

На правах рукописи

Сушенцов Олег Евгеньевич

СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ СОСТАВ, ХОРОЛОГИЯ И  
СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ВИДОВ РОДА *PULSATILLA*  
MILL. (RANUNCULACEAE JUSS.) В УРАЛЬСКОМ  
РЕГИОНЕ

03.00.05 – ботаника

Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Казань, 2008

Работа выполнена в Ботаническом саду УрО РАН

Научный руководитель:

д.б.н. Стародубцев В.Н

Научный консультант:

член-корр. РАН Мамаев С.А

Официальные оппоненты: доктор биологических наук,  
профессор  
Готов Николай Васильевич

доктор биологических наук,  
профессор  
Науменко Николай Иванович

Ведущая организация: Башкирский государственный  
университет

Защита состоится 13 ноября 2008 г. в 14 часов 30 минут на  
заседании диссертационного совета ДМ 212.081.19 при  
Казанском государственном университете по адресу: 420008, г.  
Казань, ул. Кремлевская, д. 18, ауд. 207в гл. здания.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Казанского  
государственного университета.

Автореферат разослан «\_\_\_» \_\_\_\_\_ 2008 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета  
к.б.н., доцент



Зелеев Р.М.

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность темы.** В решении фундаментальной проблемы сохранения и восстановления биологического разнообразия растительного мира Урала, рационального использования его генетического потенциала в ряду первоочередных выделяется задача сохранения генофонда наиболее уязвимых элементов региональной флоры – редких и исчезающих видов растений. Среди них особое место занимают растения, представляющие хозяйственный интерес – пищевые, лекарственные, декоративные и др. Именно их популяции и особенно те, которые обитают близ населенных пунктов, чаще всего несут невосполнимые генетические потери из-за катастрофического сокращения численности вследствие бесконтрольного массового изъятия особей населением и изменения мест произрастания в результате рекреационной нагрузки и хозяйственной деятельности человека.

На Урале к таким растениям относятся представители рода Прострел (*Pulsatilla* Mill.) из семейства Лютиковых (Ranunculaceae Juss.).

В значительной мере затрудняет разработку эффективных мер по охране прострелов отсутствие в литературе достаточно полных и таксономически надежных сведений о специфике их распространения в регионе.

Традиционно для Урала указывались два редких в регионе краснокнижных вида, нуждающихся в охране (Редкие и исчезающие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране, 1981; Горчаковский, Шурова, 1982; Красная книга Башкирской АССР, 1984; Красная книга Среднего Урала, 1996): *Pulsatilla patens* Mill. и *P. uralensis* (Zämel) Tzvel. В последнее время вопрос о таксономической принадлежности популяций уральских прострелов стал предметом дискуссии. Так, в сводке «Флора Восточной Европы» (2001) для Урала указываются уже не два, а четыре вида прострелов.

До сих пор остается практически не изученной изменчивость прострелов Урала, хотя ряд авторов (Сергиевская, 1964; Павлова, 1990, Цвелев, 2001) отмечали их значительный полиморфизм, существование многих переходных по своим признакам форм, происхождение которых связывали с возможностью интрогрессивной гибридизации прострелов в регионе. Однако каких-либо конкретных материалов по данному вопросу до сих пор не получено, хотя они могли бы в значительной степени способствовать решению спорных вопросов систематики прострелов.

**Цель работы** - изучение видового состава, хорологии и структуры популяций прострелов на Урале на основе морфологических признаков.

Для выполнения работы были поставлены следующие задачи:

1. Уточнить таксономическую принадлежность популяций прострелов на Урале.

2. Изучить распространение различных видов рода *Pulsatilla* в уральском регионе.

3. Изучить внутри- и межвидовую изменчивость рода *Pulsatilla*.

4. Провести критический анализ признаков, имеющих таксономическое значение, для выявления наиболее информативных для разграничения видов Уральского региона.

**Научная новизна и теоретическая значимость.** Впервые проведено изучение систематики прострелов на протяжении большей части уральского региона на основе популяционного подхода. Уточнен видовой состав и границы распространения видов. На основе изучения изменчивости выявлена структура популяций в пределах видов.

**Связь работы с плановыми исследованиями.** Исследования выполнялись в рамках темы НИР лаборатории интродукции травянистых растений БС УрО РАН «Хорология,

систематика и охрана генофонда растений Урала» (№ гос. регистрации 01200103353).

