

УДК 58.01

*Н.А. Супрун, И.А. Шанцер***МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ВИДОВ РОДА HEDYSARUM L.¹**

Исследованы особенности изменчивости вегетативных и генеративных органов копеечников. Установлены основные закономерности внутривидовой и межвидовой изменчивости. Проведен статистический анализ внутри- и межвидовой изменчивости некоторых морфологических признаков у восточно-европейских видов *Hedysarum grandiflorum*, *H. biebersteinii*, *H. argyrophyllum*, *H. candidum* и *H. x smirnovii*. Особое внимание в работе уделено изучению признаков венчика. Изучение изменчивости показало, что набор морфологических признаков, используемых в систематике этой группы, не позволяет сколько-нибудь однозначно различать эти виды друг от друга. Среди признаков, традиционно используемых для диагностики изученных видов, только количественные признаки цветка позволяют лишь отчасти разграничить их друг от друга, что объясняет трудности, существующие при их диагностике по традиционным дихотомическим ключам.

Ключевые слова: *Hedysarum*, изменчивость, признаки, венчик, генеративные органы.

Копеечники (*Hedysarum* L.) – одна из весьма трудных в систематическом отношении групп в семействе Бобовые (Fabaceae). Причиной тому является значительная морфологическая изменчивость многих видов и наличие морфологически переходных форм. Разделение на виды порой бывает затруднено из-за отсутствия четких диагностических морфологических признаков. Многие авторы расходятся в отношении систематического состава рода для территории юга Европейской части России [1]. В различных ключах [2-6] для определения видов рода *Hedysarum* указываются различия, которые касаются жизненной формы, признаков вегетативных (размерные характеристики и опушение листовой пластинки) и генеративных органов (окраска венчика и зубчиков чашечки, размерные характеристики венчика, опушение плода).

В связи с этим нами была детально изучена внутривидовая изменчивость некоторых морфологических признаков у ряда восточно-европейских видов подсекции *Multicaulia*, диагностика которых сталкивается со значительными затруднениями.

Материалы и методика исследования

Объектом исследования были *H. grandiflorum*, *H. biebersteinii*, *H. argyrophyllum*, *H. candidum* и *H. x smirnovii*. В исследование было включено 159 особей, собранных из 18 природных популяций. Виды были изучены в природных условиях (Волгоградская, Самарская, Луганская и Белгородская область) и в гербарных коллекциях Главного ботанического сада РАН (Москва, МНА). При изучении внутривидовой изменчивости были использованы признаки вегетативных и генеративных частей растений, указывавшиеся как диагностические в работах Б.А. Федченко [2], М.С. Байтенова [3], В.Д. Авдеева [7], Н.Г. Володиной [8; 9], Л.И. Васильевой [4], В.А. Сагалаева [10-12] и М.С. Князева [13].

Для всей выборки были учтены значения 19 морфологических признаков. Для каждого признака были вычислены средние значения и ошибки среднего по всем признакам. Размеры частей венчика и чашечки измеряли у полностью раскрывшихся цветков из нижней части соцветия. Все измерения проведены с точностью $\pm 0,5$ мм. При анализе количественных признаков учитывались минимальные, средние и максимальные показатели каждого признака.

Статистический анализ внутри- и межвидовой изменчивости морфологических признаков выполнен методами дисперсионного, дискриминантного и кластерного анализа с применением программ PAST 3.0 [14] и STATISTICA 6.0 [15]. Ординацию методом главных компонент по количественным показателям осуществляли в программе PAST 3.0.

Результаты и их обсуждения

Среди качественных признаков наиболее важными для различения перечисленных выше видов считаются окраска венчика, опушение цветоноса и листовой пластинки. Окраска венчика *Hedysarum grandiflorum* во всех изученных популяциях обычно желтоватая; особи *H. x smirnovii* в популяциях Среднего Дона Волгоградской области имеют также желтоватую окраску венчика, часто

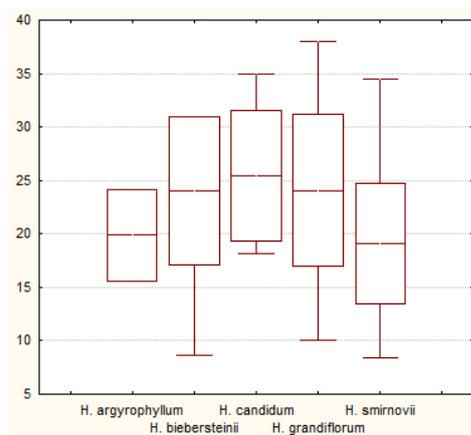
¹ Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 14-04-01094.

с розоватым пятном на флаге. Розовое пятно не всегда четко выражено и представляет собой розоватый контур в верхней части флага; иногда оно практически незаметно. Особи *H. biebersteinii* с территории Северного Кавказа имеют темно-фиолетовую окраску венчика, а у южноуральского – *H. argyrophyllum* венчики малинового цвета. На тон светлее цветки у крымского *H. candidum* – бледно-розовые. Вместе с тем необходимо отметить, что все указанные в таблице качественные признаки могут варьировать по степени своей выраженности, что часто сильно затрудняет определение. Однако выразить эту вариабельность количественно весьма затруднительно.

