

**Сравнительный анализ популяций *Corydalis bracteata* (Steph. ex Willd.) Pers. s. l., произрастающих в горах Южной Сибири**

**Comparative analysis of populations *Corydalis bracteata* (Steph. ex Willd.) Pers. s. l., growing in the mountains of Southern Siberia**

Рябова К. К., Ямских И.Е.

Ryabova. K. K., Yamskih I.E.

Сибирский федеральный университет, г. Красноярск, Россия. E-mail: ryabova.kseniya.k@mail.ru, iyamskikh@mail.ru

Siberian Federal University, Krasnoyarsk, Russia

**Реферат.** Проведен сравнительный морфолого-генетический анализ популяций *Corydalis bracteata* (Steph. ex Willd.) Pers. s. l., произрастающих в Красноярской лесостепи, Восточном, Западном Саянах, Кузнецком Алатау. Выявлено, что изученные популяции характеризуются морфологическим и генетическим разнообразием. Диагностическими признаками, позволяющими разделить популяции хохлатки, являются наличие и форма клубенька, форма и степень рассеченности прицветника.

**Ключевые слова.** Кластерный анализ, Красноярский край, морфолого-генетический анализ популяций, хохлатка крупноприцветниковая, ISSR-PCR.

**Summary.** Comparative morphology-genetic analysis of *Corydalis bracteata* (Steph. Ex Willd.) Pers. s. l. populations from Krasnoyarsk forest-steppe, Kuznetskiy Alatau, East and West Sayan Mountains have been made. It was revealed that there is a morphological and genetic diversity between populations. Presence and shape of additional tuber together with shape and dissection of flower bract are the diagnostic features for differentiation of populations.

**Key words.** Cluster analysis, *Corydalis bracteata* s.l., ISSR-PCR, Krasnoyarsk region, morphological and genetic population analysis.

Одной из наиболее интересных и относительно слабо изученных в Южной Сибири является группа весенних эфемероидов, принадлежащих к роду *Corydalis* Vent. Объектом нашего исследования является желтоцветковая хохлатка (*Corydalis bracteata* s.l.). Большинство исследователей считают, что на территории южной части Красноярского края и Хакасии встречается один вид желтоцветковой хохлатки с клубневидным корнем – *Corydalis bracteata* (Положий и др., 1975; Михайлова, 1982; Пешкова, 1994). Н. В. Степанов выделяет три вида – *C. bracteata*, *C. bombylina* Stepanov и *C. talpina* Stepanov (Степанов, 2015). В связи с этим возникла необходимость пересмотра объема рода и выявления таксономически значимых признаков.

Цель работы: провести сравнительный морфолого-генетический анализ популяций *Corydalis bracteata* s.l., произрастающих в сообществах Южной Сибири.

При анализе популяций определяли возрастной состав, плотность побегов, оценивали изменчивость вегетативных и генеративных признаков, изучали генетическую вариабельность на основе данных ISSR-PCR анализа. Статистическая обработка морфологических и генетических данных произведена в программах Statistica 7.0, Popgene version 1.32 и TFPGA version 1.3.

Сбор материала проводился в период с 2015 по 2018 гг. Объектом исследований явились популяции *C. bracteata*, произрастающие в следующих местообитаниях. Красноярская лесостепь (Емельяновский район): Сб-1 – березово-еловый лес разнотравно-осочковый (окр. п. Щербзавод), Сб-2 – сосново-березовый лес разнотравный (окр. с. Арейское), Сб-3 – смешанный осочково-разнотравный лес (окр. д. Крутая). Восточный Саян (Березовский район): Сб-4 – осиново-березовый лес высокотравный (пойма руч. Лалетина), Сб-5 – пихтарник разнотравно-папоротниковый (дол. р. Бирюса). Западный

