавкина Н.А., Бауков Ю.И.** Биоорганическая химия. М.: Медицина, 1991. С. 528.

**Фаткуллин Р.А.** Природные ресурсы Республики Башкортостан и их рациональное использование. Уфа: Китап, 1996. 176 с.

**Федоров А.А. и др.** Атлас по описательной морфологии высших растений. М., 1956. Т. 1. 303 с.

**Федоров Н.И.** К синтаксономии сосново-березовых лесов Южного Урала. I Класс *Quercus Fagetea*. М., 1991. 34 с. Деп. в ВИНТИ № 255-В 91.

**Федоров Н.И., Мартьянов Н.А.** Особенности распространения и динамики ценопопуляций *Aconitum septentrionale* Koelle в растительных сообществах Башкирии // Раст. ресурсы. 1993. Т. 29, вып. 3. С. 29–34.

**Федоров Н.И., Мартьянов Н.А., Никитина В.С., Ишбирдина Л.М.** Содержание алкалоида лаппаконитина в подземной и надземной частях *Aconitum septentrionale* Koelle в растительных сообществах Башкирии // Раст. ресурсы. 1996. Т. 32, вып. 3. С. 96–101.

**Федоров Н.И., Мухаметзянова К.Ф.** «О внутривидовом разнообразии *Delphinium dictyocarpum* DC на Южном Урале» // Бот. журн. 2002. Т. 87, № 10. С. 186–190

**Федоров Н.И., Мухаметзянова К.Ф., Сидорова Л.В.** Сезонная динамика и особенности накопления алкалоидов *Delphinium dictyocarpum* DC. и *Delphinium uralense* Nevski в разных эколого-ценологических условиях на Южном Урале / Раст. ресурсы. 2002. Вып. 3. С. 54–59

**Федоров Н.И., Старухин Ф.И., Мигранова И.Г., Исангулова А.А., Никитина В.С.** Влияние механического повреждения растений *Aconitum septentrionale* Koelle. на содержание в них дитерпенового алкалоида лаппаконитина // Раст. ресурсы. 1997. Т. 33, вып. 3. С. 62–67.

**Федоров Н.И., Ишбирдина Л.М., Янбаев Ю.А., Исангулова А.А.** Закономерности генетической и морфологической изменчивости растений борца северного (*Aconitum septentrionale* Koelle) вдоль высотного градиента на горном массиве Иремель // Экология. 1999. № 4. С. 261–265.

**Феофилактов В.В., Алексеева Л.Д.** К характеристике состава алкалоидов *Delphinium elatum* L. // Журн. общ. химии. 1954. Т. 24, вып. 3. С. 738–743.

**Фризен Н.В.** Новые высокогорные виды рода *Delphinium elatum* L. из Южной Сибири и Монголии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1990. Т. 95, вып. 5. С. 125–132.

**Фризен Н.В.** Род *Delphinium* L. // Флора Сибири. Новосибирск, 1993. Т. 6. С. 118–128.

**Химический энциклопедический словарь.** / Под ред. Кнунянц И.Л. и др. М., 1988. Т. 1. С. 143–144.

**Хромосомные** числа цветковых растений Л.: Наука, 1969. 926 с.

**Цвелев Н.Н.** О некоторых родах семейства лютиковых (*Ranunculaceae*) в Восточной Европе // Бот. журн. 1996. Т. 81, №3. С. 112–122.

**Цвелев Н.Н.** Род Борец – *Aconitum* L. // Флора Восточной Европы. СПб.: Мир и семья, 2001. Т. 10. С. 55–59.

**Цветаев А.А.** Горы Иремель (Южный Урал): физико-географический очерк. Уфа: Географическое общество СССР. Башкирский филиал, 1960. 82 с.

**Цырлина Е.М., Хайретдинова Э.Д., Зинурова Э.Г., Юнусов М.С.** Алкалоиды *Delphinium elatum* L. и *Aconitum septentrionale* Koelle // Ле-

сохимия и органический синтез: Тез. докл. III Всерос. совещ. (Сыктывкар, 28 сентября – 2 октября 1998 г.). Сыктывкар, 1998. С. 94.

**Черепанов С.К.** Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.

**Чупов В.С., Кудрякова Н.В.** Электрофоретическая подвижность эстеров семян представителей семейства *Liliaceae* как показатель уровня их эволюционного развития // Бот. журн. 1996. Т. 81, № 2. С.47–54.