**Практическая ценность.** Результаты исследований позволяют уточнить видовой состав уральских прострелов, выявить центры многообразия, что дает возможность разработать наиболее эффективные меры охраны данной группы растений и выявить популяции, наиболее перспективные для интродукции и введения в культуру.

**Положения, выносимые на защиту:**

1. В Уральском регионе произрастают популяции двух видов прострелов: *Pulsatilla patens* Mill. и *P. uralensis* (Zāmels) Tzvel. По границе ареалов вышеназванных видов располагается полоса переходных популяций.

2. Изученные виды характеризуются значительной изменчивостью. В пределах видов выявляются группы популяций, имеющие различную географическую приуроченность и различающиеся на основании морфологических признаков.

3. Несмотря на значительное перекрытие пределов значений признаков, наблюдаются значимые различия по всем признакам, используемым как диагностические для изучаемой секции.

4. Показана неэффективность признаков частоты встречаемости растений с черешочками долей листа. Предложено использование метода численной оценки степени изрезанности листовой пластинки, ранее не применявшегося для данной группы. Предложен новый качественный признак «окраска опушения генеративных побегов».

**Апробация работы.** Результаты работы были представлены и доложены на II молодежной конференции «Исследования молодых ботаников Сибири» (Новосибирск, 2004); на XV Коми республиканской молодежной конференции (Сыктывкар, 2004); на Всероссийской научной конференции «Принципы и способы сохранения

биоразнообразия» (Йошкар-Ола, 2004); на конференциях молодых ученых ИЭРиЖ (Екатеринбург, 2004, 2005, 2006); на Молодежном научном семинаре «Биоразнообразии природных и антропогенных экосистем» (Екатеринбург, 2004); на Международной конференции «Изучение флоры Восточной Европы: достижения и перспективы» (Санкт-Петербург, 2005); на VIII и IX Всероссийских популяционных семинарах (Нижний Новгород, 2005; Уфа, 2006); на I (IX) Международной конференции молодых ботаников в Санкт-Петербурге (Санкт-Петербург, 2006); на конференции Демидовские чтения на Урале (Екатеринбург, 2006), на V Всероссийской научно-практической конференции «Зыряновские чтения – 2007» (Курган, 2007).

**Личный вклад автора.** Автором проведены сборы и гербаризация растений во всех изученных популяциях, измерение собранных образцов, анализ и статистическая обработка материала.

**Структура и объем диссертации.** Рукопись состоит из введения, 4 глав, заключения, выводов и списка использованной литературы. Диссертация изложена на 107 листах машинописного текста, содержит 41 таблицу, 18 рисунков. Список литературы включает 140 источников, в том числе 13 на иностранных языках.

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

**Введение.** Сформулирована актуальность и новизна проведенного исследования, обоснованы и поставлены цели и задачи работы.

### Глава 1. Общая характеристика изучаемых видов

#### 1.1 Понятие вида в современной биологии.

Обобщены взгляды разных авторов на понятие «вид». Сформулированы основные сложности, связанные с разграничением видов растений на практике.

**1.2 Проблемы систематики дивергирующих таксонов.** Рассматриваются случаи таксонов промежуточного

ранга между видовым и подвидовым, сложности, возникающие при исследовании подобных таксонов и пути решения возникших проблем разными авторами.

### **1.3 Роль интрогрессивной гибридизации.**

Интрогрессивная гибридизация широко распространена среди высших растений. Однако, существуют географические области, где доля видов, входящих в гибридогенные комплексы, повышена в силу исторических причин. Одним из таких районов является Урал, где в послеледниковое время встретились западные и восточные формы видов доледникового периода, длительное время разделенные ледником. За период изоляции географические формы достигли разной степени дивергенции, нередко соответствующей уровню вида. Одним из подобных гибридогенных комплексов, возникших в послеледниковое время, является комплекс *P. patens*.

### **1.4 Обзор видов прострелов Уральского региона.**

Обобщены литературные данные о видовом составе и распространении прострелов в пределах уральского региона. Отмечено, что включение *P. ambigua* в список видов прострелов Уральского региона осуществляется на основе единственного образца, для которого в качестве места сбора указано: «Пермская обл., окр. г. Кунгара, Спасская гора».