Саян (Ермаковский район): Сб-6 – пойменный ивняк высокотравный (долина р. Б. Кебеж), Сб-7 – ивняк папоротниково-широколистный (пойма Алеева ключа), Сб-8 – пихтарник крупнотравно-широколистный (пойма р. Чебижек), Сб-9 – субальпийское пихтовое редколесье (смотровая площадка природного парка «Ергаки»), Сб-10 – субальпийский луг высокотравный (район Циркового озера), Сб-11 – кедрово-еловое редколесье (долина руч. Горный), Сб-12 – кедрово-еловое редколесье (пойма руч. Тушканчик), Сб-13 – кедрово-пихтово-еловый лес разнотравно-папоротниковый (долина р. Таловка, экотропа на г. Борус), Сб-14 – пихтово-кедрово-еловое редколесье (тропа на г. Тушканчик). Отроги Кузнецкого Алатау (Ширинский район, Хакасия): Сб-15 – смешанный лес разнотравно-осочковый (окр. п. Коммунар).

Все изученные популяции *C. bracteata* относятся к нормальному типу. Среди возрастных групп доминируют особи иматурного (17–42 %) и виргинильного (23–47 %) возрастных состояний. Максимальная плотность наблюдается в пойме высокогорного ручья (Сб-12) – 96 особей на 1 м<sup>2</sup>, минимальная – в затененном пихтарнике (Сб-5) – 13 особей на 1 м<sup>2</sup>. Преобладание генеративных особей отмечено только для популяции Сб-2, произрастающей в пределах Красноярской лесостепи.

Максимальная внутривидовая изменчивость и скоррелированность морфологических признаков характерна для красноярских популяций (Сб-1, Сб-2, Сб-3) и популяций, произрастающих в условиях высокогорий (Сб-9, Сб-10), а минимальная – для пойменного пихтарника (Сб-8).

Для оценки морфологического сходства изучаемых популяций использовался кластерный анализ. В обработке применялся метод Уорда. В качестве меры сходства использовалось Евклидово расстояние. В анализе использовались признаки, выявленные при проведении компонентного анализа и имеющие максимальные веса при главных компонентах. На дендрограмме сходства (рис. 1) отмечается деление на 4 кластера: 1 – популяции, не имеющие клубня в пазухе прикорневого листа (Сб-13, Сб-15); 2 – популяции с длинными осевыми частями и крупными вегетативными органами (Сб-3, Сб-6, Сб-8); 3 – высокогорные западносибирские популяции, особи которых характеризуются небольшими размерами (Сб-9, Сб-10, Сб-11, Сб-12); 4 – популяции растений средних размеров (Сб-1, Сб-2, Сб-4, Сб-5, Сб-7, Сб-14).

