

Министерство науки и высшего образования Российской Федерации
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ
ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
«САРАТОВСКИЙ НАЦИОНАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ
ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ ИМЕНИ Н.Г.ЧЕРНЫШЕВСКОГО»

Кафедра генетики

**ИЗМЕНЧИВОСТЬ ОКРАСКИ ЛИСТОЧКОВ ОКОЛОЦВЕТНИКА У
TULIPA GESNERIANA L. НА ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ АРЕАЛА**

АВТОРЕФЕРАТ БАКАЛАВРСКОЙ РАБОТЫ

Студента 4 курса 422 группы
направления 06.03.01 Биология
биологического факультета
Гусева Даниила Александровича

Научный руководитель
профессор, док. биол. наук

 08.06.19 А.С. Кашин
дата, подпись

Заведующий кафедрой
доктор биологических наук, доцент

 08.06.19 О.И. Юдакова
дата, подпись

Саратов 2019

Введение

Актуальность темы исследования. Одной из основных экологических проблем современности является уменьшение биологического разнообразия. Снижение биоразнообразия определяется вымиранием редких видов и увеличением биологических инвазий. Разработка мер по сохранению численности редких видов и предотвращению биологических инвазий основывается на всестороннем изучении данных видов на всех уровнях организации, включая исследования на популяционном уровне.

Tulipa gesneriana L. занесен в Красную книгу РФ как сокращающийся в численности вид. Возрастающее антропогенное воздействие в виде распашки целинных степей и перевыпаса скота на местах произрастания ценопопуляций вида обуславливает уменьшение его численности. На сегодняшний день ареал *T. gesneriana* сократился до разобщенных частей, состоящих из изолированных участков, которыми в настоящее время представлены популяции вида. Численность данного вида на территории Саратовской области является уменьшающейся.

В настоящее время объем сведений об особенностях популяционной биологии и экологии *T. gesneriana*, необходимых для формирования охранных мер, а так же мер по восстановлению численности, остается недостаточным. Исходя из этого, является актуальным всестороннее изучение биологии и экологии вида на популяционном уровне, в том числе исследование конкретных морфологических признаков, таких как окраска околоцветника.

Научная новизна. Проведено исследование зависимости изменчивости окраски околоцветника от географического расположения ценопопуляций растений *T. gesneriana* на значительной части его ареала. Проведен корреляционный анализ между хроматическими составляющими окраски цветков и географическим положением популяций. Выявлена закономерность распределения основных вариантов окраски околоцветника внутри исследованной части ареала вида.

Цель работы: выявление особенностей географического распределения окраски листочков околоцветника *T. gesneriana* на Европейской части ареала.

Задачи: 1- Определение по фотографиям цвета листочков околоцветника особей из исследованных ценопопуляций;

2- Выявление основных хроматических составляющих окраски околоцветника растений;

3- Выявление связи между хроматическими составляющими окраски и географическим положением популяций методом корреляционного и дисперсионного анализов.

Выпускная квалификационная работа включает в себя 3 главы: 1 Литературный обзор; 2 Материалы и методы исследований; 3 Экспериментальная часть. Изучение географических особенностей распределения окраски венчика цветка у *Tulipa gesneriana* L

Литературный обзор

Рассмотрены следующие литературные источники по вопросам: сохранение биоразнообразия как одна из экологических проблем современности [Злобин и др., 2013; Андропова, 2007; Методические..., 2008; Ишбирдин, Ишмуратова, 2009; Молканова и др., 2008]; основные направления изучения редких видов растений на популяционном уровне [Флинт, 2002; Национальная ..., 2004; Работнов, 1950; Работнов, 1975; Уранов, 1975; Петровский, 1961; Программа..., 1986; Ценопопуляции..., 1976; Кричфалуший, Комендар, 1990; Harper, White, 1971; Марков, 2012; Grime, 1979; Злобин, 1984; Злобин, 1989; Ишбирдин и др., 2005; Ишбирдин, Ишмуратова, 2004; Ростова, 2002; Суюндуков, 2002; Жирнова, 2003; Орхидеи ..., 2010; Winn, Gross, 1993; Хадеева и др., 2012; Кашин и др., 2016а; Шанцер и др., 2011; Фризен, 2007]; популяционные исследования представителей рода *Tulipa* L. [Муллабаева, 2006; Муллабаева, Мухаметшина, Султангужина, 2010; Муллабаева, Бикбулатова, 2004; Сулейманова, 2012; Мухаметшина, 2010; Мухаметшина и

