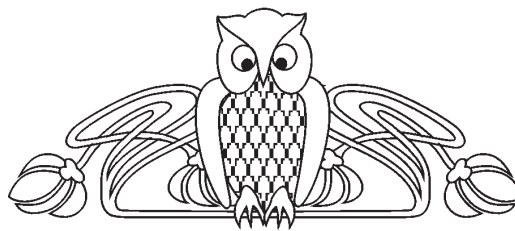




УДК 582.675.1

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

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



Богослов Артем Валерьевич, аспирант биологического факультета, Саратовский национальный исследовательский государственный университет имени Н. Г. Чернышевского, dandelioncave@mail.ru

Кашин Александр Степанович, доктор биологических наук, профессор кафедры генетики биологического факультета, Саратовский национальный исследовательский государственный университет имени Н. Г. Чернышевского, kashinas2@yandex.ru

Шилова Ирина Васильевна, кандидат биологических наук, доцент, ведущий биолог УНЦ «Ботанический сад», Саратовский национальный исследовательский государственный университет имени Н. Г. Чернышевского, schiva1952@yandex.ru

Крицкая Татьяна Алексеевна, кандидат биологических наук, заведующий лабораторией молекулярной биологии и цитогенетики УНЦ «Ботанический сад», Саратовский национальный исследовательский государственный университет имени Н. Г. Чернышевского, kriczkaya.tatyana@mail.ru

Пархоменко Алена Сергеевна, заведующий отделом биологии и экологии растений УНЦ «Ботанический сад», Саратовский национальный исследовательский государственный университет имени Н. Г. Чернышевского, parkhomenko_as@mail.ru

Гребенюк Людмила Владимировна, кандидат геолого-минералогических наук, доцент кафедры полимеров на базе ООО «АКРИПОЛ» Института химии, Саратовский национальный исследовательский государственный университет имени Н. Г. Чернышевского, grebenuk2@yandex.ru

В статье приводятся результаты изучения виталитетной структуры четырех ценопопуляций *Delphinium litwinowii* Sambuk из Пензенской, Тамбовской и Воронежской областей в период с 2017 по 2018 г. Наибольшей жизненностью отличались более северные пензенские ценопопуляции в 2017 г., а наименьшей – расположенная южнее, воронежская ценопопуляция из окрестностей с. Владимировка. Большинство ценопопуляций за период наблюдений оценены как процветающие; ценопопуляция из окрестностей с. Владимировка определена как депрессивная. Индекс размерной пластичности *D. litwinowii* достаточно невысок – 1,42. У *D. litwinowii* при нарастании стресса происходит сначала ослабление, а затем усиление взаимообусловленности в развитии структур растения. Иными словами, наблюдается чередование стрессовой и защитной компонент в онтогенетической стратегии.

Ключевые слова: *Delphinium litwinowii*, редкий вид, морфометрия, корреляция, виталитет.

DOI: <https://doi.org/10.18500/1816-9775-2019-19-3-295-304>

Введение

Виталитет – морфоструктурное выражение жизненного состояния растений, ассоциирующееся с вегетативной массой и размером и являющееся важнейшим адаптивным механизмом, работающим на популяционном уровне [1, 2]. В основе виталитетного анализа прежде всего лежит изучение параметров морфологической структуры особей исследуемых ценопопуляций (ЦП). Кроме того, исследование виталитета ЦП крайне важно с точки зрения определения жизненной стратегии вида в целом. Не вызывает сомнения важность изучения подобных вопросов в ЦП редких видов растений, каковым и является представитель семейства лютиковые (Ranunculaceae) – живокость Литвинова (*Delphinium litwinowii* Sambuk).

Живокость Литвинова – многолетнее короткокорневищное травянистое растение высотой 60–150 см, эндемик умеренной зоны Восточной Европы. Ареал вида охватывает территорию от бассейна Оки до Полтавской, Воронежской и Саратовской областей на юге, на востоке вид доходит до Южного Урала. Встречается во всех областях Центрального Черноземья [3–6]. Вид занесен в Красную книгу Воронежской области с категорией 2 [7]. В Красные книги Пензенской [8] и Тамбовской [9] областей занесен близкий вид живокость клиновидная (*Delphinium cuneatum* Stev. ex DC.), который нередко понимается широко и объединяется с *D. litwinowii* [10, 5].

Целью нашего исследования было определение виталитетной структуры четырех ЦП *D. litwinowii* и его онтогенетической стратегии.

Материалы и методы

Было изучено четыре ЦП *D. litwinowii* (рис. 1). В Пензенской области в 2017–2018 гг. нами изучены две ЦП *D. litwinowii* на территории заповедника «Приволжская лесостепь». Первая ЦП (*Ost*) находилась в Колышлейском районе, в защитной зоне участка «Островцовская лесостепь», вторая ЦП (*Ppr*) – в Пензенском районе на краю участка «Попереченская степь». Третья ЦП (*Vla*) изучена в 2018 г. в Острогжском районе Воронежской области на территории памятника

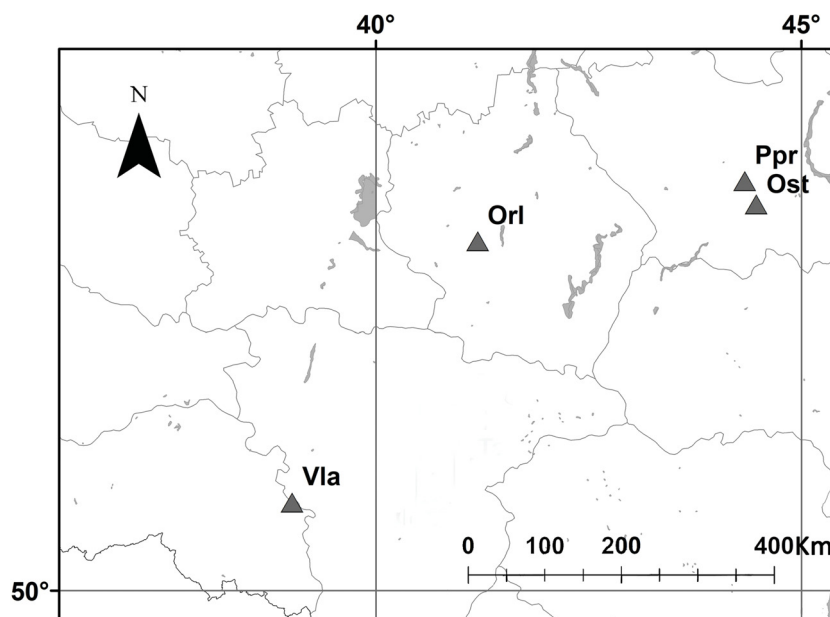


Рис. 1. Географическое расположение исследованных ценопопуляций *Delphinium litwinowii*

Fig. 1. The geographical location of the studied *Delphinium litwinowii* coenopopulations

природы «Степные склоны у с. Владимировка». Четвертая ЦП (*Ori*) исследовалась в 2018 г. в Тамбовском районе Тамбовской области, окрестности с. Орловское, на территории памятника природы «Осиновый овраг».