**Шигапов З.Х., Бахтиярова Р.М., Ямбаев Ю.А.** Генетическая изменчивость и дифференциация природных популяций сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) // Генетика. 1995. Т. 31. С. 1386–1393.

**Шкель Н.М., Самарина О.В.** Генетический полиморфизм алкогольдегидрогеназы у зверобоя продырявленного (*Hypericum perforatum* L.) // Генет. основы признаков продуктив. раст. Новосибирск: Ин-т. цитол. и генет. СО РАН, 1992. С. 34–38.

**Шухободский Б.А.** К вопросу об алкалоидности флоры Центральных Саян // Раст. сырье: Тр. Бот. ин-та АН СССР. 1961. Сер. 5, Вып. 9. С. 317–346.

**Юнусов М.С.** Алкалоидоносная флора бывшего СССР – источник биологически активных соединений // Химия в интересах устойчивого развития. 1997а. № 5. С. 41–56.

**Юнусов М.С.** Антиаритмики на основе дитерпеновых алкалоидов // Баш. хим. журн. 1997б. Т. 4, № 4. С. 16–18.

**Юнусов М.С.** Дитерпеновые алкалоиды флоры России и сопредельных государств // Баш. хим. журн. 1996. Т. 3, № 1–2. С. 17–37.

**Юнусов С.Ю.** Алкалоиды. Ташкент: Фан, 1981. 240 с.

**Юнусов С.Ю., Абубакиров Н.К.** Дельсемидин: Исследование алкалоидов *Delphinium* // Журн. общ. химии. 1952. Т. 22, вып. 8. С. 1461–1465.

**Юрцев Б.А.** Род *Delphinium elatum* L. – живокость // Арктическая флора СССР. Л., 1971. Вып. 6. С. 141–155.

**Ямбаев Ю.А., Шигапов З.Х., Путенихин В.П., Бахтиярова Р.М.** Дифференциация популяций ели сибирской (*Picea abovata* Lebed.) на Южном Урале // Генетика. 1997. Т. 33, № 9. С. 133–135.

**Ямбаев Ю.А., Косарев М.Н., Канчурин М.Н. и др.** Генетические аспекты сохранения и биологического разнообразия. Уфа: Изд-во БГУ, 2000. 108 с.



**Alkelidar R.K., Richards A.J.** Chromosomal indications of evolutionary trends in the genus *Delphinium* L. // Cytologia. Tokyo: Univ. Tokyo Cytologia, 1981. V. 46, № 3. P. 623–633.

**Anderson E.** Introgressive hybridization // Biol. Reviews, 1953. V. 28. P. 280–307.

**Anderson E.** Introgressive Hybridization. Wiley. New York, 1949.

**Anderson E., Hubricht L.** Hybridization in Tradescantia. III. The evidence for introgressive hybridization // Amer. J. Bot. 1938. V. 25. P. 396–402.

**Barton L.V.** Seed dormancy: general survey of dormancy types in seeds and dormancy imposed by external agents // Encyclop. Plant Physiol. 1965. V. 15, № 2. P. 699–717.

**Baskin C.C., Baskin J.M.** Deep complex morphophysiological dormancy in seeds of the mesic woodland herb *Delphinium tricornе* (*Ranunculaceae*) // Internat. J. of Plant Sci. 1994. V. 155, № 6. P. 738–743.

**Baskin J.M., Baskin C.C.** Некоторые аспекты аутоэкологии *Delphinium virescens* на можжевельных полях штата Теннесси (США) Some aspects of the autecology of prairie Larkspur (*Delphinium virescens*) in Tennessee Cedar Glades // Amer. Midland Natur. 1974. V. 92, №1. P. 58–71.

**Benn M.H., Jacyno J.M.** The Toxicology and Pharmacology of diterpenoid alkaloids // Alkaloids. Chemical and biological perspectives / ed. by S. W. Pelletier. New York, 1983. P. 153.

**Bewley J.D., Black M.** Physiology and biochemistry of seeds in relation to germination. 1982. V. 2. Berlin e.a.: Springer, 1982. XII, 375 p.

**Birouk A., Mousadik A. El.** Analyse de la variabilite genetique des ecotypes marocains du genre *Medicago* // Bull. liais. «Amelior. prod. agr. miliem aride» 1991. V. 4, № 7. P. 90.

**Blanche Cesar.** *Delphinium*: origin and evolutionary trends // Nature. 1990. V. 3. P. 75–95.

**Chauhan K., Jain H.** Genetic regulation of chromosome pairing in *Delphinium* // Indian J. of Genet. and Plant breed. 1972. V. 32, № 1. P. 156–164.