### **1.5 Положение изучаемых видов в системе рода.**

Приведена историография (1818–2001 гг.) изучения систематики рода *Pulsatilla* Mill. в целом и секции *Patentes* Aichele et Schweg., к которой относятся изучаемые виды. Отмечено различие взглядов разных авторов на систематику секции *Patentes*. Большинство авторов (Юзепчук, 1937; Ворошилов, 1966; Петровский, 1971; Положский, Ревердатто, 1976; Тимонина, 1993; Луферов, Стародубцев, 1995; Цвелев, 2001 и др.) придерживаются мнения о необходимости разделения *P. patens* s.l. на отдельные виды. Ряд авторов (Крылов, 1931; Попов, 1957; Сергиевская, 1964; Пешкова, 1979;

Павлова, 1990) считают выделение отдельных видов необоснованным и воспринимают всю секцию *Patentes Aichele et Schweg.* как единый вид *P. patens* s.l., включающий значительное число таксонов подвидового ранга.

### **1.6 Морфологическое описание изучаемых видов.**

Приводится обобщенное морфологическое описание видов прострелов уральского региона. Обсуждаются различия в описании видов разными авторами.

**1.7 Ареалы и экология изучаемых видов.** Приводятся данные о распространении видов прострелов. Дается краткая характеристика типичных мест произрастания.

**1.8 Хозяйственное значение и охрана.** Приводятся данные об использовании прострелов в качестве лекарственных и декоративных растений. Обсуждаются вопросы охраны этих растений, внесенных во все региональные Красные книги уральского региона.

## **Глава 2. Краткая характеристика района и методов исследования**

**2.1. Характеристика района исследования.** Работа проводилась на территории Южного, Среднего и Северного Урала. В природном отношении рассматриваемая территория неоднородна. Отдельные части ее относятся к трем природным странам: Русской равнине, Уралу и Западно-Сибирской равнине (Борисевич, 1968). Климатические условия района исследования отличаются значительным разнообразием, что, по мнению К.В. Кувшиновой (1968), обусловлено большой протяженностью территории с севера на юг и значительными абсолютными и относительными высотами поверхности, а также сильной расчлененностью рельефа. По степени континентальности климат территории, прилегающей к Уралу с запада, может быть охарактеризован как умеренно континентальный, а расположенных восточнее регионов – почти всюду как резко континентальный. Исследования проводились в пределах таежной (бореальной),

широколиственнолесной (неморальной), лесостепной и степной ботанико-географических зон и их горных аналогов (Горчаковский, 1968).

**2.2. Материалы и методы.** Сбор материала проводился в 26 популяциях в 2003-2005 годах на территории Южного, Среднего и Северного Урала. В одной из популяций, в районе города Усть-Катав, сбор материала производился дважды – в 2004 и 2005 году. В каждой популяции производилась гербаризация генеративных побегов в период цветения в мае – начале июня и гербаризация вегетативных органов в период плодоношения в конце июня – начале июля, что связано с неодновременностью развития вегетативных и генеративных органов у изучаемых видов. Для исследования брали только растения в генеративном периоде. В том случае, если в популяции встречались растения с различной окраской цветка, проводилось маркирование растений.

Всего было исследовано 676 растений, из них 619 растений, для которых известны признаки и вегетативных, и генеративных органов. С каждого растения, в зависимости от виталитета, измерялось от 2 до 5 листьев. Таким образом, всего было измерено 2319 листьев, из них 2128 с растений, для которых известны признаки генеративных органов.

Проводилось изучение шести признаков: окраска цветка, число зубцов на листе, ширина конечной дольки листа, наличие черешочков центральной доли, наличие черешочков боковых долей, форма листа.

Измерение всех признаков листа проводилось на гербарном материале. Лист сканировался, и измерения проводились на электронном изображении с помощью программы SIMAGIS MesoPlant. Для установки масштаба использовалась миллиметровая бумага, сканируемая вместе с листом.

Для более корректного описания степени рассеченности листа использовалось количественное описание формы листа,