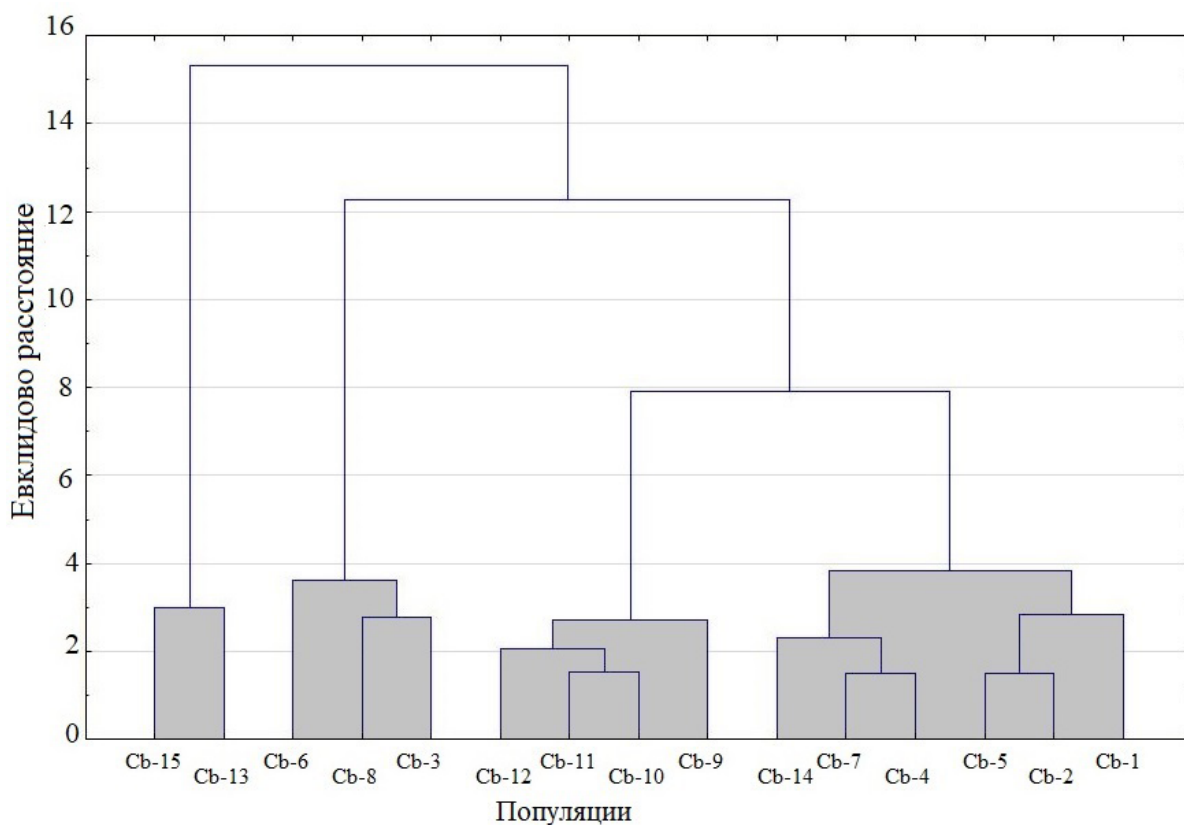


Рис. 1. Дендрограмма сходства популяций *Corydalis bracteata* на основе морфометрических данных.

Высокогорные западносаянские популяции характеризуются короткими осевыми органами, мелкими прицветниками и листьями, короткими цветоножками, редко встречающимися мелкими клубнями в пазухе прикорневого листа, близко расположенными цветками на цветоносе. Для популяций, произрастающих в отрогах Кузнецкого Алатау и на Борусе, отмечается отсутствие клубенька, длинные цветоносы с большим количеством цветков (до 21 шт.), сильно рассеченные прицветники с большим количеством зубчиков. Популяции, собранные во всех остальных местообитаниях, обладают средними значениями изучаемых показателей, и занимают промежуточное положение. Размеры плодов и венчиков растений всех популяций достоверно не различаются.

Генетический полиморфизм хохлатки изучен на примере популяций, произрастающих в пределах красноярской лесостепи (Сб-2, Сб-3), Восточного Саяна (Сб-4), Западного Саяна (Сб-6, Сб-7, Сб-9, Сб-13) и Кузнецкого Алатау (Сб-15). В анализе использовались ISSR-праймеры, обладающие наибольшим полиморфизмом: 17898В (CA)<sub>6</sub>AC), 17899В (CA)<sub>6</sub>GG), НВ9 (GT)<sub>6</sub>GG), НВ10 (GA)<sub>6</sub>CC), НВ12 (CAC)<sub>3</sub>GC), НВ13 (GAG)<sub>3</sub>GC), НВ14 (CTC)<sub>3</sub>GC) (Zietkiewicz, 1994). В ходе анализа выявлено 162 фрагмента ДНК, процент полиморфизма которых суммарно составляет 99,38. Число амплифицированных фрагментов ДНК, в зависимости от праймера, варьировало от 11 (17898В и НВ9) до 49 (НВ12).