**Chen Xiao, Huang Huiyu.** Генетическое изучение изозимного состава алкогольдегидрогеназы и эстеразы *Triticum durum* и *Haynaldia villosa* и их синтетических амфидиплоидов // Acta Agron. Sin. 1991. V. 17, № 2. P. 123–127.

**Chopra R.N., Nayar S.L., Chopra I.C.** Glossary of Indian medicinal plants. New Delhi, 1956. 330 p.

**Cliff A.D., Ord J.K.** Spatial Autocorrelation - Models and Applications. London: Pion Ltd., 1981. 341 p.

**Davis B.J.** Disc electrophoresis. 11. Methods and application to human serum proteins // Ann. New York Acad. Sci. 1964. V. 121, № 2. P. 404–427.

**Degen B.** «Spatial Genetic Software» // Silvalab Guyane INRA Station de Recherches Forestieres Campus agronomique, BP 709 9738. - Kourou cedex Guyane Francaise. 2000.

**Du Rietz G.E.** The fundamental units of biological taxonomy // Svensk Bot. Tidskr. 1930. V. 24. P. 333–428.

**Epling C., Lewis H.** Increase of the adaptive range of the genus *Delphinium* // Evolution. 1952. V. 6, № 3. P. 255–263.

**Flagiello D., Alicchio R.** Isolation and characterization of Adh genomic clones in potato // J. Genet. and Breed. 1991. V. 45, № 2. P. 151–153.

**Geburek T., Tripp-Knowles T.** Spatial Stand Structure of Sugar Maple (*Acer saccharum* Marsh.) in Ontario, Canada // Phyton. 1994. V. 34 P. 267–278.

**Gillet E., Hattemer H.H.** Genetic analysis of isoenzyme phenotypes using single tree progenies // Heredity. 1989. № 63. P. 135–141.

**Goncharenko G.G., Silin A.E., Padutov V.E.** Allozyme variation in natural populations of Eurasian pines. III. Population structure, diversity, differentiation and gene flow in central and isolated populations of *Pinus sylvestris* L. in Eastern Europe and Siberia // Silvae Genetica. 1994. V. 43. P. 119–132.

**Goodson J.A.** The alkaloids of seeds of *Delphinium elatum* L. // J. Chem. Soc. 1943. P. 139–141.

**Grant V.** Gene flow and the homogeneity of species population in plants // Biol. Zentralblatt. 1980. V. 99. P. 157–169.

**Grant V.** The Origin of Adaptation. New York: Columbia University Press, 1963.

**Grant V.** The plant species in theory and practice // The Species Problem, ed. E. Mayr, Amer. Assoc. Adv. Sci. Washington, D.C., 1957.

**Gubanov I.A.** *Delphinium* als Quelle Curaregdnlicher Prdparate // Planta med. 1965. Jahrg. 13. H. 2. S. 200–205.

**Hamrick J.L., Godt J.W., Sherman-Broylers S.L.** Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species // New forests. 1992. V. 6. P. 95–124.

**Harrington G.H.** Optimum temperatures for flower seed germination // Bot. Gaz. 1921. V. 7, № 6. P. 337–358.

**Inouye David W., Mc. Guire A. David.** Effects of snowpack on timing and abundance of flowering in *Delphinium nelsonii* (*Ranunculaceae*): Implications for climate change // Amer. J. Bot. 1991. V. 78, № 7. P. 997–1001.

**Kurbs E.** Vergleichende entwicklungs geschichtliche Studien on *Ranunculaceen* // Bot. Jahrb. 1973. V. 93, № 1. S. 190–196.

**Lebot V., Aradhya K.M.** Isozyme variation in taro (*Colocasia esculenta* (L.) Scott) from Asia and Oceania // Euphatica. 1991. V. 56, № 1. P. 55–66.

**Levin D.A., Kerster H.W.** Gene flow in seed plants // Evol. Biol. 1974. V. 7. P. 139–220.

**Lewis H., Epling C.** *Delphinium gypsophilum* a diploid species of hybrid origin // Evolution. 1959. V. 13, № 4. P. 188–192.

**Menken Steph B.J., Smit Eric, Den Nijjs Hans.** Genetical population structure in plants: Gene flow between diploid sexual and triploid asexual dandelions (*Taraxacum sectiuon Ruderalia*) // Evolution. 1995. V. 49, № 6. P. 1108–1118.