которая определялась как отношение периметра круга, эквивалентного площади листа, к периметру листа:

$$F = \frac{2 \cdot \sqrt{\pi \cdot S}}{P},$$

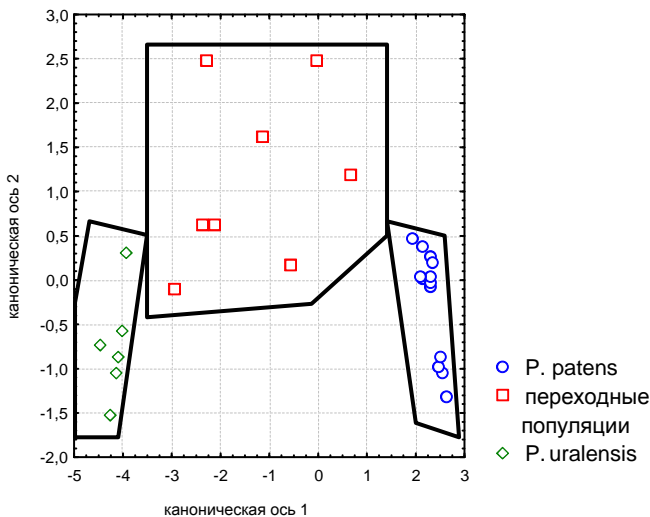
где S - площадь, P - периметр листа.

Для данной группы растений количественное определение формы листа применяется впервые.

Статистическую обработку материалов проводили с использованием дискриминантного, дисперсионного, кластерного анализа, t-критерия Стьюдента и критерия однородности хи-квадрат (Sokal, Rohlf, 1995).

### Глава 3. Структура популяций прострелов

**3.1. Дифференциация изучаемых популяций.** Все изученные популяции прострелов по совокупности признаков при дискриминантном анализе распадаются на три группы (рис. 1).



Одну группу составляют популяции, которые на основании набора признаков можно идентифицировать как *P. patens*, другую - как *P. uralensis*. На границе ареалов популяции имеют промежуточные значения признаков и не могут быть идентифицированы с каким-либо видом.

Наблюдаются различия в географическом распространении видов. Популяции *P. patens* располагаются в Оренбургской области, республике Башкортостан, в южной и западной частях Челябинской области. Популяции *P. uralensis* встречаются на большей части Челябинской области, в Свердловской и Пермской областях. Переходные популяции располагаются по границе между популяциями «чистых» видов примерно по линии Карталы – Магнитогорск – Сатка. Ширина зоны переходных популяций в Северной части Южного Урала (г. Усть – Катав – г. Бердяуш) составляла около 60 км.

Различия между видами по комплексу признаков статистически значимы. В то же время наблюдается значительное перекрытие диапазонов значений признаков у разных видов (табл. 1).

Наибольшие различия наблюдаются между *P. patens* и *P. uralensis*, значимо различающиеся по всем изученным признакам. Переходные популяции значимо не отличаются от *P. patens* ни по одному признаку, однако отличия по комплексу признаков статистически значимы ( $p < 10^{-20}$  при включении в дискриминантный анализ признаков окраска цветка и наличие черешочков долей и  $p = 0,0198$  при включении только количественных признаков). В целом, полученные данные свидетельствуют в пользу мнения о необходимости разделения секции *Patentes* на отдельные таксоны и выделения *P. patens* и *P. uralensis* в ранге видов.

Таблица 1

## Значения признаков в популяциях прострелов

Параметр	Популяции <i>P. patens</i>	Переходные популяции	Популяции <i>P. uralensis</i>
Окраска цветка			
Окраска околоцветника	синяя	синяя, желтая, белая, розовая	желтая
Число зубцов на листе			
Среднее	22,4±0,29	23,8 ± 0,42	33,4 ± 0,73
95-% доверительный интервал среднего	21,8 - 23,0	22,9 - 24,6	31,9 - 34,8
Медиана	21,3	23,0	31,6
Пределы изменчивости	13,5 - 43,5	14,0 - 39,5	15,5 - 64,7
1-й – 3-й квартили	18,4 - 25,0	20,0 - 26,7	27,8 - 39,0
Ширина конечной дольки листа			
Среднее	0,36 ± 0,005	0,37 ± 0,007	0,28±0,007
95-% доверительный интервал среднего	0,35 - 0,37	0,35 - 0,38	0,27 - 0,29
Медиана	0,36	0,36	0,28
Пределы изменчивости	0,17 - 0,82	0,18 - 0,73	0,14 - 0,57
1-й – 3-й квартили	0,30 - 0,42	0,31 - 0,42	0,22 - 0, 33
Форма листа			
Среднее	0,20 ± 0,001	0,19 ± 0,002	0,16±0,002
95-% доверительный интервал среднего	0,19 - 0,20	0,18 - 0,20	0,16 - 0,17
Медиана	0,20	0,19	0,16
Пределы изменчивости	0,13 - 0,28	0,13 - 0,31	0,10 - 0,25
1-й – 3-й квартили	0,18 - 0,21	0,17 - 0,20	0,14 - 0,18
Частота растений с черешочком центральной доли, %			
Среднее	39	56	70
Пределы изменчивости	8 – 77	4 – 83	23 – 100
Объем выборки	332	147	140

Перекрытие диапазонов значений признаков создает значительные трудности для разграничения видов и, соответственно, определения видовой принадлежности конкретной особи. Единственным выходом в подобной ситуации является взятие выборок из популяций, а не отдельных особей, и анализ комплекса признаков.