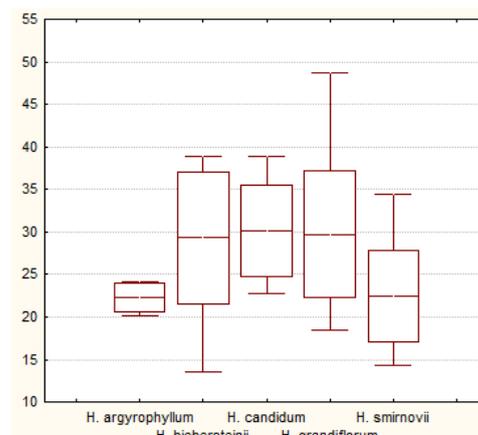
Так, прижатое опушение на цветоносе, отмеченное Н.Г. Володиной [9] у растений *H. grandiflorum* со Среднего Дона, как характерное для *H. biebersteinii*, нам, несмотря на тщательные поиски, обнаружить не удалось; цветоносы у всех изученных растений оказались покрыты по всей длине более или менее оттопыренными волосками [16]. Различий между образцами *H. grandiflorum* с территории Приволжской возвышенности и Среднего Дона («*H. biebersteinii*» в понимании Н.Г. Володиной [9] или *H. x smirnovii* в понимании М.С. Князева [13]) по данному признаку не прослеживается. Прижатое опушение на цветоносе прослеживается только у растений *H. biebersteinii* с Северного Кавказа.

Как уже отмечалось, среднедонские популяции неоднородны и включают растения как с желтой, так и с розовой окраской венчика. Изменчивость окраски венчика от розовой до желтоватой наблюдается и в крымских популяциях *H. candidum*, и в южно-уральских популяциях *H. argyrophyllum*. И хотя в типичных случаях окраска венчика является хорошим маркером видовых различий, изменчивость этого признака и искажения цвета при сушке гербария в значительной степени обесценивают его диагностическую ценность. Различия по густоте и степени прижатости опушения на цветоносах и листьях также варьируют, но с трудом поддаются количественной оценке. Поэтому для более объективной оценки межвидовых различий мы использовали набор количественных признаков, традиционно используемых в систематике подсекции.

В пределах одной локальной популяции часто встречаются несколько вариантов опушения листовой пластинки и генеративного побега. Однако иерархический дисперсионный анализ (Multivariate Nested ANOVA) по указанным выше количественным признакам показал наличие статистически достоверных различий ($p < 0,01$) как между видами, так и между отдельными популяциями *H. grandiflorum*. Тест Тьюки для неравных групп показал, что между *H. grandiflorum*, *H. biebersteinii*, *H. argyrophyllum*, *H. candidum* и *H. x smirnovii* наблюдаются достоверные ($p < 0,05$) отличия по 16 количественным морфологическим признакам из 19, разделяющие хотя бы некоторые из этих видов. По таким признакам, как ширина соцветия, высота генеративного побега и длина трубки чашечки венчика различия оказались недостоверными. Чаще всего достоверные различия хотя бы между некоторыми видами наблюдались по максимальным для каждого образца значениям признаков (рис. 1), в то время как по минимальным и по средним их не наблюдалось. Поэтому в дальнейшем в анализ включались только максимальные значения (за исключением выбросов) признаков для всех образцов.



Минимальные значения признака
(различия не достоверны)



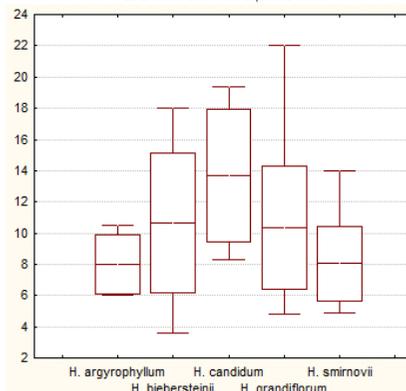
Максимальные значения признака
(различия достоверны для *H. argyrophyllum*
и *H. candidum*)

Рис. 1. Высота генеративного побега

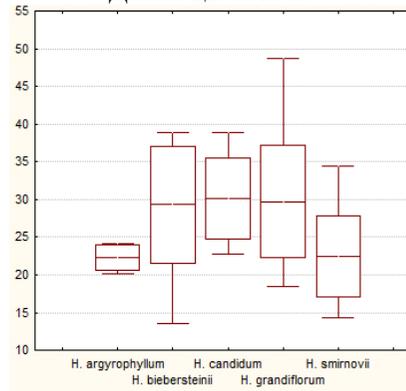
В таблице приводятся данные для всех использованных признаков (по максимальным значениям) за исключением тех признаков (ширина соцветия, высота генеративного побега и длина трубки чашечки), различия по которым оказались недостоверными.