В качестве учетной единицы принимали особи генеративного зрелого онтогенетического состояния (g_2) [2]. Возрастное состояние генеративных особей определяли согласно указаниям Н. И. Федорова [11]. В каждой ЦП у 30 случайно выбранных растений измерялись следующие количественные признаки: высота растения, диаметр растения, число генеративных побегов, длина генеративного побега, число листьев на генеративном побеге, длина междоузлия, диаметр стебля в середине третьего снизу междоузлия, число цветков в соцветии, длина соцветия, число паракладиев первого порядка, длина наиболее развитого паракладия, длина чашелистика, ширина чашелистика, длина шпорца, ширина шпорца, длина листовой пластины, длина нерасчлененной части листовой пластины, длина центрального сегмента средней лопасти, ширина листовой пластины, ширина основания центральной доли, максимальная ширина средней лопасти, ширина основания средней лопасти, длина черешка, ширина черешка, длина прицветника, ширина прицветника, длина прицветничка, ширина прицветничка, длина цветоножки.

Одна из главных задач при оценке жизнеспособности – это отбор признаков, являющихся по-

казательными и удобными для измерения. По мнению Ю. А. Злобина [12], при выборе ключевых параметров следует отдавать предпочтение экологически и биологически важным, наиболее вариabельным, вносящим наибольший вклад в главные компоненты признакам, принимая во внимание при этом их взаимосвязь друг с другом.

Выбор признаков для виталитетного анализа проводили с учетом корреляционных связей между ними. Корреляционный анализ выполнен с использованием непараметрического коэффициента корреляции Спирмена [13] в программе Past 3.0 [14]. Графическое изображение корреляционной матрицы в виде плеяды Терентьева выполнено в программном модуле GRAPHS [15, 16]. Коэффициенты корреляции по силе связи были разделены на 4 группы: 1) $r > 0,81$ – очень сильная связь; $r_s = 0,71-0,8$ – сильная связь; $r = 0,61-0,7$ – умеренная связь; $r = 0,5-0,6$ – слабая связь [17].

Оценку среднего уровня связей между признаками проводили, используя квадрат коэффициента корреляции (r^2), усредненный по отдельным признакам (R^2ch). По коэффициентам C_V и R^2ch проведен сравнительный анализ общей и сопряженной изменчивости признаков *D. litwinowii*. Согласно методике выделены четыре группы системных индикаторов: 1) экологические, 2) эколого-биологические, 3) биологические, 4) генотипические [18].

Факторный анализ выполнен в программе Past 3.0 [14] методом главных компонент (PCA)



с целью определения морфологических характеристик, имеющих наибольшие значения факторной нагрузки на главные компоненты. Данные для факторного анализа были предварительно стандартизированы.

Изменчивость морфологических признаков определялась по коэффициентам вариации с учетом шкалы изменчивости для травянистых растений [19]: $C_V < 7\%$ – очень низкий, $C_V = 7–15\%$ – низкий, $C_V = 16–25\%$ – средний, $C_V = 26–35\%$ – повышенный, $C_V = 36–50\%$ – высокий, $C_V > 50\%$ – очень высокий уровень.

Для оценки виталитета использовали индекс виталитета особи IVI . Ранжированный по индексу виталитета ряд особей разбивали на три класса виталитета – высший (a), средний (b) и низший (c). Установление границ класса b проводили в пределах границ доверительного интервала среднего значения ($x_{ср} \pm \sigma$). Для характеристики виталитетной структуры использовали индекс виталитета ЦП (IVC) [20, 21].

Виталитетный тип ЦП определяли с использованием критерия Q : процветающие – $Q = 1/2(a+b) > c$; равновесные – $Q = 1/2(a+b) = c$; депрессивные – $Q = 1/2(a+b) < c$ [2]. Для оценки степени процветания или депрессивности ЦП применяли индекс $I_Q = (a+b)/2c$. При этом значения выше единицы соответствовали процветающему состоянию, а значения ниже единицы – депрессивному. Степень отклонения от единицы, соответствующей равновесному состоянию, отражает степень процветания или депрессии. В случае отсутствия особей класса c с целью расчета I_Q их долю принимали равной 0.001 [20].

Отношением максимального значения IVC к его минимальному значению в пределах исследованных нами ЦП была вычислена размерная пластичность *D. litwinowii*: ISP (индекс размерной пластичности) = IVC_{max}/IVC_{min} [20, 21].

Определение онтогенетической стратегии выживания вида проведено по характеру изменения морфологической целостности растений, оцениваемой по коэффициенту детерминации признаков (как среднего значения квадратов коэффициентов попарной корреляции всех признаков – R^2m) на экоклин, представляющем собой градиент ухудшения условий роста, выраженный как ряд ЦП по убыванию значения их индексов виталитета IVC . Выделяют 4 типа онтогенетических стратегий: защитная – с усилением стресса происходит усиление координации развития растений (повышается морфологическая целостность растения); стрессовая – с усилением стресса ослабляется координация

развития (снижается морфологическая целостность растения); защитно-стрессовая – при нарастании стресса происходит сначала усиление, а затем ослабление координации развития растений; стрессово-защитная – при нарастании стресса сначала происходит ослабление, а затем усиление координированности развития (чередование стрессовой и защитной компонент) [20, 21].