**Meusel H., Jager E.J., Weinert E.** Vergleichende chorologie der zentraleuropaischen Flora. 1 Teil. Jena. etc.: Fischer, 1965. S. 258–583

**Munz P.A.** A synopsis of the Asian species of *Delphinium* sensu stricto // J. Arnold Arbor. 1967a. V. 48, № 4. P. 476–545.

**Munz P.A.** A synopsis of the Africans species of *Delphinium* and *Consolida* // Ibid. 1967b. V. 48, № 1. P. 30–55.

**Munz P.A.** A synopsis of the Asian species of *Delphinium* sensu stricto // Ibid. 1968. V. 49, № 1. P. 73–166; № 2. P. 233–259.

**Nei M.** Genetic distance between populations // Amer. naturalist. 1972. V. 106. P. 283–292.

**Novak Stephen J., Mack Richard N., Soltis Douglas E.** Genetic variation in *Bromius tectorum* (*Poaseae*): Population differentiation in its North American Range // Amer. J. Bot. 1991. V. 78, № 8. P. 1150 – 1161.

**Ornstein L.** Disc-electrophoresis. I. Background and theory // Ann. New York Acad. Sci. 1964. V. 121. P. 321–349.

**Park J.C., Desai H.K., Pelletier S.W.** 2 new norditerpenoid alkaloids from *Delphinium elatum* var. black-night // J. Nat. Products. 1995. V. 58, № 2. P. 291 –295.

**Pawlowski B.** Desposicio systematica specierum europaeorum genus *Delphinium* L. // Fragmenta Flor. Et Geobot. 1963. V. 9, № 4. P. 75–79.

**Pelletier S.W.** The Nature and definition of an alkaloid // Alkaloids. Chemical and biological perspectives ed. by S. W. Pelletier. New York, 1983. P. 112–118.

**Pelletier S.W., Ross S.A., Desai H. K.** A norditerpenoid alkaloid from *D. elatum* // Phytochemistry. 1990. V. 29, № 7. P. 2381–2383.

**Pelletier S.W., Ross S.A., Kulanthaivel P.** New alkaloides from *D. elatum* L. // Tetrahedron. 1989. V. 45, № 7. P. 1887–1892.

**Peterson R.T., Mc Kenny M.** Violet to Blue Flowers // A Field Guide to Northeastern and Northcentral North America. USA, 1968. P. 318 –319.

**Podani J.** SYN-TAX IV: Computer programs for data analysis in ecology and systematics on IBM-PC and Macintosh Computers. Trieste, 1990. 145 p.

**Prakash S., Lewontin R.C., Hubby J.L.** A molecular approach to the study of genetic heterozygosity in natural populations. IV. Patterns of genic variation in central, marginal and isolated populations of *Drosophila pseudoobscura* // Genetics. 1969. V. 61. P. 841–858.

**Richter T.S., Soltis P.S., Soltis D.E.** Genetic variation within and among population of the narrow endemic, *Delphinium viridescens* (*Ranunculaceae*) // Amer. J. Bot. 1994. V. 81. P. 1070–1076.

**Shaw C.R., Prasad R.** Starch gel electrophoresis of enzymes – a compilation of recipes // Biochem. Genet. 1970. V. 4. P. 297–320.

**Smouse P.E., Peakall R.** (1999) Spatial autocorrelation analysis of individual multiallele and multilocus genetic structure // Heredity. 1999. V. 82. P. 561–573.

**Sokal R.R., Oden N.L.** Spatial autocorrelation in biology. 1. Methodology // Biol. J. Linnean Soc. 1978. V. 10. P. 199–228.

**Sokal R.R., Wartenberg D.E.** A test of spatial autocorrelation analysis using an isolation-by-distance model // Genetics. 1983. V. 105. P. 219–237.

**Stokes P.** Temperature and seed dormancy. // Encyclop. Plant Physiol. 1965. V. 15, № 2. P. 746–796.

**Strzelecka H.** Diterpenoid alkaloids of *Delphinium elatum* L. // Diss. Pharn. et pharmakol. PAN, 1968. T. 20. fasc. 3. S. 325–327.

**Swofford D.L., Selander R.B.** BIOSYS-1: a FORTRAN program for the comprehensive analysis of electrophoresis data in population genetics and systematics // J. Heredity. 1981. V. 72. P. 281–283.