Диаграммы изменчивости для всех использованных признаков (по максимальным значениям признака у образца)

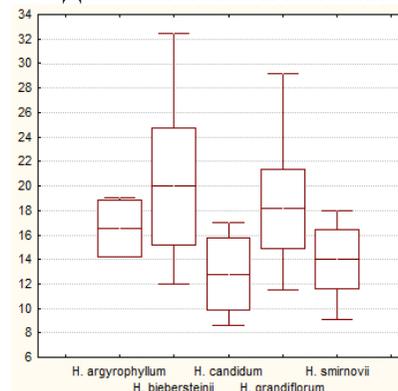
Высота соцветия



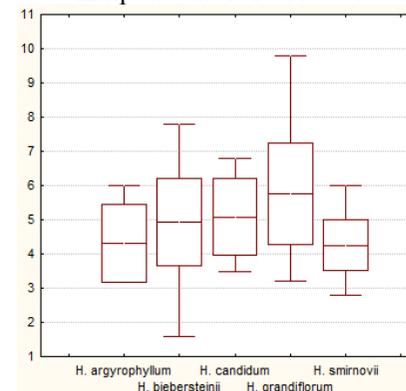
Длина цветоноса



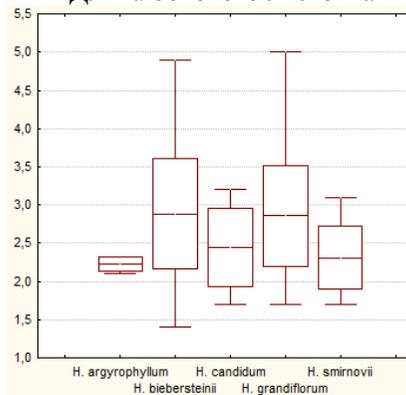
Длина листовой пластинки



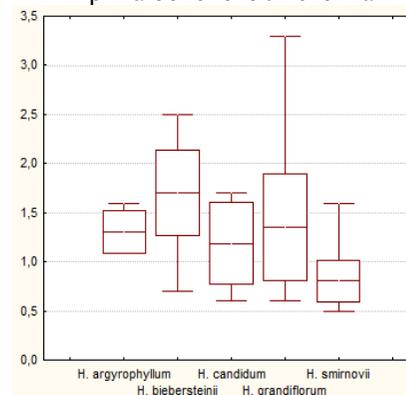
Ширина листовой пластинки



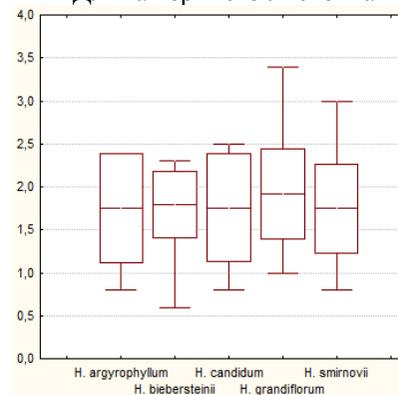
Длина бокового листочка



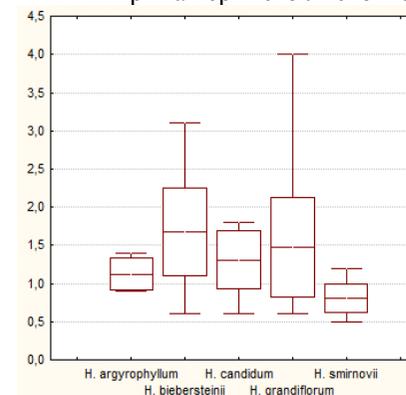
Ширина бокового листочка



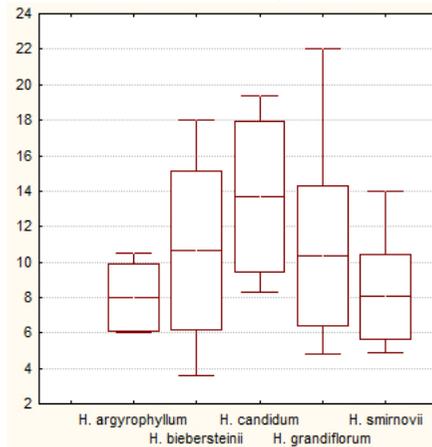
Длина верхнего листочка



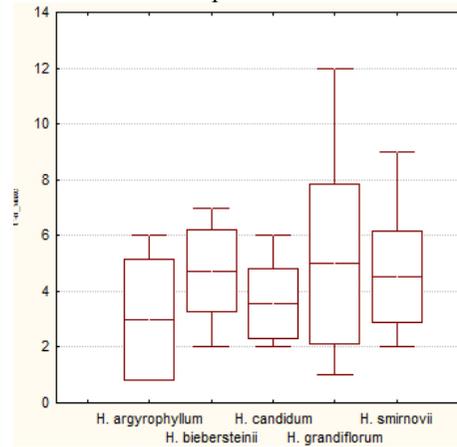
Ширина верхнего листочка