Результаты и их обсуждение

В целом при рассмотрении результатов корреляционного анализа обращает на себя внимание слабая детерминированность морфологических признаков, о чем свидетельствует малое число связей достаточно значимой силы ($r > 0,5$) (рис. 2). Тем не менее очень сильная корреляционная связь ($r > 0,8$) была отмечена между параметрами: высота растения (1) и длина генеративного побега (4); число цветков в соцветии (8) и число паракладиев первого порядка (10). Сильная связь ($r > 0,7$) отмечена между параметрами соцветия – длиной соцветия (9) и длиной наиболее развитого паракладия (11), показателями листовой пластины – длиной (16) и шириной (19), а также длиной центрального сегмента средней лопасти (18). При этом максимальное число связей с достоверной корреляционной связью разной силы имели: длина соцветия (9), длина (16) и ширина листовой пластины (19). Все связи силы достоверны при $p \leq 0.05$. На основании изложенного к числу ключевых признаков следует отнести длину генеративного побега, длину соцветия, число цветков в соцветии, длину и ширину листовой пластины. Данные признаки в пределах плеяды образуют группы параметров, характеризующих: 1) вертикальную структуру растения и соцветия; 2) лист.

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

По результатам исследования структуры морфологической изменчивости (рис. 3), проведенного в ЦП *D. litwinowii* по 29 количественным морфологическим признакам, в группу экологических системных индикаторов (см. рис. 3, I), в большей степени зависящих от условий внешней среды и слабо связанных с изменениями других признаков, попал лишь один признак – число генеративных побегов (3).

К эколого-биологическим системным индикаторам (см. рис. 3, II), т. е. признакам, отражающим согласованную изменчивость особей

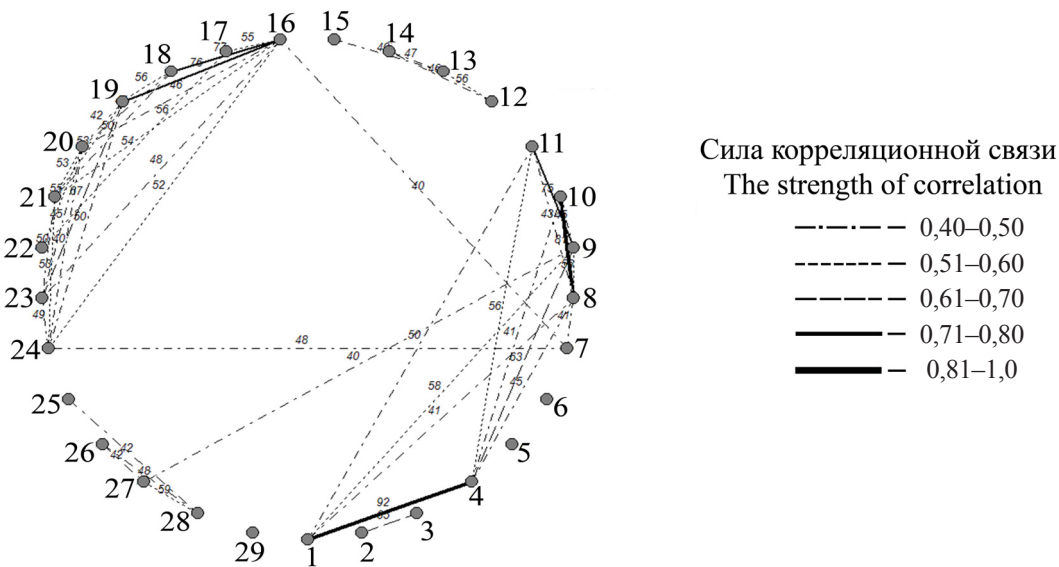


Рис. 2. Корреляционные связи морфологических параметров *Delphinium litwinowii*: 1 – высота растения; 2 – диаметр растения; 3 – число генеративных побегов; 4 – длина генеративного побега; 5 – число листьев на побеге; 6 – длина междоузлия; 7 – диаметр стебля в середине третьего снизу междоузлия; 8 – число цветков в соцветии; 9 – длина соцветия; 10 – число паракладиев первого порядка; 11 – длина наиболее развитого паракладия; 12 – длина чашелистика; 13 – ширина чашелистика; 14 – длина шпорца; 15 – ширина шпорца; 16 – длина листовой пластины; 17 – длина нерасчлененной части листовой пластины; 18 – длина центрального сегмента средней лопасти; 19 – ширина листовой пластины; 20 – ширина основания центрального сегмента средней лопасти; 21 – максимальная ширина средней лопасти; 22 – ширина основания средней лопасти; 23 – длина черешка; 24 – ширина черешка; 25 – длина прицветника; 26 – ширина прицветника; 27 – длина прицветничка; 28 – ширина прицветничка; 29 – длина цветоножки. Приведены значения коэффициента корреляции Спирмена: $r = 0,50-0,60$ – слабая связь; $r = 0,61-0,70$ – умеренная связь; $r = 0,71-0,80$ – сильная связь; $r = 0,80-1,0$ – очень сильная связь

Fig. 2. Correlations of morphological parameters of *Delphinium litwinowii*: 1 – plant height; 2 – plant diameter; 3 – number of generative shoots; 4 – length of the generative shoot; 5 – number of leaves on the shoot; 6 – length of internodes; 7 – diameter of the stem; 8 – number of flowers in the inflorescence; 9 – length of the inflorescence; 10 – number of paraclades of the first order; 11 – length of the most developed paraclade; 12 – length of the sepal; 13 – width of the sepal; 14 – length of the spur; 15 – width of the spur; 16 – length of the leaf plate; 17 – length of the undifferentiated part of the leaf plate; 18 – length of the central segment of the middle blade; 19 – width of the leaf plate; 20 – width of the base of the central segment of the middle blade; 21 – maximum width of the middle blade; 22 – width of the base of the middle lobe; 23 – stem length; 24 – width of the stem; 25 – length of the bract; 26 – width of the bract; 27 – length of the small bract; 28 – width of the small bract; 29 – pedicel length. The values of the Spearman correlation coefficient are given: $r = 0,50-0,60$ – weak correlation; $r = 0,61-0,70$ – moderate correlation; $r = 0,71-0,80$ – strong correlation; $r = 0,80-1,0$ – very strong correlation

в неоднородной среде, не отнесен ни один из представленных морфометрических показателей.

К группе биологических системных индикаторов (см. рис. 3, IV), в меньшей степени зависящих от условий среды, но обладающих общей согласованной изменчивостью, являясь при этом ключевыми для всей морфологической структуры особи, отнесены следующие признаки: высота растения (1), длина генеративного побега (4), диаметр стебля в середине третьего снизу междоузлия (7), число цветков в соцветии (8), длина соцветия (9), число паракладиев первого порядка (10), длина наиболее развитого паракладия (11), длина листовой пластины (16), длина центрального сегмента средней лопасти

(18), ширина листовой пластины (19), ширина основания центральной доли (20), максимальная ширина средней лопасти (21), длина черешка (23), ширина черешка (24).