**Tamura M.** Morphology, ecology and phylogeny of *Ranunculaceae*. II // Sci. Repts. 1963. V. 12, № 2. P. 45–57.

**Tamura M.** Morphology, ecology and phylogeny of *Ranunculaceae*. VI // Sci. Repts. 1966. V. 15, № 1. P. 22–42.

**Tamura M.** Morphology, ecology and phylogeny of the *Ranunculaceae*. V // Sci. Repts. 1965. V. 14, № 2. P. 27–48.

**Tamura M.** Morphology, ecology and phylogeny of the *Ranunculaceae*. VII // Sci. Repts. 1967. V. 16, № 2. P. 21–28.

**Tompson P.A.** Effects of after – ripening treatments and temperature on the germination of some *Delphinium* species // Hort. Res. 1968. V. 8. № 1. P. 62–66.

**Wang W.T.** Critical review of the genus *Delphinium* from the *Ranunculaceae* flora of China // Acta Bot. Sin. 1962. V. 10, № 1. P. 59–89; № 2. P. 137–165; № 3. P. 264–284.

**Waser N.M., Price M.V.** Crossing - distance effects in *Delphinium nelsonii* - outbreeding and inbreeding depression in progeny fitness // Evolution. 1994. V. 48, № 3. P. 842–852.

**Waser N.M., Price M.V.** Outcrossing distance effects in *Delphinium nelsonii*: pollen loads, pollen tubes and seed set // Ecology. 1991. V. 72, № 1. P. 171–179.

**Wilde E.** Studies of the genus *Delphinium* // Bull. Cornell. Univ. Agric. Exp. Sta. 1931. V. 519. P. 34–46.

**Wright S.** The interpretation of population structure by F-statistics with special regard to systems of mating // Evolution. 1965. V. 19. P. 395–422.

## ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие .....	3
Введение .....	4
<b>Глава 1. ПРИРОДНЫЕ УСЛОВИЯ ЮЖНОГО УРАЛА .....</b>	<b>6</b>
<b>Глава 2. ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА КОМПЛЕКСОВ БЛИЗКОРОДСТВЕННЫХ ВИДОВ РОДА <i>DELPHINIUM</i> L.</b>	
2.1. Род <i>Delphinium</i> L.: распространение и таксономическая структура .....	9
2.2. Комплексы близкородственных видов рода <i>Delphinium</i> L. на Южном Урале .....	10
2.2.1. Комплекс <i>D. aggr. elatum</i> L. ....	10
2.2.2. Комплекс <i>D. aggr. cuneatum</i> Stev. ex DC. ....	16
2.2.3. Комплекс <i>D. aggr. dictyocarpum</i> DC. ....	17
<b>Глава 3. МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ</b>	
3.1. Анализ распространения видов .....	19
3.2. Анализ фенотипической и популяционной морфологической изменчивости .....	19
3.3. Анализ морфологических особенностей растений на ранних этапах онтогенеза .....	31
3.4. Популяционно-генетический анализ комплекса <i>Delphinium</i> <i>aggr. elatum</i> L. с использованием изоферментных генетических маркеров .....	33
3.5. Анализ пространственной структуры популяций комплекса <i>Delphinium aggr. elatum</i> L. ....	34
3.6. Анализ межпопуляционных различий по содержанию суммы алкалоидов в растениях .....	36
3.7. Изучение сезонной динамики содержания суммы алкалоидов .....	36
<b>Глава 4. ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ КОМПЛЕКСОВ БЛИЗКОРОДСТВЕННЫХ ВИДОВ РОДА <i>DELPHINIUM</i> L.</b>	
4.1. Географические ареалы .....	38
4.1.1 Комплекс <i>D. aggr. elatum</i> L. ....	38

4.1.2. Комплекс <i>D. aggr. dictyocarpum</i> DC. ....	39
4.1.3. Комплекс <i>D. aggr. cuneatum</i> Stev. ex DC. ....	40
4.2. Ценоареалы .....	40
4.2.1. Комплекс <i>D. aggr. elatum</i> L. ....	42
4.2.2. Комплекс <i>D. aggr. dictyocarpum</i> DC. ....	43
4.2.3. Комплекс <i>D. aggr. cuneatum</i> Stev. ex DC. ....	45
4.3. Экологическая дифференциация видов рода <i>Delphinium</i> L. ....	46

## **Глава 5. ФЕНОТИПИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА КОМПЛЕКСОВ БЛИЗКОРОДСТВЕННЫХ ВИДОВ РОДА *DELPHINIUM* L.**