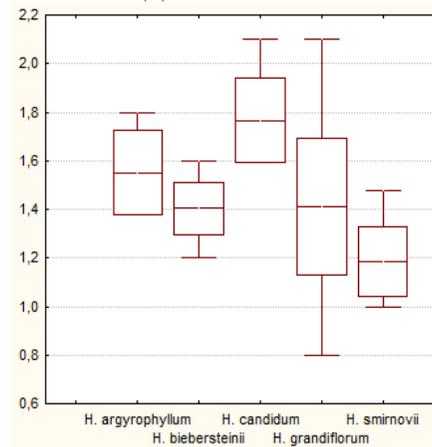
Высота соцветия



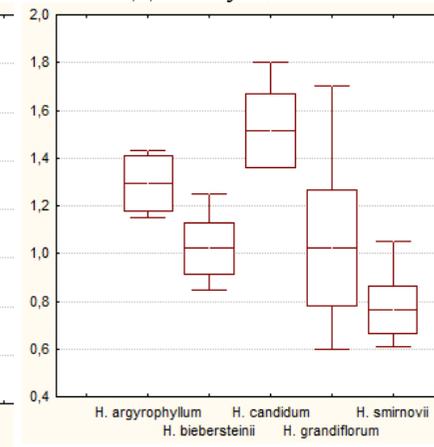
Число генеративных побегов



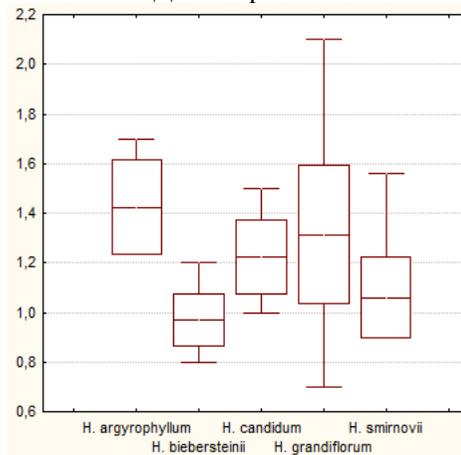
Длина чашечки



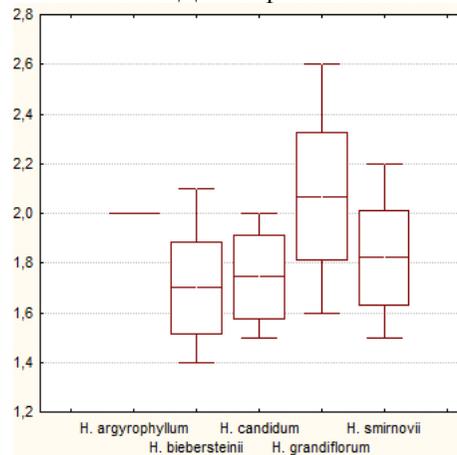
Длина зубцов чашечки



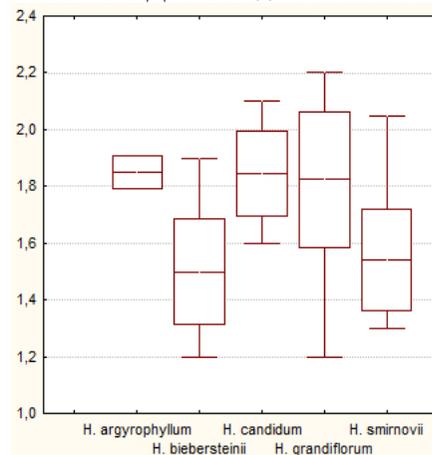
Длина крыльев



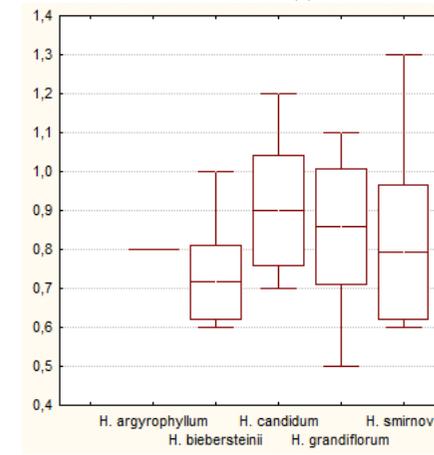
Длина флага



Длина лодочки



Высота лодочки



Как видно из приведенных диаграмм (табл.), ни один признак не разделяет все рассматриваемые виды даже по средним значениям, по размаху же изменчивости перекрывание наблюдается между всеми видами по всем признакам.