Максимальный уровень полиморфизма ДНК зафиксирован при использовании праймера НВ12 (84,53 %). Уровень генетического разнообразия в популяциях варьирует от 41,36 до 77,16 % и имеет максимальные показатели в Сб-13 (г. Борус, P = 77,16 %; H<sub>c</sub> = 0,2696; I<sub>o</sub> = 0,4060). Также высокие показатели генетической изменчивости отмечены для низкогорной западносаянской популяций Сб-6 (P = 69,14 %; H<sub>c</sub> = 0,2299; I<sub>o</sub> = 0,3506). Минимальные значения генетического разнообразия зафиксированы для популяции Сб-4, произрастающей в пойме р. Лалетина (P = 41,36 %; H<sub>c</sub> = 0,1368; I<sub>o</sub> = 0,2086).

Дендрограмма сходства, построенная на основе генетических данных (рис. 2), показывает достоверное объединение популяций, произрастающих в окрестностях г. Красноярска (Сб-2 и Сб-4) и популяций, не имеющих клубенька в пазухе прикорневого листа (Сб-13 и Сб-15). Популяция Сб-6, характеризующаяся клубнем овальной формы, что является диагностическим признаком *C. talpina*, занимает обособленное положение. Таким образом, диагностическими признаками можно считать расположение листа на стебле, форму листовой пластинки, наличие и форму клубенька в пазухе прикорневого листа, форму и рассеченность прицветника.

Проведенный анализ установил, что возрастной спектр популяций относится к нормальному типу с преобладанием особей имматурного и виргинильного возрастных состояний. Группа растений *Corydalis bracteata* s. l. является гетерогенной. При проведении кластерного анализа, на основании генетических данных, обнаружено, что наибольшим генетическим сходством обладают популяции, произрастающие в окр. г. Красноярск, которые морфометрически схожи с большой группой разнородных растений и характеризуются средними морфометрическими показателями и, предположительно, являются классической *C. bracteata*. Так же обособленной от всех группой являются генетически схожие популяции, произрастающие в С-Шушенском Бору и в окр. д. Коммунар, которые по морфометрическим данным создают отдельный кластер, не имеющих клубеньков в пазухе прикорневого листа. Обособленная западносаянская популяция, обладающая большими размерами вегетативных органов и несущая большой вытянутый клубенек в пазухе прикорневого листа, предположительно является *C. talpina*, описанной в 2015 г. Диагностическими признаками являются наличие и форма клубенька в пазухе прикорневого листа, форма и степень рассеченности прицветника.

Таким образом, проведенный анализ показал, что популяции желтоцветковой хохлатки на территории южной части Красноярского края и Хакасии характеризуются морфологическим и генетическим разнообразием. Наибольшим генетическим сходством обладают популяции, произрастающие в окр. г. Красноярска, которые морфологически сходны с большинством изученных популяций из Западного и Восточного Саян. Сходство данных популяций проявляется в наличии небольшого клубенька шаровидной формы в пазухе чешуевидного листа, что сближает данные популяции с видом *C. bombulina*, описанным Н. В. Степановым (2015). Отдельную генетически обособленную группу образуют популяции, произрастающие в Кузнецком Алатау и в пойме р. Таловка (г. Борус). Основное отличие данных популяций от остальных заключается в отсутствии дополнительного клубенька в пазухе чешуевидного листа. Согласно данным Н. В. Степанова (2015), данные популяции ближе к классическому

виду *C. bracteata*. Генетически обособленная западносибирская популяция, обладающая большими размерами вегетативных органов и несущая дополнительный крупный клубенок вытянутой формы, предположительно является видом *C. talpina*. Диагностическими признаками, позволяющими разделить популяции хохлатки, являются наличие и форма клубенька в пазухе чешуевидного листа, форма и степень расчлененности прицветника.