др., 2014; Кутлунина и др., 2013; Tulipa ..., 2009; Демина и др., 2012; Лыу и др., 2016; Veigaa et al., 2016; Irwin, Strauss 2005; Rausher, 2008; Clegg, Durbin, 2000; Nieuwhof et al., 1988; Поляков, Лях, 2014; Бойка, Лях, 2015; Koski, Galloway, 2017; Faegri, Pijl 1979; Schemske, Bierzychudek, 2007; Masko et al., 2004; Wessinger, Rausher, 2012; Arista et al., 2013; Körner, 2007; van Eijk et al., 1987; Крицкая и др., 2014; Крицкая и др., 2018; Давиденко и др., 2013]; *Tulipa gesneriana* L. как охраняемый вид флоры России [Мордак, 1990; Введенский, 1935; Мордак, 1979; Литвинская, 2008; Хохлов и др., 1978; Печеницын, 1989; Бочанцева, 1962; Ахметова, Миронова, 2009; Тимина и др., 2016; Абдураимов, 2017; Эпиктетов, Белялов, 2013; Лазьков, Пашинина, 2011; Van Raamsdonk, 1995; Zonneveld, 2009; Красная ..., 2006; Ивашенко, 2005; Бордзіловський, 1950; Перегрим, 2009; Сагалаев, 2006; Красная, 2017; Красная ..., 2007; Красная книга Тамбовской области, 2002].

Материалы и методы исследований

Исследование окраски листочков околоцветника проводили в 59 популяциях *Tulipa gesneriana* L. (= *Tulipa schrenkii* Regel, *T. suaveolens* Roth) из Саратовской, Самарской, Оренбургской, Волгоградской, Ростовской, Астраханской обл., Краснодарского края, Республик Калмыкия и Крым, а также из Западного Казахстана, т.е. фактически охвачена вся европейская часть ареала вида.

Фотографирование осуществлялось в ясный солнечный день цифровой камерой NICON D3300 с объективом NICON DX VR AF-P NIKKOR (18-55 mm, 1:3/5-5/6 G), зафиксированной на штативе. Настройки камеры: автоматический баланс белого, выдержка 1/60, ISO-A 1200, диафрагма 4.5, фокусное расстояние 55 мм, разрешение изображения 6000 x 4000.

Определение цвета листочков околоцветника проводилось по цифровым фотографиям при помощи программы Adobe Photoshop CS9 [<http://www.adobe.com>].

При анализе изображений были использованы два типа фотографий:

1. Крупные изображения отдельных цветков тюльпана. При этом количество различных цветовых форм, отснятых для каждой популяции, определялось исходя из степени ее цветового полиморфизма. В этом случае количество фотографий для каждой популяции составляло не менее 30, даже в случае ее абсолютной визуальной монохромности. 2. Мелкомасштабные фотографии популяций. При этом для анализа цветки выбирались случайным образом. Размер поля зрения подбиралось таким образом, чтобы на экране отображался единственный цветок, состоящий не менее чем из 100 пикселей. Таким образом, по окончании отбора и в первом и во втором случае для каждой популяции был получен набор фотографий цветков с разрешением не менее 300 точек на дюйм, отражающих количественное соотношение вариантов окраски, достаточно четких, чтобы исключить смешение цветов соседних пикселей (автоматическая настройка камеры на резкость произведена по листочкам околоцветника).

Дальнейший анализ окраски проводился по отдельным пикселям каждой из полученных фотографий. Для каждой фотографии цветка отбиралась случайная (независимо от расположения в пределах цветового пятна цветка), неповторная (одна и та же цветовая точка никогда не анализировалась дважды) выборка из 10 пикселей, которые анализировались в соответствии с цветовой моделью L^*a^*b [<http://www.spectrophotometry.ru>].

Результаты первичных замеров анализировались в программе Statistica 6.0 [<http://www.statsoftstatistica.ru>] методом однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) с целью выявления значимых различий в окраске околоцветника отдельных растений. В дальнейшем для каждой популяции был вычислен показатель среднего цвета. Выявление связи между окраской околоцветника и географическим положением популяции проведено методом корреляционного анализа с вычислением линейного и рангового коэффициентов корреляции в парах признаков. Признаки окраски: хроматические составляющие a и b . Признаки географического положения:

географическая широта, географическая долгота, высота над уровнем моря и степень континентальности климата K . Все статистические расчеты проводились при уровне значимости $p=0,05$. Степень континентальности климата оценена в соответствии с представлениями Н.Н. Иванова [Климатические ..., 1989; Хромов, 1974] согласно упрощенной формуле $K = 100A/0,33\varphi$ (%), где A – годовая амплитуда температуры воздуха, °С, φ – географическая широта [Пряхина, Ормели, 2017].