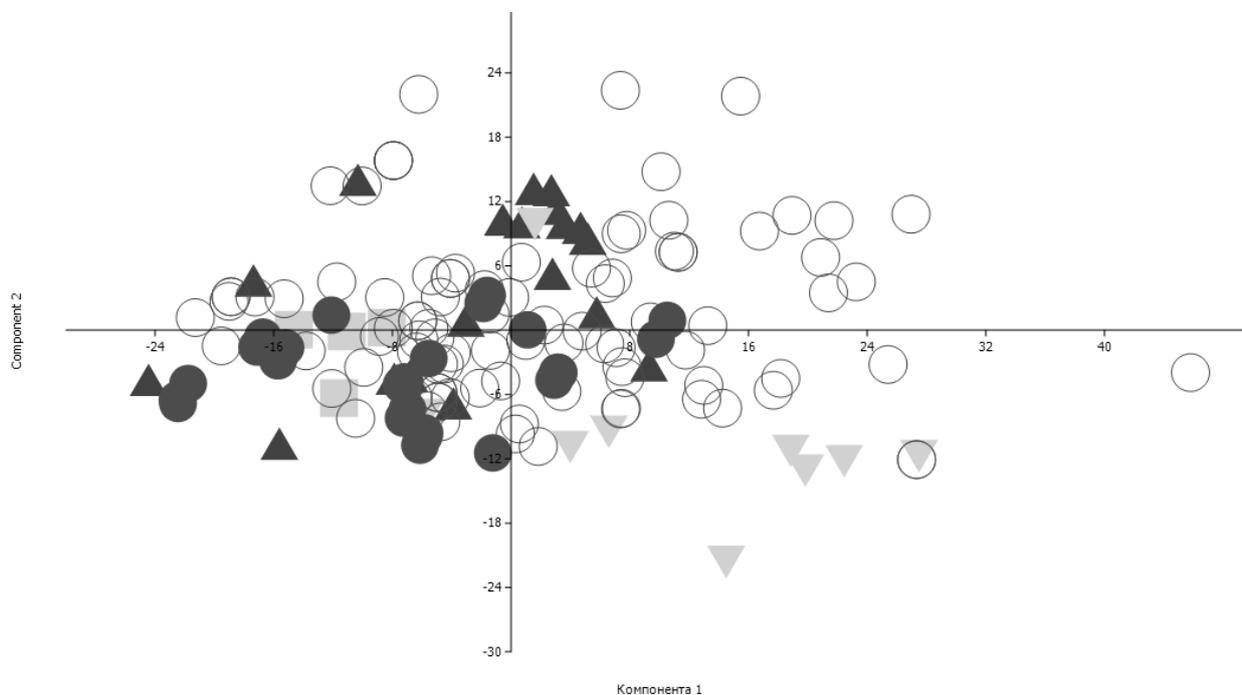


Рис. 2. Результаты анализа максимальных значений 16 количественных признаков *H. argyrophyllum*, *H. candidum*, *H. biebersteinii*, *H. grandiflorum*, *H. x smirnovii* методом главных компонент

*Условные обозначения на диаграммах разброса (рис. 2; 3): квадрат серый – *H. argyrophyllum*; треугольник черный – *H. biebersteinii*; треугольник серый перевернутый – *H. candidum*; кружок черный – *H. smirnovii*; кружок пустой – *H. grandiflorum*.

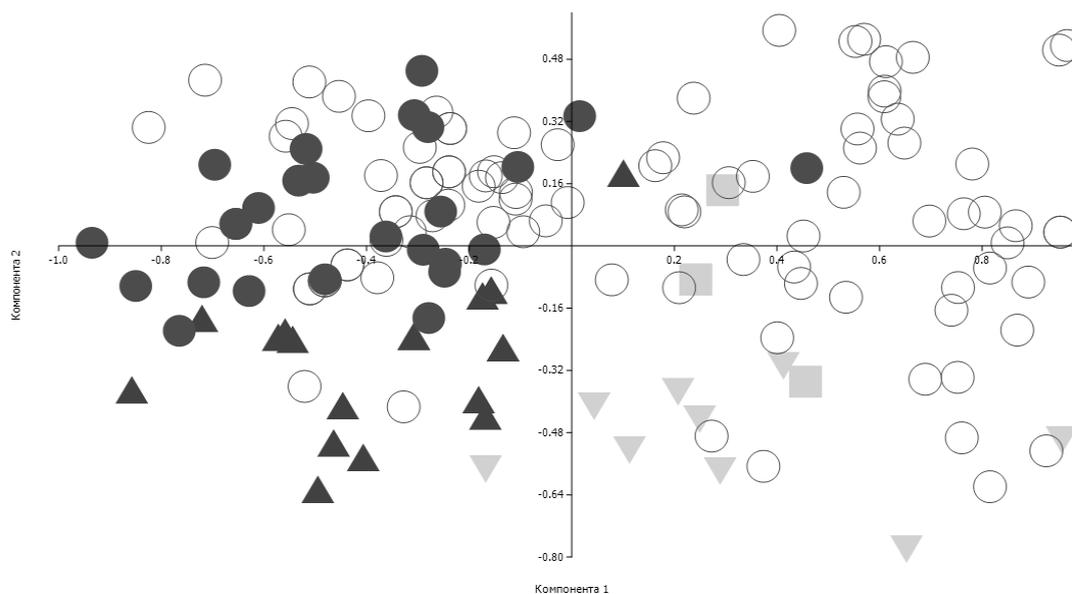


Рис. 3. Результаты анализа 6 количественных признаков венчика (максимальные значения) *H. argyrophyllum*, *H. candidum*, *H. biebersteinii*, *H. grandiflorum*, *H. x smirnovii* методом главных компонент

Многомерный анализ количественных признаков был проведен методом главных компонент в программе Past 3.0 по тем 16 признакам, по которым хотя бы некоторые виды достоверно различались. На рисунке 2 приведена диаграмма разброса образцов в плоскости 1 и 2 главных компонент. 1-я главная компонента объясняет 67,2 %, а 2-я – 19,7 % наблюдаемой изменчивости. Наибольшую нагрузку по 1-й главной компоненте (0,95) дает признак числа цветков в соцветии, по 2-й – признаки высоты цветоноса (0,8) и длины концевой листочка сложного листа (0,5).