К группе генотипических (таксономических) системных индикаторов отнесены: диаметр куста (2), число листьев на побеге (5), длина междоузлия (6), длина чашелистика (12), ширина чашелистика (13), длина шпорца (14), ширина шпорца (15), длина нерасчлененной части листовой пластины (17), ширина основания средней лопасти (22), длина прицветника (25), ширина прицветника (26), длина прицветничка (27), ширина прицветничка (28), длина цветоножки (29) (см. рис. 3, III).

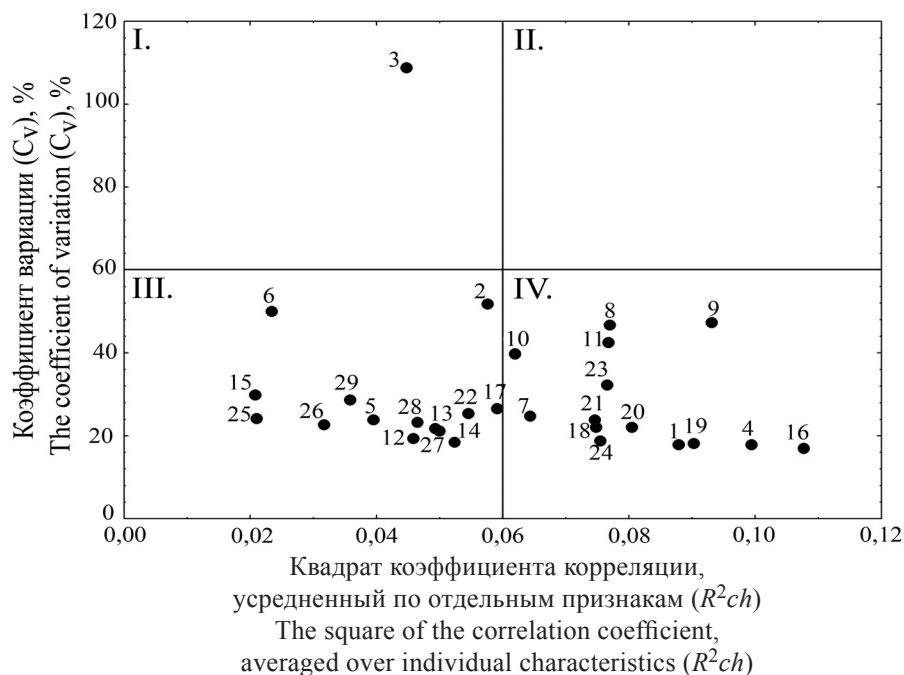


Рис. 3. Ординация морфологических параметров *Delphinium litwinowii* по структуре морфологической изменчивости: 1 – высота растения; 2 – диаметр растения; 3 – число генеративных побегов; 4 – длина генеративного побега; 5 – число листьев на побеге; 6 – длина междоузлия; 7 – диаметр стебля в середине третьего снизу междоузлия; 8 – число цветков в соцветии; 9 – длина соцветия; 10 – число паракладиев первого порядка; 11 – длина наиболее развитого паракладия; 12 – длина чашелистика; 13 – ширина чашелистика; 14 – длина шпорца; 15 – ширина шпорца; 16 – длина листовой пластины; 17 – длина нерасчлененной части листовой пластины; 18 – длина центрального сегмента средней лопасти; 19 – ширина листовой пластины; 20 – ширина основания центрального сегмента средней лопасти; 21 – максимальная ширина средней лопасти; 22 – ширина основания средней лопасти; 23 – длина черешка; 24 – ширина черешка; 25 – длина прицветника; 26 – ширина прицветника; 27 – длина прицветничка; 28 – ширина прицветничка; 29 – длина цветоножки. Группы системных индикаторов: I – экологические; II – эколого-биологические; III – генотипические; IV – биологические

Fig. 3. The ordination of morphological parameters of *Delphinium litwinowii* on the structure of morphological variability: 1 – plant height; 2 – plant diameter; 3 – number of generative shoots; 4 – length of the generative shoot; 5 – number of leaves on the shoot; 6 – length of internodes; 7 – diameter of the stem; 8 – number of flowers in the inflorescence; 9 – length of the inflorescence; 10 – number of paraclades of the first order; 11 – length of the most developed paraclade; 12 – length of the sepal; 13 – width of the sepal; 14 – length of the spur; 15 – width of the spur; 16 – length of the leaf plate; 17 – length of the undifferentiated part of the leaf plate; 18 – length of the central segment of the middle blade; 19 – width of the leaf plate; 20 – width of the base of the central segment of the middle blade; 21 – maximum width of the middle blade; 22 – width of the base of the middle lobe; 23 – stem length; 24 – width of the stem; 25 – length of the bract; 26 – width of the bract; 27 – length of the small bract; 28 – width of the small bract; 29 – pedicel length. System indicator groups: I – ecological; II – ecological-biological; III – genotypic; IV – biological

Таким образом, ключевые признаки, выявленные в ходе анализа корреляционной матрицы, относятся к группе биологических индикаторов.

На основании факторного анализа (табл. 1) выявлено, что наибольшую положительную нагрузку (0,7–0,8) на первые две компоненты (объясняющие в совокупности наибольший

процент от общей дисперсии – 35%) имели: по первой компоненте – длина листовой пластины, по второй – длина соцветия.

Анализ рассчитанных коэффициентов вариации ключевых параметров с учетом шкалы изменчивости для травянистых растений [19] показал, что два показателя (длина соцветия и число цветков в соцветии) имеют высокий



Таблица 1 / Table 1

Результаты факторного анализа признаков *Delphinium litwinowii*
The results of the factor analysis of the parameters of *Delphinium litwinowii*