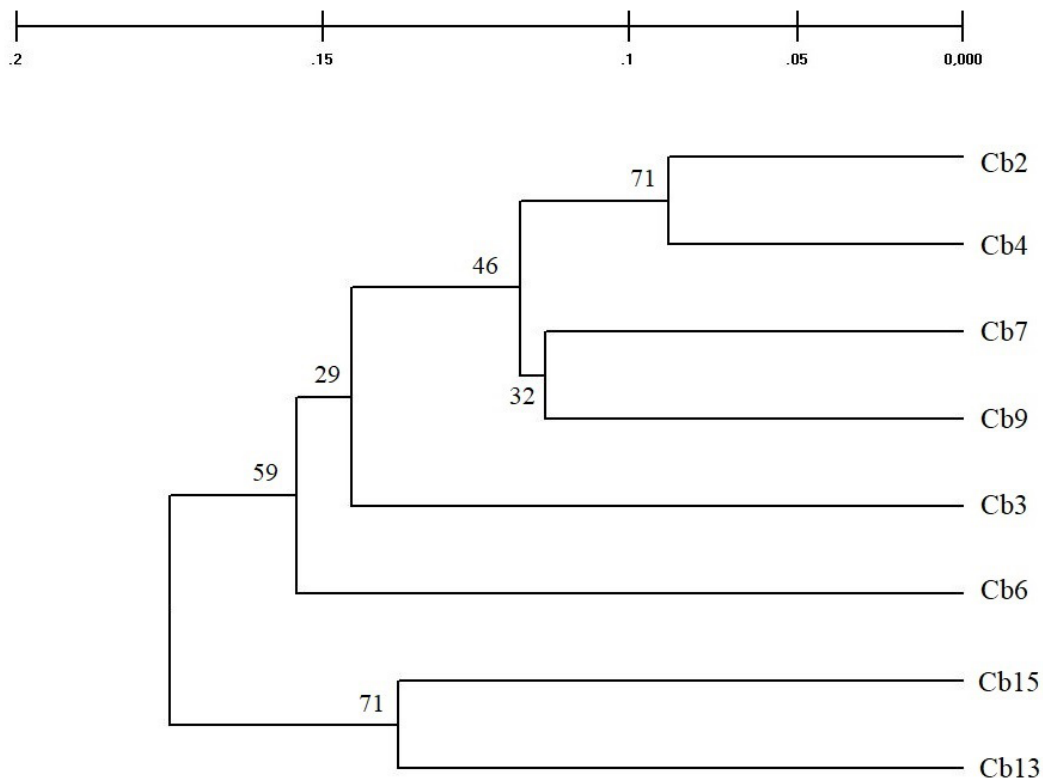


Рис. 2. Дендрограмма сходства популяций *Corydalis bracteata* на основе данных ISSR-анализа.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Михайлова М. А.** Критический обзор хохлаток (*Corydalis* Vent., Fumariaceae) секции *Archaeocarpus* M. Pop. // Новости сист. высш. раст. – Л.: Наука, 1982. – Т. 19. – С. 98–104.
- Пешикова Г. А.** Семейство Fumariaceae DC. Дымянковые // Флора Сибири: Berberidaceae – Grossulariaceae. – Новосибирск: Наука, 1994. – Т. 7. – С. 32–43.
- Положий А. В., Лошкарева Л. Н., Гудошников С. В., Копанева Г. А.** Семейство Fumariaceae DC. Дымянковые // Флора Красноярского края: Paraveraceae – Rosaceae. – Томск: Издательство Томского университета, 1964. – Вып. 5. – С. 7–8.
- Степанов Н. В.** Новые данные о желтоцветковых хохлатках (*Corydalis* DC. – Fumariaceae) секции *Corydalis* Красноярского края // Вестник КрасГАУ, 2015. – Вып. 6. – С. 175–182.
- Zietkiewicz E., Rafalski A., Labuda D.** Genome fingerprinting by simple sequence repeat (SSR)-anchored polymerase chain reaction amplification // Genomics. – Canada, 1994. – № 20 (2). – С. 176–183.