Однако, как видно из диаграммы разброса (рис. 2), никакого разделения видовых выборок не наблюдается. «Облака» всех видов почти полностью перекрываются друг с другом и попадают в пределы изменчивости *Hedysarum grandiflorum*, частично отделяются только некоторые образцы *H. candidum*.

Поэтому для дальнейшего анализа были использованы только количественные признаки цветка, по которым наблюдалось наилучшее разделение видов (табл.). На рис. 3 приведена диаграмма разброса образцов в плоскости 1 и 2 главных компонент. 1-я главная компонента объясняет 66,5 %, а 2-я – 21,5 % наблюдаемой изменчивости. Нагрузки всех шести признаков по обоим главным компонентам близки и варьируют от 0,2 до 0,5.

Как видно из диаграммы разброса, между *H. x smirnovii*, *H. biebersteinii*, *H. argyrophyllum* и *H. candidum* наблюдаются нечеткие отличия – их «облака» перекрываются друг с другом только краями. Однако все они по-прежнему попадают в пределы изменчивости *H. grandiflorum*, «облака» образцов которого перекрывает почти полностью «облака» всех остальных видов.

Н.Г. Володина [9] обращает внимание и на размер венчика среднедонских популяций (цветки мельче, чем у *H. grandiflorum*). Несмотря на то, что для *H. biebersteinii* действительно в большей степени характерны мелкие цветки, а для *H. grandiflorum* более крупные, часто у обоих видов на одних и тех же растениях обнаруживаются цветки различного размера. Таким образом, этот признак невозможно использовать в качестве диагностического.

На рис. 3 видно, что *H. argyrophyllum* и *H. candidum* имеют в среднем более крупные цветки, чем *H. biebersteinii* (Кавказ) и *H. x smirnovii* (среднедонские). Однако перекрывание по размерным параметрам цветка и его частей все же столь велико, что сколько-нибудь однозначного разделения видов не удастся достичь даже при многомерном анализе.

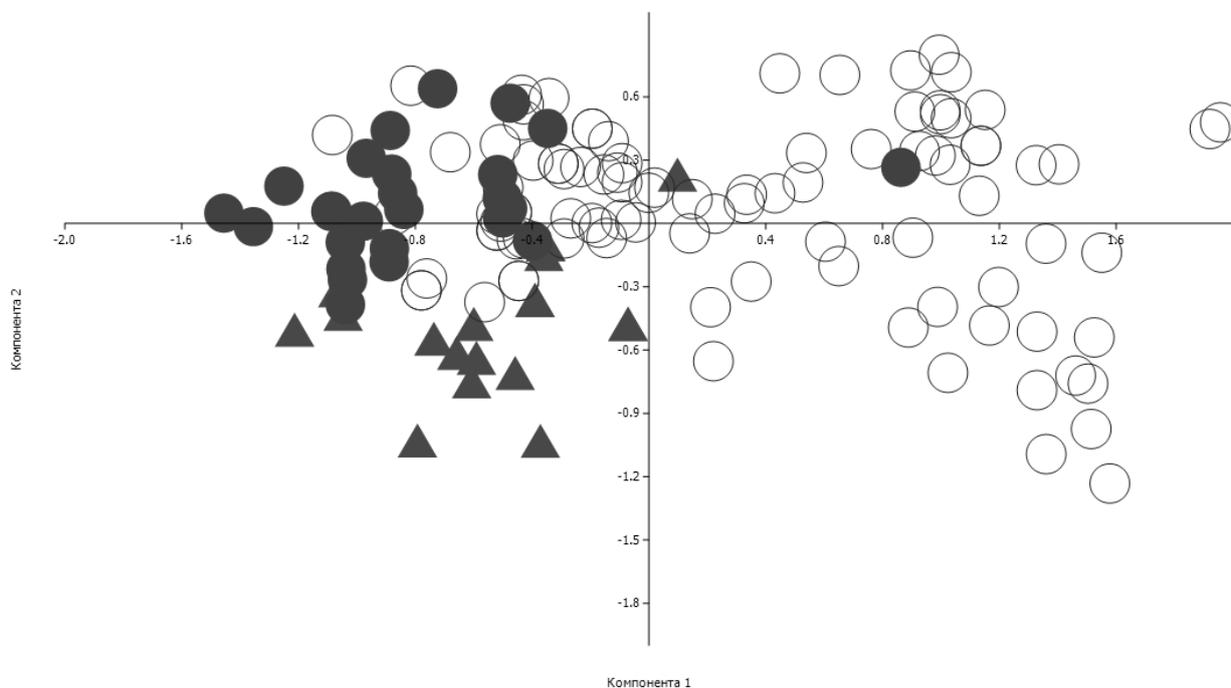


Рис. 4. Анализ изменчивости *H. grandiflorum*, *H. biebersteinii* и *H. x smirnovii* по 6 количественным признакам венчика методом главных компонент

*Условные обозначения на дендрограмме разброса: кружок пустой – *H. grandiflorum*; кружок черный – *H. biebersteinii*; треугольник черный – *H. x smirnovii*.