№	Признак Parameter	Первая компонента The first component (PC 1)	Вторая компонента The second component (PC 2)
1	Высота растения, см / Plant height, cm	0,47	0,48
2	Диаметр куста, см / Plant diameter, cm	0,33	-0,24
3	Число генеративных побегов, шт. / Number of generative shoots, pcs	0,17	-0,25
4	Длина генеративного побега, см / Length of the generative shoot, cm	0,50	0,55
5	Число листьев на побеге, шт. / Number of leaves on the shoot, pcs	0,34	-0,27
6	Длина междоузлия, см / Length of internodes, cm	0,41	0,14
7	Диаметр стебля в середине третьего снизу междоузлия, см / Diameter of the stem, cm	0,64	0,13
8	Число цветков в соцветии, шт. / Number of flowers in the inflorescence, pcs	0,56	0,41
9	Длина соцветия, см / Length of the inflorescence, cm	0,39	0,79
10	Число паракладиев первого порядка, шт. / Number of paraclades of the first order, pcs	0,43	0,31
11	Длина наиболее развитого паракладия, см / Length of the most developed paraclade, cm	0,50	0,63
12	Длина чашелистика, мм / Length of the sepal, mm	-0,06	0,49
13	Ширина чашелистика, мм / Width of the sepal, mm	0,04	0,54
14	Длина шпорца, мм / Length of the spur, mm	-0,14	0,61
15	Ширина шпорца, мм / Width of the spur, mm	0,18	0,43
16	Длина листовой пластины, мм / Length of the leaf plate, mm	0,70	-0,33
17	Длина нерасчлененной части листовой пластины, мм / Length of the undifferentiated part of the leaf plate, mm	0,56	-0,34
18	Длина центрального сегмента средней лопасти, мм / Length of the central segment of the middle blade, mm	0,57	-0,33
19	Ширина листовой пластины, мм / Width of the leaf plate, mm	0,60	-0,40
20	Ширина основания центральной доли, мм / Width of the base of the central segment of the middle blade, mm	0,68	-0,24
21	Максимальная ширина средней лопасти, мм / Maximum width of the middle blade, mm	0,65	-0,18
22	Ширина основания средней лопасти, мм / Width of the base of the middle lobe, mm	0,53	-0,29
23	Длина черешка, мм / Stem length, mm	0,64	-0,30
24	Ширина черешка, мм / Width of the stem, mm	0,68	0,01
25	Длина прицветника, мм / Length of the bract, mm	-0,005	0,13
26	Ширина прицветника, мм / Width of the bract, mm	0,13	0,21
27	Длина прицветничка, мм / Length of the small bract, mm	0,07	0,43
28	Ширина прицветничка, мм / Width of the small bract, mm	-0,078	-0,20
29	Длина цветоножки, мм / Pedicel length, mm	0,37	-0,001
30	Дисперсия, % / Variance, %	20,564	14,417

Примечание. Выделены признаки, имеющие наибольшую положительную нагрузку на компоненты (объясняющие в совокупности наибольший процент от общей дисперсии – 35%): по первой компоненте (PC 1) – длина листовой пластины (0,70), по второй (PC 2) – длина соцветия (0,79).

Note. The parameters that have the greatest positive load on the components (explaining in aggregate the largest percentage of the total dispersion – 35%) are highlighted: the first component (PC 1) is the length of the leaf plate (0,70), the second (PC 2) is the length of the inflorescence (0,79).



уровень variability. Остальные 3 признака (длина генеративного побега, длина и ширина листовой пластины) отличались средним уровнем variability.

Таким образом, для окончательного анализа нами были выбраны следующие морфологические характеристики: длина генеративного побега, длина соцветия, число цветков в соцветии, длина и ширина листовой пластины. Данный детерминирующий комплекс признаков, по нашему мнению, в полной мере характеризует развитие растений *D. litwinowii* и достаточен для описания виталитетной структуры изученных ЦП.

В ЦП *D. litwinowii*, за исключением ЦП *Vla*, преобладали особи среднего класса виталитета (*b*) (рис. 4). В ЦП *Ost* за два года наблюдений особи высшего класса (*a*) играли более заметную роль, чем в остальных ЦП. Как уже было отмечено, в ЦП из Воронежской области (*Vla*) доминирующей была доля особей низшего класса (*c*), при этом особи, которые отличались бы наилучшими показателями развития (*a*), отсутствовали. Показательно, что в ЦП *Ppr* в 2017 г. наблюдалось полное отсутствие особей низшего класса виталитета, доля которых уже в следующем 2018 г. составила 20%, превысив, тем самым, количество особей класса *a*.

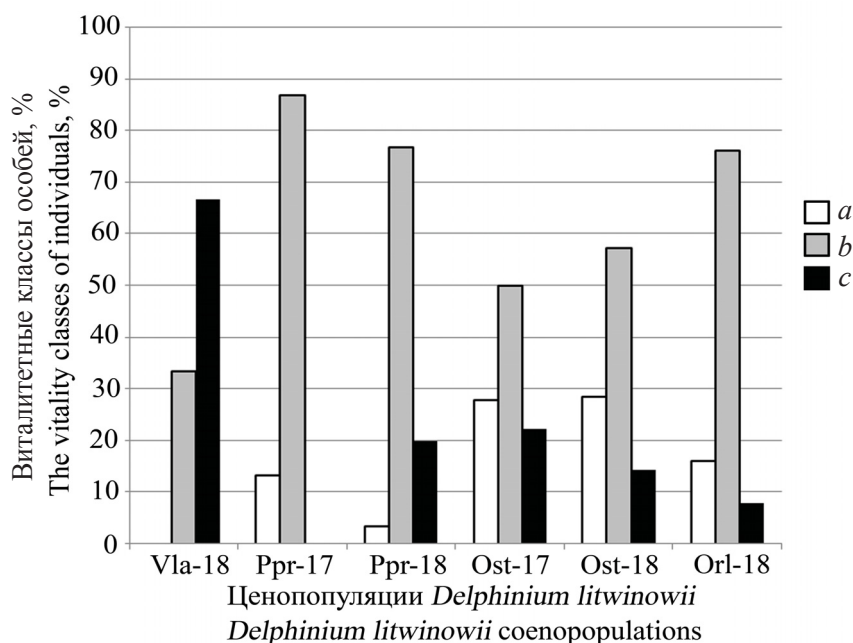


Рис. 4. Виталитетная структура ценопопуляций *Delphinium litwinowii*. Виталитетные классы растений: *a* – высший; *b* – средний; *c* – низший
 Fig. 4. Vitality of *Delphinium litwinowii* coenopopulations. Vitality classes of plants: *a* – highest; *b* – medium; *c* – lower

Согласно критерию *IVC*, наибольшей жизненностью отличались более северные пензенские ЦП *Ost* и *Ppr* в 2017 г., а наименьшей – расположенная южнее воронежская ЦП *Vla*. Большинство популяций за период наблюдений, согласно рассчитанным индексам *Q* и *I_Q*, оценены как процветающие; ЦП *Vla* определена как депрессивная (табл. 2).