С учетом такого подхода можно уточнить критерии для определения видовой принадлежности конкретных образцов, собранных в уральском регионе. Ведущими, несомненно, являются признаки окраска цветка, число зубцов на листе, форма листа, а также ширина конечной дольки листа (табл. 2).

Таблица 2

Признаки, предлагаемые для разграничения видов

Признак	<i>P. patens</i>	<i>P. uralensis</i>
Окраска цветков	синяя	желтая
Число зубцов на листе	< 26	> 26
Ширина конечных долек листа	3-4 мм	2-3 мм
Форма листа	< 0,18	> 0,18

**3.2. Феномен переходных популяций.** Переходные популяции неоднородны, они включают растения с синей, желтой и белой окраской цветка. Статистически значимых различий между синецветковыми растениями переходных популяций и *P. patens* не обнаружено ( $p=0,93$ ), в то же время желтоцветковые растения значимо отличаются от *P. uralensis*. При проведении кластерного анализа на основе расстояния Махаланобиса белоцветковые растения переходных популяций оказываются ближе к желтоцветковым растениям, а *P. uralensis* образует обособленный кластер.

При рассмотрении отдельных признаков не наблюдается значимых различий между группами растений с

разной окраской цветка в переходных популяциях ни по одному признаку, по комплексу признаков различия также не значимы. Кроме того, *P. uralensis* отличается от всех групп переходных популяций почти по всем признакам, в то время как для *P. patens* различия по всем признакам не значимы.

Наличие значимых различий между желтоцветковыми растениями переходных популяций и *P. uralensis*, а также появление нового типа окраски – белой, заставляет предположить протекание процессов гибридизации с образованием первого поколения гибридов, что является типичной ситуацией для рода в целом и наблюдается на границах ареалов практически всех видов прострелов (Стародубцев, 1996; Цвелёв, 2001).

**3.3. Структура популяций *P. patens*.** При рассмотрении популяций *P. patens*, было обнаружено, что они разделяются на 3 группы, имеющие определенные области распространения. Наиболее обособленной является южная группа популяций, произрастающая в южной части Южного Урала на территории Оренбургской области. Северо-западная группа произрастает на западном макросклоне северной части Южного Урала. А промежуточная между ними восточная группа – на восточном макросклоне центральной части Южного Урала. Группы популяций статистически значимо различаются не только по комплексу, но и по отдельным признакам. Так, южные популяции отличаются узкой конечной долькой листа, а северо-западные – большим числом зубцов на листе. Кроме того, наблюдаются значимые различия по форме листа между южной и западной группами популяций. Восточная группа популяций по форме листа значимо не отличается ни от южной, ни от северо-западной групп популяций. В целом, восточная группа популяций обладает «базовым» набором признаков, не имея ни одного признака, по которому она значимо отличалась бы сразу от двух других групп.

**3.4. Структура переходных популяций.** Переходные популяции неоднородны и на основании анализа признаков также разделяются на две географически разобщенные группы: северная группа популяций располагается в северной части Южного Урала на границе Челябинской области и республики Башкортостан, а южная группа – в центральной части Южного Урала на территории Челябинской области.

Статистически значимые различия между группами переходных популяций, на основании критерия однородности хи-квадрат, наблюдаются по соотношению растений с различной окраской цветка ( $p=2,9 \times 10^{-5}$ ): в южной группе преобладают растения с белой окраской цветка, а в северной с желтой.

Группы переходных популяций различаются не только соотношением растений с разной окраской цветка. Все формы по окраске цветка двух групп значимо различаются по комплексу признаков ( $p = 6 \times 10^{-3}$  для синецветковых растений,  $p = 2 \times 10^{-6}$  для желтоцветковых и  $p = 3 \times 10^{-8}$  для белоцветковых). Кроме того, наблюдаются значимые различия для желтоцветковых растений по числу зубцов на листе и ширине конечной дольки листа, а также для белоцветковых по ширине конечной дольки листа.