В работе М.С. Князева [17] представлен оригинальный ключ по определению видов *Hedysarum* Восточной Европы и Урала. Большинство видов *Hedysarum*, согласно ключу, отличаются между собой по признакам цветка. Так, *H. candidum*, *H. biebersteinii* и *H. x smirnovii* имеют цветки 15–23 мм дл., крылья в 1,5–3 раза короче и в 2–3 раза уже лодочки, чашечка длиннее или равна крыльям. А у *H. argyrophyllum* и *H. grandiflorum* цветки 22–27 мм дл., крылья в 1/5–1/4 короче и в 1,5–2 раза уже лодочки, чашечка короче крыльев. Новый гибридогенный вид *H. x smirnovii* (приведенный им ранее для территории Среднего Дона Волгоградской области) отличается от *H. biebersteinii* чашечкой, которая на четверть короче лодочки, тогда как у *H. biebersteinii* чашечка обычно равна или длиннее лодочки. *H. argyrophyllum* и *H. grandiflorum* отличаются друг от друга только окраской венчика. Мы попытались разделить только эти три вида, *H. grandiflorum*, *H. biebersteinii* и *H. x smirnovii*, по размерным параметрам частей цветка методом главных компонент (рис. 4). Однако и в данном случае результат оказался отрицательным. На рисунке видно, что образуется одно облако, образованное особями *H. grandiflorum* из различных популяций, внутри которого группируются *H. biebersteinii* и *H. x smirnovii*.

Заключение

Результаты тщательного морфометрического исследования *H. grandiflorum* и близких к нему видов *H. argyrophyllum*, *H. candidum*, *H. biebersteinii* и *H. x smirnovii* позволяют прийти к неутешительному выводу, что различие их по морфологическим признакам крайне затруднено. И хотя крайние аллопатрично распространенные формы хорошо отличаются друг от друга по окраске венчика в целом набор морфологических признаков, используемых в систематике этой группы, не позволяет сколько-нибудь однозначно различать эти виды друг от друга.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Супрун Н.А. Копеечники Нижнего Поволжья (*Hedysarum* L.): изменчивость и систематика: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2014. 24 с.
2. Федченко Б.А. Копеечник – *Hedysarum* L. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. Т. 13. С. 301–318.
3. Байтенов М.С. Род *Hedysarum* L. // Флора Казахстана. Алма-Ата: Изд-во АН Казах. ССР. 1961. Т. 5. С. 418–442.
4. Васильева Л.И. Род *Hedysarum* L. // Флора Европейской части СССР. Л.: Наука, 1987. Т. 6. С. 87–93.
5. Зернов А.С. Флора Северо-Западного Кавказа. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2006. 351 с.
6. Федченко Б.А. Обзор видов рода *Hedysarum* L. СПб., 1902. 375 с.
7. Авдеев В.Д. Бесстебельные виды рода *Hedysarum* L. на Южном Урале // Новости систематики высших растений. Л., 1971. Т. 7. С. 219–228.
8. Володина Н.Г. К флоре меловых обнажений Волгоградской области // Бюл. МОИП. 1978. Т. 83. Вып. 4. С. 142–148.
9. Володина Н.Г. Флора меловых обнажений Волгоградской области: дис. ... канд. биол. наук. М., 1979. 215 с.
10. Сагалаев В.А. О некоторых редких растениях флоры Волгоградской области // Флора степей и полупустынь (на примере Нижнего Поволжья). Волгоград, 1982. С. 55–63.
11. Сагалаев В.А. Флора степей Среднего Дона: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1989. 24 с.
12. Сагалаев В.А. Флора степей и полупустынь Юго-Востока европейской части России, ее генезис и современное состояние: автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2000. 34 с.
13. Князев М.С. Новый гибридогенный вид *Hedysarum* (Fabaceae) из Восточной Европы // Бот. журн. 2011. Т.96, № 7. С. 1122–1126.
14. Hammer O., Harper D.A., Ryan P.D. PAST: Palaeontological Statistics software package for education and data analysis // Palaeontologia Electronica. 2001. Vol. 4, N 1. 9 p.
15. STATISTACA. URL: <https://www.statsoft.com/> (дата обращения: 13.02.2014).
16. Супрун Н.А., Филимонова Е.С. Изменчивость морфологических признаков цветка *Hedysarum grandiflorum* Pall. (Fabaceae) // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники XXI века: Материалы Всерос. конф. Петрозаводск. 2008. Ч. 6. С. 332–333.
17. Князев М.С. Обзор восточно-европейских и некоторых сибирских копеечников (*Hedysarum*, Fabaceae) // Бот. журн. 2013. Т. 98, № 10. С. 1261–1273.