Картографические материалы подготовлены в программе ArcMap 10.3 [<http://desktop.arcgis.com/ru/arcmap/>]. Категории в нанесенных на карту-основу круговых диаграммах соответствуют желтой, красной и любой другой окраске околоцветника. В категорию «желтая окраска» отнесены растения, хроматические составляющие цвета околоцветника которых находятся в пределах a : $-18 \div 22$; b : $84 \div 127$; в категорию «красная окраска» – растения с хроматическими характеристиками околоцветника a : $-121 \div 127$; b : $100 \div 127$. При иных комбинациях значений хроматических составляющих цвета, а также в случае пестролепестности, растения относились к категории «прочие».

Экспериментальная часть.

Изучение географических особенностей распределения окраски венчика цветка у *Tulipa gesneriana* L

Исходя из результатов анализа данных по окраске листочков околоцветника *T. gesneriana* обнаружена обратная зависимость степеней выраженности хроматических компонентов a и b , являющихся соответственно интенсивностью красного и желтого цветов окраски околоцветника. В большинстве исследованных популяций преобладают желтоцветковые особи, при этом вариабельность интенсивности желтого цвета между популяциями является незначительной. Более разобшенная группа образована популяциями, в которых преобладают особи с красной и розовой окраской цветков.

Для выявления взаимосвязи между хроматическими составляющими

окраски листочков околоцветника и географического расположения соответствующих популяций был проведен корреляционный анализ.

По результатам корреляционного анализа наиболее значимой является корреляционная связь между окраской венчика цветка и географической широтой мест произрастания популяций *T. gesneriana*. Между хроматической составляющей *a* (красная окраска) и географической широтой мест произрастания популяций существует достоверная обратная корреляция средней силы по коэффициенту корреляции Спирмана, тогда как между хроматической составляющей *b* (желтая окраска) и географической широтой мест произрастания растений наблюдается достоверная прямая корреляция средней силы. На территории европейской части ареала вида с увеличением географической широты с юга на север идет увеличение доли желтоцветковых форм и уменьшение доли особей с красной окраской цветков.

Между хроматической составляющей *a* (красная окраска) и географической долготой мест произрастания популяций выявлена отрицательная корреляция слабой силы, при этом между хроматической составляющей *b* (желтая окраска) и географической долготой мест произрастания корреляция отсутствует.

Между хроматической составляющей *a* (красная окраска) и высотой над уровнем моря обнаружена отрицательная корреляция средней силы, при этом, корреляция между хроматической составляющей *b* (желтая окраска) и высотой над уровнем моря, отсутствует. Также корреляция отсутствует между окраской лепестков околоцветника и степенью континентальности климата.

На основании координат ценопопуляции были распределены по четырем квадрантам прямоугольной координатной сетки. Начало отсчета этой системы координат находится в условном центре исследованной части ареала тюльпана (координаты $49,5^{\circ}$ с.ш. и $45,5^{\circ}$ в.д.), вычисленной как среднее значение из координат наиболее удаленных ценопопуляций. Проведенный дисперсионный анализ (One-way ANOVA) показал, что все четыре группы ценопопуляций (по

квадрантам координатной сетки) достоверно различаются (уровень значимости $p=0,05$) по параметрам красной и желтой хроматических составляющих. В первом случае $F=10,8$ ($F_{кр}=3,62$), во втором $F=3,89$ ($F_{кр}=3,62$). Дальнейшие расчеты показали, что для обеих хроматических составляющих можно говорить о наличии ярко выраженного градиента в направлении с севера на юг. Отсутствие в этом случае градиента в направлении запад-восток можно считать обусловленным издержками исследования, так как в четвертом и втором квадранте количество обследованных ценопопуляций меньше, чем в первом и третьем.