**3.5. Структура популяций *P. uralensis*.** Популяции *P. uralensis* также распадаются на две группы, но в отличие от *P. patens* и переходных популяций, определить географические границы групп популяций не представляется возможным, что, вероятно, связано с меньшим числом обследованных популяций. Группы значимо различаются по комплексу признаков, кроме того, наблюдаются значимые различия по признакам ширина конечной дольки листа и форма листа. Различия по признаку число зубцов на листе не значимы.

## **Глава 4. Изменчивость морфологических признаков видов рода *Pulsatilla* на Урале**

При рассмотрении изменчивости прострелов мы придерживались схемы изучения и классификации форм изменчивости, разработанных С.А. Мамаевым (1972, 1973), несколько модифицировав ее. У видов рода *Pulsatilla* нами были выявлены следующие формы изменчивости: эндогенная, индивидуальная, изменчивость в пределах групп популяций, изменчивость между группами популяций. Выявление вклада различных форм изменчивости в общую дисперсию проводилось методом иерархического дисперсионного анализа.

### **4.1. Изменчивость числа зубцов на листе.**

Наибольшая доля дисперсии приходится на индивидуальную (34%), эндогенную (28%) и межвидовую (28%) компоненты.

На основании значений средних взвешенных коэффициентов вариации индивидуальную изменчивость можно охарактеризовать как повышенную, межвидовую и эндогенную как среднюю, изменчивость между группами популяций как низкую, а изменчивость в пределах групп популяций как очень низкую.

Было обнаружено, что уровень изменчивости неодинаков у разных видов. Наибольшими значениями эндогенной и индивидуальной изменчивости характеризуется *P. uralensis* ( $16,9\% \pm 0,91\%$  и  $25,2\% \pm 1,68\%$ ), наименьшие у *P. patens* ( $13,5\% \pm 0,43\%$  и  $20,4\% \pm 0,69\%$ ), а переходные популяции занимают промежуточное положение ( $15,2\% \pm 0,61\%$  и  $20,6\% \pm 1,24\%$ ).

### **4.2. Изменчивость ширины конечной дольки листа.**

Для признака ширина конечной дольки листа наибольшая доля общей дисперсии приходится на эндогенную изменчивость (48%), меньше на индивидуальную (26%) и изменчивость между группами популяций (22%).

В целом индивидуальную изменчивость можно охарактеризовать как повышенную, межвидовую и

эндогенную как среднюю, между группами популяций как низкую, а в пределах групп популяций как очень низкую.

В отличие от признака число зубцов на листе для ширины конечной дольки не наблюдается значимых различий уровня эндогенной изменчивости между видами. В то же время уровень индивидуальной изменчивости ширины конечной дольки листа у *P. patens* наименьший ( $18,3\% \pm 0,60\%$ ), у *P. uralensis* и в переходных популяциях наибольший ( $18,8\% \pm 1,07\%$  и  $18,7\% \pm 0,68\%$  соответственно).

**4.3. Изменчивость формы листа.** Распределение дисперсии признака форма листа по формам изменчивости, также как и у остальных признаков, неоднородно. Подавляющая доля дисперсии приходится на эндогенную (60%), значительно меньше на индивидуальную (24%) и межвидовую (12%), и незначительное количество на изменчивость между и внутри групп популяций.

Уровень индивидуальной изменчивости можно охарактеризовать как средний, эндогенной и межвидовой как низкий, а изменчивость между и в пределах групп популяций как очень низкую.

Для признака форма листа, также как и для других признаков, самый низкий уровень эндогенной и индивидуальной форм изменчивости наблюдается у *P. patens* ( $6,9\% \pm 0,23\%$  и  $12,1\% \pm 0,66\%$ ), причем для эндогенной изменчивости отличия значимы. Наиболее высоким уровнем для этих форм изменчивости характеризуется *P. uralensis* ( $8,6\% \pm 0,51\%$  и  $15,1\% \pm 1,87\%$ ), переходные популяции занимают промежуточное положение ( $8,0\% \pm 0,41\%$  и  $13,0\% \pm 0,62\%$ ), значимо не отличаясь от «чистых» видов.