N.A. Suprun, I.A. Schanzer

MORPHOLOGICAL VARIABILITY OF SPECIES *HEDYSARUM*

The features of the variability of vegetative and generative organs of sweetvetch are investigated. The basic laws of intra- and inter-population variability are established. A statistical analysis of intra- and inter-population variability of some morphological traits in East European species *H. grandiflorum*, *H. biebersteinii*, *H. argyrophyllum*, *H. candidum* and *H. x smirnovii*. Special attention is paid to the signs of the corolla. The variability study indicated that a set of morphological features used in the taxonomy of this group does not allow one to uniquely distinguish these species from each other. Among the signs traditionally used for the diagnosis of the species studied, only the quantitative characteristics of the flower allow a partial differentiation of these species from each other, which explains the difficulties in their diagnosis using the traditional dichotomous keys.

Keywords: *Hedysarum*, variability, evidence, corolla, generative organs.

REFERENCE

- Suprun N.A. [Sweetvetch Lower Volga (*Hedysarum* L.): variability and taxonomy], Abstract of diss. Cand. Biol. sci., M., 2014, 24 p. (in Russ.).
- Fedchenko B.A. [Sweetvetch - *Hedysarum* L.], in *Flora SSSR*, M.; L.: Izd-vo AN SSSR, 1948, vol. 13, pp. 301-318 (in Russ.).
- Bajtenov M.S. [Genus *Hedysarum* L.], in *Flora Kazahstana*, Alma-Ata: Izd-vo AN Kazah. SSR, 1961, vol. 5, pp. 418-442 (in Russ.).
- Vasil'eva L.I. [Genus *Hedysarum* L.], in *Flora Evropejskoj chasti SSSR*, L.: Nauka, 1987, vol. 6, pp. 87-93 (in Russ.).
- Zernov A.S. *Flora Severo-Zapadnogo Kavkaza* [Flora of North-West Caucasus], M.: Tov-vo nauch. izd. KMK, 2006, 351 p. (in Russ.).
- Fedchenko B.A. *Obzor vidov roda Hedysarum L.* [Review of the genus *Hedysarum* L.], SPb., 1902, 375 p. (in Russ.).
- Avdeev V.D. [Acaulescent species of the genus *Hedysarum* L. in the Southern Urals], in *Novosti sistematiki vysshih rastenij*, L., 1971, vol. 7, pp. 219-228 (in Russ.).
- Volodina N.G. [For flora Cretaceous outcrop of Volgograd Region], in *Bjul. MOIP*, 1978, vol. 83, iss. 4, pp. 142-148 (in Russ.).
- Volodina N.G. [Flora Cretaceous outcrop of Volgograd region], Cand. Biol. sci. diss., M., 1979, 215 p. (in Russ.).
- Sagalaev V.A. [On some rare plants flora of the Volgograd Region], in *Flora stepej i polupustynj (na primere Nizhnego Povolzh'ja)*, Volgograd, 1982, pp. 55-63 (in Russ.).
- Sagalaev V.A. [Flora Middle Don steppes], Abstract of diss. Cand. Biol. sci., M., 1989, 24 p. (in Russ.).
- Sagalaev V.A. [The flora of the steppes and semi-deserts of South-East European part of Russia, its genesis and current state], Abstract of diss. Dr. Biol. sci., M., 2000, 34 p. (in Russ.).
- Knjazev M.S. [A new kind of hybrid *Hedysarum* (Fabaceae) from Eastern Europe], in *Bot. zhurn.*, 2011, vol. 96, no. 7, pp. 1122-1126 (in Russ.).
- Hammer O., Harper D.A., Ryan P.D. PAST: Palaeontological Statistics software package for education and data analysis, in *Palaeontologia Electronica*, 2001, vol. 4, no. 1, 9 p.
- STATISTACA. Available at: <https://www.statsoft.com/> (accessed: 13.02.2014).
- Suprun N.A. and Filimonova E.S. [Variability of morphological traits flower *Hedysarum grandiflorum* Pall. (Fabaceae)], in *Materialy Vseross. konf. «Fundamental'nye i prikladnye problemy botaniki XXI veka»*, Petrozavodsk, 2008, Ch. 6, pp. 332-333 (in Russ.).
- Knjazev M.S. [Overview Eastern European and some Siberian Sweetvetch (*Hedysarum*, Fabaceae)], in *Bot. zhurn.*, 2013, vol. 98, no. 10, pp. 1261-1273 (in Russ.).

Супрун Наталья Александровна,
кандидат биологических наук, начальник научного отдела
ГБУ Волгоградской области «Волгоградский региональный
ботанический сад»
400007, Россия, г. Волгоград, пос. Metallургов, 68
E-mail: n.suprun@mail.ru

Шанцер Иван Алексеевич,
доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник
ФГБУН «Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина
Российской академии наук» (ГБС РАН)
127276, Россия, г. Москва, ул. Ботаническая, 4
E-mail: ischanzer@gmail.com

Suprun N.A.,
Candidate of Biology, Head of the scientific
department
Volgograd Regional Botanical Garden
pos. Metallurgov, 68, Volgograd, Russia, 400007
E-mail: n.suprun@mail.ru

Schanzer I.A.,
Doctor of Biology, Leading Researcher
Main Botanical Garden
of Russian Academy of Sciences
Botanicheskaya st., 4, Moscow, Russia, 127276
E-mail: ischanzer@gmail.com