Однако, ареал *T. gesneriana* вытянут с юго-запада на северо-восток, поэтому его географический центр находится в координатах $59,5^0$ с.ш., $45,5^0$ в.д. При помещении в данный центр системы координат и ее развороте на 45 градусов относительно первого варианта ось абсцисс оказывается проходящей с юго-запада на северо-восток. При проведении однофакторного дисперсионного анализа в данном случае было выявлено достоверное различие, при уровне значимости $p=0.05$, четырех групп популяций по параметрам хроматических составляющих: в случае хроматической составляющей *a* (красная окраска) $F=10,51$ ($F_{кр}=3,62$), в случае хроматической составляющей *b* (желтая окраска) $F=4,64$ ($F_{кр}=3,62$). Выявлено наличие выраженного градиента в направлении юго-запад – северо-восток.

Таким образом, в южных частях ареала преобладают растения с красной окраской околоцветника, в северной – с желтой. Ряд исключений связан, вероятно, с локальными климатическими особенностями некоторых территорий и абсолютной высотой местности, вносящей вклад в ее температурный режим. Кроме того, отмечена тенденция к повышению степени цветового полиморфизма в центральных частях ареала, тогда как популяции, находящиеся на его границах, как правило, мономорфны.

Выявленные закономерности географического распределения цветового полиморфизма *T. suaveolens* частично согласуются с мнением Талиева [Taliev,

1930] относительно географического распределения окраски венчика цветка *T. turkestanica* (Regel) Regel, высказанным им на основе визуальных наблюдений. Наиболее обычная окраска цветов этого вида такова: внутренняя сторона листочков околоцветника кремово-белая, кроме основания, которое имеет желтое пятно. Наружная сторона листочков окрашена в различные оттенки красноватого, красновато-зеленоватого или фиолетового, главным образом, за счет антоцианов. Описанная окраска характерна для *T. turkestanica*, собранного из самых разных точек Средней Азии. Однако, по наблюдениям автора, в северной части ареала, выходящей за пределы туркестанского региона, распространены особи этого вида с полностью желтой окраской цветка.

Есть некоторые указания и на зависимость окраски листочков околоцветника ряда покрытосеменных от географической долготы, причём с той же закономерностью, что выявлена нами у *T. suaveolens*. Так, например, показано, что в пределах европейского континента в популяциях *Gentiana lutea* L. (Gentianaceae), произрастающих на Пиренейском полуострове [Veigaa et al., 2016], цветовой полиморфизм чётко структурирован географически с запада на восток – от оранжевых форм к желтым. В нашем исследовании также наблюдается пусть и менее сильная, чем с широтой, связь между хроматической составляющей *a* и долготой местности, то есть красная окраска цветка *T. suaveolens* преобладает на юго-западе исследованной части ареала и доля цветков с такой окраской в популяциях снижается в направлении на северо-восток.

Всё это позволяет говорить о том, что какой-то общий фактор определяет этот сходный характер цветового полиморфизма у цветковых, и об общей для них закономерности изменчивости окраски венчика околоцветника от красной к жёлтой хроматической компоненте в направлении, прежде всего, с юга на север, и, в меньшей мере, с юго-запада на северо-восток, т.е., прежде всего, в широтном и, в меньшей мере, - в долготном направлениях.

Это тем более очевидно, если проследить характер цветовой окраски

осенней листвы древесной растительности с также бросающимся в глаза градиентом в направлении с юга на север и в горах по высоте над уровнем моря. В пользу того же говорят и результаты ряда физиолого-биохимических работ. Так, например, в работе Иванова с соавт. [2013] показано, что содержание хлорофиллов (a + b) у растений степной зоны не изменялось с географической широтой, в то время как содержание каротиноидов, одной из групп «красящих» веществ у растений, определяющих желтый цвет [van Eijk et al., 1987] - в листьях увеличивалось от 1.0 до 1.5 мг/г в направлении с юга на север, причём на относительно незначительном протяжении степной зоны Южного Урала.