Индекс размерной пластичности *D. litwinowii* составил – 1,42. Размерная пластичность вида вполне согласуется с таковой для редких растений. У *Cephalanthera rubra* (L.) Rich., например, *ISP* равен 1,31. В то же время пластичность *D. litwinowii* гораздо ниже пластичности рудеральных травянистых растений (для циклахены дурнишниковидной *ISP* соста-

вил 4,95, для лебеды татарской – 6,28) [20, 21].

Таким образом, на основании проведенного анализа на данный момент трудно говорить о стабильном изменении в положительную или отрицательную сторону показателя жизненности в пределах изученных ЦП ввиду малого срока проведения исследования. В ЦП из Пензенской области, изучаемых в течение двух сезонов, отмечено снижение жизненности в 2018 г. по сравнению с таковой в 2017 г.

У *D. litwinowii* при нарастании стресса происходит сначала ослабление, а затем усиление взаимообусловленности в развитии структур растения. Иными словами, наблюдается чередование стрессовой и защитной компонент в онтогенетической стратегии (рис. 5.) Возрас-



Таблица 2 / Table 2

Характеристики жизнестойкости и виталитетного типа ценопопуляций *D. litwinowii*
 Characteristics of vitality and vital type of *D. litwinowii* cenopopulations

Ценопопуляция Cenopopulation	Год / Year	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>IVC</i>	<i>I_Q</i>	<i>Q</i>	Виталитетный тип Vitality type
<i>Vla</i>	2018	0	33,33	66,67	0,77	0,25	16,67	Депрессивная / Depressive
<i>Ppr</i>	2017	13,33	86,67	0,001	1,08	50 000,0	50,0	Процветающая / Prosperous
	2018	3,33	76,67	20,0	0,93	2,0	40,0	Процветающая / Prosperous
<i>Ost</i>	2017	27,78	50	22,22	1,09	1,75	38,89	Процветающая / Prosperous
	2018	28,58	57,14	14,28	1,04	3,0	42,86	Процветающая / Prosperous
<i>Orl</i>	2018	16,0	76,0	8,0	0,99	5,75	46,0	Процветающая / Prosperous

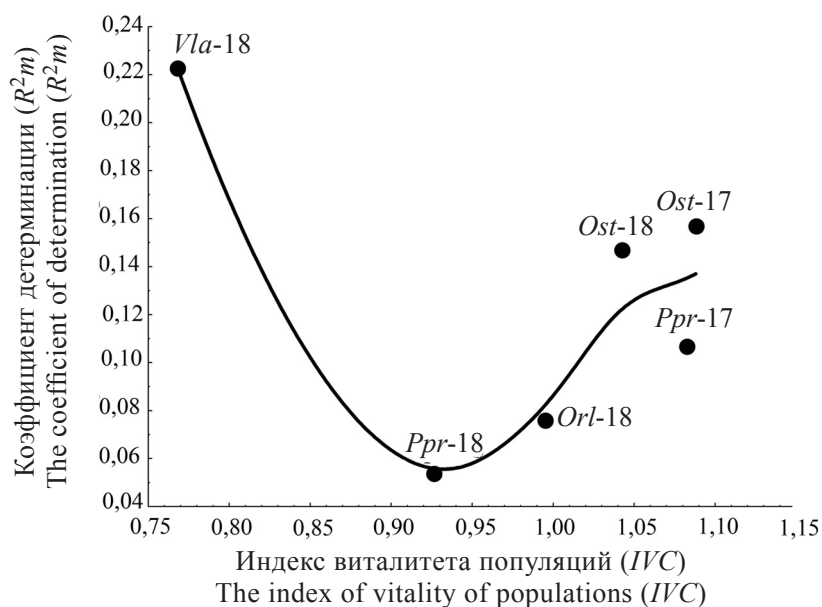


Рис 5. Онтогенетическая стратегия *Delphinium litwinowii*
 Fig 5. Ontogenetic strategy *Delphinium litwinowii*

тающий стресс усиливает детерминированность в развитии морфоструктур *D. litwinowii*. Так, наибольшее значение коэффициента детерминации отмечено в ЦП из Воронежской области, окрестности с. Владимировка. В то же время именно этой ценопопуляции соответствует наименьшее значение индекса виталитета, что говорит о наименее благоприятных условиях произрастания.

Благодарности

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

Список литературы

1. Заугольнова Л. Б., Жукова Л. А., Комаров А. С. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. 184 с.
2. Злобин Ю. А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1989. 146 с.
3. Агафонов В. А. Роды *Vincetoxicum* Wolf и *Delphinium* L. во флоре Центрального Черноземья // Состояние и проблемы экосистем среднерусской лесостепи: тр. Биол. учеб.-науч. центра ВГУ «Веневитиново». Вып. 19. Воронеж, 2005. С. 137–140.
4. Агафонов В. А. Степные, кальцефильные, псаммофильные и галофильные эколого-флористические ком-