**4.4. Изменчивость окраски цветка.** В пределах каждого из «чистых» видов популяции мономорфны по окраске цветка. У *P. patens* все растения имеют синие цветки, а у *P. uralensis* желтые. Наличие нескольких типов окраски цветка наблюдается только в переходных популяциях, где

встречаются синие, желтые, белые и розовые цветки. Причем наблюдаются значимые различия по соотношению растений с разными типами окраски цветков как между группами популяций, так и между популяциями в пределах групп. В целом, в северной группе популяций преобладают растения с желтыми цветками, а в южной в различных популяциях максимум приходится на растения с разными типами окраски цветков. Кроме того, только в одной из популяций северной группы обнаружены растения с самым редким – розовым – типом окраски.

**4.5. Изменчивость доли растений с черешочком центральной доли.** Частота растений с черешочком центральной доли сильно варьирует в различных популяциях. Выявлены значимые различия *P. uralensis* ( $70,0\% \pm 11,33\%$ ) от *P. patens* ( $43,1\% \pm 6,32\%$ ) и переходных популяций ( $42,9\% \pm 10,57\%$ ). Между *P. patens* и переходными популяциями значимых различий не обнаружено.

Несмотря на более высокий процент растений с черешочком центральной доли в популяциях *P. uralensis*, использовать этот признак для целей определения видовой принадлежности популяции представляется затруднительным в связи со значительным варьированием частоты растений с черешочком центральной доли в популяции и значительным перекрытием диапазонов признака у разных видов.

**4.6. Изменчивость частоты растений с черешочком боковых долей.** При сравнении доли растений с наличием черешочка боковых долей не выявлено значимых различий между видами. Также как и в случае черешочка центральной доли, возможность использования признака наличие черешочков боковых долей для целей таксономии представляется сомнительным в связи со значительным перекрытием диапазонов варьирования этого признака.

**4.7. Изменчивость окраски опушения генеративных побегов.** В ходе выполнения работы были обнаружены

некоторые межвидовые различия по окраске опушения генеративных побегов. В целом были обнаружены два типа окраски опушения – серебристое (белое) и золотистое (желтое). При этом в популяциях *P. patens* и в переходных популяциях встречается только серебристое опушение генеративных побегов. В большинстве популяций *P. uralensis* также встречается только серебристое опушение. Однако в двух популяциях, а именно в окрестностях города Реж (Свердловская область) и в окрестностях поселка Осиповка (Челябинская область), помимо растений с серебристым опушением, были обнаружены растения с золотистым опушением генеративных побегов.

В связи с тем, что золотистое опушение встречается только у одного из изучаемых видов, этот признак может иметь таксономическое значение. Однако данный вопрос нуждается в уточнении.

### Заключение

Изучение распространения и изменчивости популяций *Pulsatilla* позволило уточнить видовой состав, ареалы и структуру популяций прострелов Уральского региона, получить дополнительные аргументы в пользу необходимости разделения секции *Patentes* на отдельные виды.

В целом, результаты проведенных исследований можно обобщить в следующих **выводах**:

1. Уральские популяции прострелов принадлежат к двум видам: *P. patens* Mill. и *P. uralensis* (Zâmels) Tzvel. Проведено уточнение границ их ареалов. По границе ареалов обнаружена полоса переходных популяций, в формировании которых участвуют оба вида и в которых, по-видимому, протекают процессы гибридизации.

2. Популяции обоих видов и переходные популяции неоднородны, в свою очередь разделяются на группы популяций, значительно различающиеся между собой по морфологическим показателям и географическому

распространению.

3. Значимые различия между видами обнаружены по признакам окраска цветка, число зубцов на листе, ширина конечной дольки листа, форма листа. Также обнаружены значимые различия по частоте растений с черешочком центральной доли, однако значительные диапазоны варьирования признаков и соответственно значительное перекрывание диапазонов значений признаков у разных видов делает сомнительным использование признака наличие черешочков центральной доли листа для целей таксономии.

4. Впервые для изучения представителей видов секции *Patentes* рода *Pulsatilla* использована методика числовой оценки степени изрезанности листовой пластинки. Применение этой методики позволило формализовать важный диагностический качественный признак и использовать его при статистической обработке данных.

5. При изучении изменчивости видов рода *Pulsatilla* обнаружено сходство в соотношении эндогенной и индивидуальной форм изменчивости у разных видов. Для всех признаков эндогенная и индивидуальная изменчивость *P. patens* ниже, чем *P. uralensis*, а переходные популяции занимают промежуточное положение. Различия в уровне изменчивости между *P. patens* и *P. uralensis* незначимы только в случае эндогенной изменчивости по признаку ширина конечной дольки листа и индивидуальной изменчивости по признаку форма листа.