5.1. Комплекс <i>D. aggr. elatum</i> L. ....	48
5.1.1. Фенотипическое разнообразие растений .....	48
5.1.1.1. Анализ сочетаний различной степени опушенности органов .....	48
5.1.1.2. Исследование морфологического разнообразия растений методом кластерного анализа .....	50
5.1.1.3. Закономерности распространения фенотипов .....	54
5.1.2. Популяционная структура комплекса .....	57
5.1.2.1. Классификация популяций по частоте встречаемости фенотипов .....	57
5.1.2.2. Морфологические особенности растений выделенных типов популяций .....	61
5.1.2.3. Генетическая дифференциация .....	65
5.2. Комплекс <i>D. aggr. dictyocarpum</i> DC. ....	72
5.2.1. Фенотипическое разнообразие растений. ....	72
5.2.1.1. <i>D. uralense</i> Nevski .....	72
5.2.1.2. <i>D. dictyocarpum</i> DC. ....	76
5.2.2. Популяционная структура .....	79
5.2.2.1. <i>D. uralense</i> Nevski .....	80
5.2.2.2. <i>D. dictyocarpum</i> DC. ....	81
5.2.3. История формирования .....	85
5.3. Комплекс <i>D. aggr. cuneatum</i> Stev. ex DC. ....	87

## **Глава 6. ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРИРОВАННОСТЬ ИЗМЕНЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ В СМЕШАННЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ (НА ПРИМЕРЕ ПОПУЛЯЦИИ КОМПЛЕКСА *DELPHINIUM* AGGR. *ELATUM*)**

6.1. Пространственная морфологическая неоднородность растений .....	89
6.2. Пространственная генетическая неоднородность растений .....	93

**Глава 7. МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВИДОВ РОДА  
*DELPHINIUM* L. НА РАННИХ ЭТАПАХ ОНТОГЕНЕЗА**

7.1. Особенности онтогенетического развития растений .....	96
7.2. Темпы онтогенетического развития .....	98
7.3. Межвидовые морфологические различия семядольных и первых настоящих листьев .....	98

**Глава 8. ЗАКОНОМЕРНОСТИ СОДЕРЖАНИЯ СУММЫ  
АЛКАЛОИДОВ В РАСТЕНИЯХ РОДА *DELPHINIUM* L.**

8.1. Использование растений рода <i>Delphinium</i> L. в медицине .....	104
8.2. Дитерпеновые алкалоиды растений южноуральских видов рода <i>Delphinium</i> L. ....	106
8.3. Популяционные закономерности содержания суммы алкалоидов в растениях южноуральских видов рода <i>Delphinium</i> L. ....	112
8.3.1. Комплекс <i>D. aggr. elatum</i> L. ....	112
8.3.2. Комплекс <i>D. aggr. dictyocarpum</i> DC. ....	114
8.3.3. Комплекс <i>D. aggr. cuneatum</i> Stev. ex DC. ....	116
8.4. Сезонные закономерности содержания суммы алкалоидов в растениях южноуральских видов рода <i>Delphinium</i> L. ....	116
8.4.1. Комплекс <i>D. aggr. elatum</i> L. ....	116
8.4.2. Комплекс <i>D. aggr. dictyocarpum</i> DC. ....	119
8.5. Общие закономерности содержания алкалоидов в растениях рода <i>Delphinium</i> L. на Южном Урале .....	121

**Заключение** ..... 123

**Литература** ..... 127



*Научное издание*

**Николай Иванович Федоров**

**РОД DELPHINIUM L. НА ЮЖНОМ УРАЛЕ**

**ЭКОЛОГИЯ, ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА  
И БИОХИМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ**

Редактор *Н.В.Хрулева*

Корректор: *Л.Д.Петрова*

Технический редактор *Л.М.Сюндюкова*

Компьютерная верстка *Г.Ш.Самигуллиной*

Лицензия ИД № 05001 от 7 июня 2001 г.

Подписано в печать с оригинал-макета 11.06.03

Формат 60 x 84 1/16. Бумага офсетная.

Гарнитура «Таймс». Печать на ризографе. Усл.печ.л. 8,71

Уч.-изд.л. 9,40

Тираж 600 экз. Тип. зак.№

Издательство «Гилем».

450077, г.Уфа, ул.Кирова, 15.

Тел. (3472) 23-05-93, 22-36-82



Лицензия 04565 от 20.04.01 г.

Отпечатано в типографии «Информреклама»,

450077, г.Уфа, ул. Ветошникова, 97.

Тел.: (3472) 52-01-94, e-mail: reklama@ufacom.ru