- плексы бассейна Среднего Дона : их происхождение и охрана. Воронеж : Воронеж. гос. ун-т, 2006. 250 с.
5. Цвелев Н. Н. О некоторых родах семейства лютиковых (Ranunculaceae) в Восточной Европе // Бот. журн. 1996. Т. 81, № 12. С. 112–122.
 6. Цвелев Н. Н. Род 10. Живокость – *Delphinium* L. // Флора Восточной Европы / под ред. Н. Н. Цвелева. СПб. : Мир и семья ; Изд-во СПХФА, 2001. Т. 10. С. 66–74.
 7. Агафонов В. А. Живокость Литвинова *Delphinium litwinowii* Sambuk // Красная книга Воронежской области : в 2 т. Т. 1. Растения. Лишайники. Грибы / науч. ред. В. А. Агафонов. Воронеж : МОДЭК, 2011. С. 171–172.
 8. Чистякова А. А. Живокость клиновидная *Delphinium cuneatum* Stev. ex DC // Красная книга Пензенской области. Т. 1. Растения и грибы / науч. ред. А. И. Иванов. Пенза : Пенз. правда, 2002. С. 186.
 9. Усова Г. С. Живокость клиновидная *Delphinium cuneatum* Stev. ex DC. // Красная книга Тамбовской области: Растения, лишайники, грибы / Г. С. Усова, В. А. Агафонов [и др.]. Тамбов : ИЦ Тамбовполиграфиздат, 2002. С. 135.
 10. *The Plant List*. URL: <http://www.theplantlist.org/tpl1.1/record/kew-2760002> (дата обращения: 01. 04. 2019).
 11. Федоров Н. И. Род *Delphinium* L. на Южном Урале: экология, популяционная структура и биохимические особенности. Уфа: Гилем, 2003. 149 с.
 12. Злобин Ю. А. Популяционная экология растений : современное состояние, точки роста. Сумы : Универ. книга, 2009. 263 с.
 13. Лакин Г. Ф. Биометрия : учеб. пособие для биол. спец. вузов. 4-е изд. М. : Высш. шк., 1990. 352 с.
 14. Hammer O., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: Palaeontological Statistics software package for education and data analysis // Palaeontological Electronica. 2001. Vol. 4. P. 1–9.
 15. Новаковский А. Б. Обзор современных программных средств, используемых для анализа геоботанических данных // Растительность России. 2006. № 9. С. 86–96.
 16. Заугольнова Л. Б., Браславская Т. Ю. Методические подходы к экологической оценке лесного покрова в бассейне малой реки. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2010. 383 с.
 17. Пархоменко В. М., Кашин А. С. Состояние ценопопуляции *Hypericum perforatum* L. в Саратовской области : изменчивость морфометрических признаков и стратегия выживания // Растительные ресурсы. 2011. Т. 47, вып. 4. С. 1–18.
 18. Ростова Н. С. Корреляции: структура и изменчивость. СПб. : Изд-во С.-Петербург. ун-та, 2002. 308 с.
 19. Мамаев С. А., Чуйко Н. М. Индивидуальная изменчивость признаков листьев у дикорастущих видов костяники // Индивидуальная эколого-географическая изменчивость растений. Свердловск : УрНЦ АН СССР, 1975. С. 114–118.
 20. Ишбирдин А. Р., Ишмуратова М. М., Жирнова Т. В. Стратегии жизни ценопопуляции *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. на территории Башкирского государственного заповедника // Вестн. Нижегород. ун-та им. Н. И. Лобачевского. Сер. Биология. 2005. Вып. 1. С. 85–98.
 21. Ишбирдин А. Р., Ишмуратова М. М. Адаптивный морфогенез и эколого-ценотические стратегии выживания травянистых растений // Методы популяционной биологии : сб. материалов VII Всерос. популяционного семинара (Сыктывкар, 16–21 февраля 2004 г.). Сыктывкар, 2004. Ч. 2. С. 113–120.

Образец для цитирования:

Богослов А. В., Кашин А. С., Шилова И. В., Крицкая Т. А., Пархоменко А. С., Гребенюк Л. В. Виталитетная структура и онтогенетическая стратегия *Delphinium litwinowii* (Ranunculaceae) // Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. Сер. Химия. Биология. Экология. 2019. Т. 19, вып. 3. С. 295–304. DOI: <https://doi.org/10.18500/1816-9775-2019-19-3-295-304>

Vitality Structure and Ontogenetic Strategy of *Delphinium litwinowii* (Ranunculaceae)

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

Artem V. Bogoslov, <https://orcid.org/0000-0002-2248-1285>, Saratov State University, 83 Astrakhanskaya St., Saratov 410012, Russia, dandelioncave@mail.ru

Alexandr S. Kashin, <https://orcid.org/0000-0002-2342-2172>, Saratov State University, 83 Astrakhanskaya St., Saratov 410012, Russia, kashinas2@yandex.ru

Irina V. Shilova, <https://orcid.org/0000-0002-9828-4229>, Saratov State University, 83 Astrakhanskaya St., Saratov 410012, Russia, schiva1952@yandex.ru

Tatyana A. Kritskaya, <https://orcid.org/0000-0003-0181-3022> Saratov State University, 83 Astrakhanskaya St., Saratov 410012, Russia, kriczkaya.tatyana@mail.ru

Alena S. Parhomenko, <https://orcid.org/0000-0002-9948-7298>, Saratov State University, 83 Astrakhanskaya St., Saratov 410012, Russia, parkhomenko_as@mail.ru

Liudmila V. Grebenyuk, <https://orcid.org/0000-0003-0812-8861>, Saratov State University, 83 Astrakhanskaya St., Saratov 410012, Russia, grebenuk2@yandex.ru

The article presents the results of a study of the vitality structure of four *Delphinium litwinowii* Sambuk coenopopulations from the Penza, Tambov and Voronezh regions in the period from 2017 to 2018. The most northern coenopopulation from Penza region in 2017 showed the strongest vitality, while the weakest was the Voronezh' coenopopulation, located to the south, near the village of Vladimirovka. Most of the coenopopulations over the observation period are rated as prosperous; coenopopulation from the vicinity of the village of Vladimirovka is defined as depressive. The index of dimensional plasticity of *D. litwinowii* is rather low – 1,42. In *D. litwinowii*, with an increase of stress, there is first a weakening, and then an increase in interdependence in the development of plant structures – in other words, there is an alternation of the stress and protective component in the ontogenetic strategy.

Keywords: *Delphinium litwinowii*, rare species, morphometry, correlation, vitality.

Acknowledgements: This work was supported by the Russian Foundation for Basic Research (project No. 18-34-00061).