6. За редкими исключениями, в ряду форм изменчивости от эндогенной до изменчивости между группами популяций по всем признакам наблюдается закономерное снижение диапазона варьирования коэффициентов вариации. При этом уровень индивидуальной изменчивости выше, чем эндогенной, за исключением значений коэффициентов вариации признака ширина конечной дольки листа, где не во всех группах популяций различия

значимы. Кроме того, уровень изменчивости между группами популяций, как правило, выше, чем в пределах групп.

7. Обнаружен новый признак, ранее не применявшийся для разграничения изучаемых видов, который может иметь таксономическое значение. Для популяций *P. patens* и переходных популяций характерна только серебристая окраска опушения генеративных побегов, а в популяциях *P. uralensis* помимо серебристой встречается также золотистая окраска опушения генеративных побегов.

#### СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Сушенцов О.Е. Видовой состав и структура популяций рода *Pulsatilla* уральского региона / О.Е. Сушенцов // Экология в меняющемся мире: материалы конф. молодых ученых (24-28 апр. 2006). – Екатеринбург, 2006. – С. 240-243.

Сушенцов О.Е. Видовой состав и структура популяций рода *Pulsatilla* уральского региона / О.Е. Сушенцов // Особь и популяция – стратегии жизни: материалы докл. IX Всерос. популяционный семинара (2-6 окт. 2006 г., Республика Башкортостан, г.Уфа). – Уфа, 2006. – С. 371-375.

Сушенцов О.Е. Географическая изменчивость систематически важных признаков рода *Pulsatilla* Mill. на Урале / О.Е. Сушенцов // Тез. докл. пятнадцатой Коми республиканской молодежной конф. – Сыктывкар, 2004. – Т. 2.– С. 286-288.

Сушенцов О.Е. Изменчивость и дифференциация популяций уральских прострелов / О.Е. Сушенцов // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: сб. материалов Всерос. науч. конф. 18-24 сент. 2004 г. – Йошкар-Ола, 2004. – С. 241.

Сушенцов О.Е. Изучение изменчивости систематически важных признаков уральских популяций прострелов / О.Е. Сушенцов // Биоразнообразие природных и антропогенных экосистем: сб. статей участников молодеж. науч. семинара (25-

28 окт. 2004 г., г. Екатеринбург). – Екатеринбург, 2005. – С. 106-109.

Сушенцов О.Е. К изучению изменчивости и дифференциации видов рода *Pulsatilla* на Урале / О.Е. Сушенцов // Материалы I (IX) Международной конференции молодых ботаников в Санкт-Петербурге (21-26 мая 2006 г.). – СПб, 2006. – С. 36.

Сушенцов О.Е. К изучению рода *Pulsatilla* в Уральском регионе / О.Е. Сушенцов // Изучение флоры Восточной Европы: достижения и перспективы: тез. докл. междунар. конф. (С.-Петербург, 23-28 мая 2005 г.). – М.;С-Пб., 2005. – С. 83.

Сушенцов О.Е. О распространении и видовой принадлежности уральских популяций прострелов / О.Е. Сушенцов // Популяции в пространстве и времени: сб. материалов докл. VIII Всерос. популяционный семинара (11-15 апр. 2005, Н. Новгород).- Н. Новгород, 2005. – С. 407-408.

Сушенцов О.Е. О распространении и изменчивости уральских видов прострелов / О.Е. Сушенцов // Экологические механизмы динамики и устойчивости биоты: материалы конф. молодых ученых (19-23 апр. 2004 г.). – Екатеринбург, 2004. – С.244-245.

Сушенцов О.Е. О распространении и структуре популяций уральских видов прострелов / О.Е. Сушенцов // Демидовские чтения на Урале: тез. докл. Екатеринбург, 2-3 марта 2006 г. – Екатеринбург, 2006. – С. 283-285.

Сушенцов О.Е. Распространения видов рода *Pulsatilla* Mill. на Урале / О.Е. Сушенцов // Исследования молодых ботаников Сибири: тез. докл. 2-ой молодеж. конф. - Новосибирск, 2004. – С. 65-66.

Сушенцов О.Е. Структура популяций видов *Pulsatilla* (*Ranunculaceae*) на Урале / О.Е. Сушенцов // Ботан. журн. – 2007. – Т. 92, № 4. – С. 493-505.