Характер географического распределение цветового полиморфизма у *T. suaveolens* можно было бы объяснить следствием флуктуаций уровня Понто-Каспия и особенностями вторичного заселения этих территорий после регрессий в Четвертичном периоде. В пользу возможности этого косвенно указывает тот факт, что при изучении с использованием ISSR маркеров генетического разнообразия популяций этого вида, произрастающих на территории Оренбургской, Самарской, Саратовской и Волгоградской обл. [Kashin et al. 2016; Kritskaya et al. 2018], выявлены четыре генетические группы, различающиеся по степени вариабельности и неравномерно распространенные по рассматриваемой территории. Предложена гипотеза о том, что степень генетического сходства и различия между популяциями связана со временем и особенностями заселения растениями этого вида указанной территории после Раннехвалынской трансгрессии Каспийского моря. В пользу выдвинутой гипотезы свидетельствуют и данные, полученные в результате секвенирования пластидной ДНК и ITS региона рибосомальной ДНК по распределению риботипов в пределах всей европейской части ареала [Kritskaya et al., в печати]. Однако предпринятая в работе попытка связать пластидные или ядерные гаплотипы с окраской цветка оказалась безуспешной. К тому же, трансгрессии Каспийского и Черного морей имели более или менее четкую географическую локализацию, не совпадающую с современным распределением цветового

полиморфизма *T. suaveolens*, а ареалы других вышеуказанных видов вообще не подвергались подобного рода воздействию, так как большей частью находятся за пределами трансгрессий Понто-Каспия.

Широтный градиент окраски цветка также может быть связан с пространственными изменениями в фауне опылителей или травоядных животных [Irwin and Strauss 2005, Strauss and Whittall 2006, Streisfeld and Kohn 2007, Rausher 2008, Renoult et al., 2013]. Однако исследование насекомых – опылителей *T. suaveolens* в пределах европейской части России не выявило каких-либо пространственных различий в их родовом составе [Петрова и др., 2019]. Основными опылителями *T. suaveolens* на указанной территории являются жуки семейства Scarabaeidae (*Pygopleurus vulpes* F. (= *Amphicoma vulpes*), *Epicometis hirta* Poda. и др.) и пчелы рода *Andrena* (*Andrena gravida* Imhoff, *Andrena nanula* Nylander и др.). Известно, что у большинства пчел отсутствуют рецепторы красного цвета [Chittka and Waser 1997, Briscoe and Chittka 2001]. Однако это не означает, что они совсем не могут обнаружить красные цвета [Rodríguez-Gironés and Santamaría 2004], просто цветки красных оттенков могут обнаруживаться хуже по сравнению с желтыми, например, которые они видят очень хорошо. Тем не менее, в исследовании пчелы отлавливались как с желтых, так и с красных цветков. Это может быть связано с уникальной способностью листочков околоцветника тюльпанов отражать свет [Vignolini, 2013]. Optical signature клеток эпидермиса в них характерна для дифракционной решетки (diffraction grating), благодаря чему солнечный свет, падающий на листочки околоцветника не только зеркально отражается, но и делает решетчатую поверхность радужной [Vignolini, 2013]. Последнее также может иметь значение для привлечения жуков-опылителей, которые способны видеть поляризованный свет [Warrant, 2010; Carter et al., 2016].

Что же касается прессинга травоядными животными, то и эта гипотеза кажется маловероятной, поскольку повреждаются насекомыми-фитофагами обычно только зеленые части растения и семена. Цветки могут поедаться также

домашними и дикими животными, но при этом ни те, ни другие не имеют каких-либо цветовых предпочтений.

Выводы

1. В европейской части ареала *T. suaveolens* ярко выражен градиент окраски цветка в направлении с юго-запада на северо-восток, по которому интенсивность «красной» хроматической составляющей снижается, а «жёлтой» - увеличивается. Выявлена корреляция средней силы между обоими хроматическими составляющими, - с одной стороны, - и географической широтой мест произрастания популяций *T. gesneriana*. Между хроматической составляющей *a* (красная окраска) и географической долготой мест произрастания популяций выявлена отрицательная корреляция слабой силы, при этом между хроматической составляющей *b* (желтая окраска) и географической долготой мест произрастания корреляция отсутствует.

2. Между хроматической составляющей *a* (красная окраска) и высотой над уровнем моря обнаружена отрицательная корреляция слабой силы, при этом, корреляция между хроматической составляющей *b* (желтая окраска) и высотой над уровнем моря, отсутствует.

3. Корреляция между окраской лепестков околоцветника и степенью континентальности климата на исследованной территории отсутствует.

4. Какой-то общий фактор определяет сходный характер цветового полиморфизма у цветковых, и об общей для них закономерности изменчивости окраски венчика околоцветника от красной к жёлтой хроматической компоненте в направлении, прежде всего, с юга на север, и, в меньшей мере, с запада на восток, т.е., в большей степени в широтном и, в меньшей - в долготном направлениях.