References

1. Zaugol'nova L. B., Zhukova L. A., Komarov A. S. *Cenopulyacii rasteniy (ocherki populyacionnoy biologii)* [Plant cenopopulations (population biology essays)]. Moscow, Nauka Publ., 1988, 184 p. (in Russian).
2. Zlobin Yu. A. *Principy i metody izucheniya cenoticheskikh populyaciy rasteniy* [Principles and methods of studying coenotic plant populations]. Kazan, Izd-vo Kazan. un-ta, 1989, 146 p. (in Russian).
3. Agafonov V. A. Rody *Vincetoxicum* Wolf i *Delphinium* L. vo flore Central'nogo Chernozem'ya [Genera *Vincetoxicum* Wolf and *Delphinium* L. in the flora of the Central Chernozemie]. *Sostoyanie i problemy ekosistem srednerusskoy lesostepi: Tr. Biol. ucheb.-nauch. centra VGU «Venevitinovo»* [Proceedings of the biological educational and scientific center "Venevitinovo" Voronezh State University]. Voronezh, 2005, iss. 19, pp. 137–140 (in Russian).
4. Agafonov V. A. *Stepnye, kal'cefil'nye, psammofil'nye i galofil'nye ekologo-floristicheskie komplekсы basseyna Srednego Dona: ikh proiskhozhdenie i ohrana* [Steppe, calcephilic, psammophilic and halophilic eco-floristic complexes of the Middle Don basin: their origin and protection]. Voronezh, Voronezh State University, 2006, 250 p. (in Russian).
5. Tzvelev N. N. O nekotorykh rodakh semeystva lyutikovykh (Ranunculaceae) v Vostochnoy Evrope [On some genera of the family Ranunculaceae in Eastern Europe]. *Botanicheskiy Zhurnal*, 1996, vol. 81, no. 12, pp. 112–122 (in Russian).
6. Tzvelev N. N. *Rod 10. Zhivokost' – Delphinium L.* [Larkspur – *Delphinium* L.]. *Flora Vostochnoy Evropy*. T. 10 [Flora of Eastern Europe]. Ed. by N. N. Tzvelev. St. Petersburg, Mir i sem'ya Publ.; Izd-vo SPHFA, 2001, vol. 10 pp. 66–74 (in Russian).
7. Agafonov V. A. Zhivokost' Litwinova *Delphinium litwinowii* Sambuk [Larkspur Litwinova *Delphinium litwinowii* Sambuk]. *Krasnaya kniga Voronezhskoy oblasti. T. 1. Rasteniya. Lishayniki. Griby: v 2 t.* [The Red Book of the Voronezh region: in 2 vols. Vol. 1. Plants. Lichens. Mushrooms]. Sci. ed. V. A. Agafonov. Voronezh, MODEK, 2011, pp. 171–172 (in Russian).
8. Chistyakova A. A. Zhivokost' klinovidnaya *Delphinium cuneatum* Stev. ex DC. [Larkspur wedge-shaped *Delphinium cuneatum* Stev. ex DC.]. *Krasnaya kniga Penzenskoy oblasti. T. 1. Rasteniya i griby. Nauch. red. A. I. Ivanov* [The Red Book of the Penza region. Vol. 1. Plants and mushrooms. Sci. ed. A. I. Ivanov]. Penza, Penzenskaya Pravda Publ., 2002. p. 186. (in Russian).
9. Usova G. S. Zhivokost' klinovidnaya *Delphinium cuneatum* Stev. ex DC [Larkspur wedge-shaped *Delphinium cuneatum* Stev. ex DC]. *Krasnaya kniga Tambovskoy oblasti: Rasteniya, lishayniki, griby* [The Red Book of the Tambov region: Plants, lichens, mushrooms]. Usova G. S., Agafonov V. A. [et. al.]. Tambov, ITs Tambovpoligrafizdat, 2002, p. 135 (in Russian).
11. Fedorov N. I. Rod *Delphinium* L. na Yuzhnom Urale: ekologiya, populyacionnaya struktura i biohimicheskie osobennosti [The genus *Delphinium* L. in the Southern Urals: ecology, population structure and biochemical features]. Ufa, Gilem Publ., 2003. 149 p. (in Russian).
12. Zlobin Yu. A. *Populyacionnaya ekologiya rasteniy: sovremennoe sostoyanie, točki rosta* [Population ecology of plants: current state, points of growth]. Sumy, Universitetskaya kniga Publ., 2009. 263 p. (in Russian).
13. Lakin G. F. *Biometriya* [Biometrics]. Moscow, Vysshaya shkola Publ., 1990. 352 p. (in Russian).
14. Hammer O., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: Palaeontological Statistics software package for education and data analysis. *Palaeontological Electronica*, 2001, vol. 4, pp. 1–9.
15. Novakovskiy A. B. A review of the modern programs for the geobotanical analysis. *Vegetation of Russia*, 2006, no. 9, pp. 86–96 (in Russian).
16. Zaugol'nova L. B., Braslavskaya T. Yu. *Metodicheskie podhody k ekologicheskoy otsenke lesnogo pokrova v basseyne maloy reki* [Methodical approaches to the environmental assessment of forest cover in the basin of a small river]. Moscow, KMK Scientific Press Ltd., 2010. 383 p. (in Russian).
17. Parhomenko V. M., Kashin A. S. Sostoyanie cenopulyatsiy *Hypericum perforatum* L. v Saratovskoy oblasti: izmenchivost' morfometricheskikh priznakov i strategiya vyzhivaniya [The state of coenopopulations of *Hypericum perforatum* L. in the Saratov region: variability of morphometric characteristics and survival strategy]. *Rastitel'nye resursy*, 2011, vol. 47, no. 4, pp. 1–18 (in Russian).
18. Rostova N. S. *Korrelyatsii: struktura i izmenchivost'* [Correlations: structure and variability]. St. Petersburg, Izd-vo S.-Peterb. un-ta, 2002. 308 p. (in Russian).
19. Mamaev S. A., Chujko N. M. Individual'naya izmenchivost' priznakov list'ev u dikorastushchih vidov kostyaniki [The individual variability of the characteristics of the leaves of wild species of stone bramble]. In: *Individual'naya ekologo-geograficheskaya izmenchivost' rasteniy* [Individual ecological and geographical variability of plants]. Sverdlovsk, UrNC AN SSSR, 1975, pp. 114–118 (in Russian).
20. Ishbirdin A. R., Ishmuratova M. M., Zhirnova T. V. Strategii zhizni cenopulyacii *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. na territorii Bashkirskogo gosudarstvennogo zapovednika [Life strategies of coenopopulation *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. on the territory of the Bashkir State Reserve]. *Vestnik of Lobachevsky University of Nizhni Novgorod. Ser. Biology*, 2005, vol. 1, pp. 85–98 (in Russian).
21. Ishbirdin A. R., Ishmuratova M. M. Adaptivnyy morfogenez i ekologo-cenoticheskie strategii vyzhivaniya travyanistykh rasteniy [Adaptive morphogenesis and ecological-cenotic strategies for the survival of herbaceous plants]. *Metody populyacionnoy biologii: sb. materialov VII Vseros. populyatsionnogo seminar (Syktyvkar, 16–21 fevralya 2004 g.)* [Methods of population biology. Collection of materials of the VII All-Russian population biology workshop (Syktyvkar, February 16–21, 2004)]. Syktyvkar, 2004, part 2, pp. 113–120 (in Russian).

Cite this article as:

Bogoslov A. V., Kashin A. S., Shilova I. V., Kritskaya T. A., Parhomenko A. S., Grebenyuk L. V. Vitality Structure and Ontogenetic Strategy of *Delphinium litwinowii* (Ranunculaceae). *Izv. Saratov Univ. (N. S.), Ser. Chemistry. Biology. Ecology*, 2019, vol. 19, iss. 3, pp. 295–304 (in Russian). DOI: <https://doi.org/10.18500/1816-9775-2019-19-3-295-304>