



УДК 582.675.1:581.4+574.3

Сравнительный морфологический анализ популяций некоторых сибирских видов рода *Trollius* (Ranunculaceae)

И. Р. Путилин^{1,2,4*}, Н. В. Степанов^{1,5}, И. Е. Ямских^{1,6}, И. В. Жданова^{1,7}, М. Г. Куцев^{3,8}

¹ Сибирский федеральный университет, пр. Свободный, д. 79, г. Красноярск, 660041, Россия

² Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, ФИЦ «Красноярский научный центр СО РАН», Академгородок, д. 50, стр. 28, г. Красноярск, 660036, Россия

³ Алтайский государственный университет, пр. Ленина, д. 61, г. Барнаул, 656049, Россия

⁴ E-mail: irputilin@mail.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-1948-6808>

⁵ E-mail: stepanov-nik@mail.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-0692-8796>

⁶ E-mail: iyamskikh@mail.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-1424-9547>

⁷ E-mail: zhdanova1ria@yandex.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0009-0003-2005-492X>

⁸ E-mail: m_kucev@mail.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-2284-6851>

* Автор для переписки

Ключевые слова: геометрическая морфометрия, купальницы, популяция, прикорневые листья, статистический анализ, цветок.

Аннотация. В работе проведён поиск признаков-маркеров и оценка значимости этих морфологических характеристик цветка и листовой пластинки прикорневого листа в вопросе видовой идентификации некоторых сибирских видов р. *Trollius*. Для решения данной проблемы были использованы как классические подходы к анализу морфологии, так и современные методы геометрической морфометрии, ограничено встречающиеся в отечественной литературе. Определено, что параметры листовой пластинки в действительности играют довольно важную роль для отнесения растения к тому или иному виду. Проведены попарные тесты Тьюки по каждому отдельному признаку и по совокупности всех признаков. Для некоторых относительных признаков, в т. ч. указанных в литературе как таксономически важных, проведена оценка значимости различий между видами. По полученным результатам выявлена морфологическая близость видов *T. asiaticus* и *T. kytmanovii*. Определены статистически значимые признаки, позволяющие разрешить вопрос о самостоятельности видов *T. vitalii* и *T. kolonok* – длина стилодиев, ширина лепестков-нектарников в основании. При использовании методов геометрической морфометрии определена межвидовая вариация форм листовых пластинок.

Comparative morphological analysis of certain Siberian species populations of the *Trollius* genus (Ranunculaceae)

I. R. Putilin^{1,2}, N. V. Stepanov¹, I. E. Yamskikh¹, I. V. Zhdanova¹, M. G. Kutsev³

¹ Siberian Federal University, Svobodny Pr., 79, Krasnoyarsk, 660041, Russian Federation

² Sukachev Institute of Forest Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Federal Research Center “Krasnoyarsk Science Center Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences”, Akademgorodok, 50/28, Krasnoyarsk, 660036, Russian Federation

³ Altai State University, Lenina Pr., 61, Barnaul, 656049, Russian Federation

Keywords: basal leaves, geometric morphometrics, globeflowers, population, statistical analysis.

Summary. This work is aimed at searching for marker features and assessing the significance of these morphological characteristics of the flower and basal leaf blade in the process of species identification of some Siberian species of the genus *Trollius* is assessed. To solve this problem, both classical approaches to the analysis of morphology and modern geometric morphometrics approach were used, which had not previously been widely encountered in the Russian scientific papers. It has been determined that the parameters of the leaf blade actually play a rather important role in classifying a plant to a particular species. Pairwise Tukey tests were conducted for each individual feature and for the totality of all features. For some relative features, including those listed in the literature as taxonomically important, the significance of differences between species has been assessed. Based on the results obtained, the problem of morphological similarity of *T. asiaticus* and *T. kytmanovii* has been identified. Statistically significant features have been identified that allow us to resolve the issue of the independence of the *T. vitalii* and *T. kolonok* species – the length of the styles and the width of the nectary petals at the base. The interspecific variation of leaf blade shapes has been determined within the framework of geometric morphometry.

Введение

Trollius L. (купальница) – род многолетних травянистых растений семейства Лютиковые (Ranunculaceae Juss.) с голарктическим распространением, насчитывающий от 30 до 35 видов (Doroszevska, 1974; Kadota, 1987; Kadota, 2016). Наибольшее видовое разнообразие представлено в восточноазиатской флористической области (Doroszevska, 1974; Desperes et al., 2002), около 12 видов произрастает на территории Сибири (Erst et al., 2018). В рамках ревизии рода (Doroszevska, 1974) виды разделены на 7 секций, однако высокая экологическая и, соответственно, морфологическая изменчивость не позволяют установить чёткие границы между секциями. Юичи Кадота (Kadota, 2016) выделяет восьмую секцию *Yezoinsulicola* вследствие описания двух новых видов, произрастающих на территории Японии.

В работах, посвящённых изучению морфологии купальниц, встречаются попытки обозначить межвидовые границы по соотношению количества чашелистиков к количеству лепестков-нектарников (Buglova, 2017), по соотношению длины нектарников к длине тычинок (Siplivinsky, 1972; Lufarov et al., 2018; Erst et al., 2019), однако в подобных работах не приводятся статистических обоснований. К тому же не учитываются признаки, связанные с вегетативными органами, либо их описание ограничивается коротким списком признаков («форма листа», «край листовой пластинки»). Некоторые, из описанных к данному моменту видов, не признаются научным сообществом. В частности, Д. Н. Шауло (Shaulo, 2006) считает, что размеры цветка, параметры нектарников и степень расчленённости листовой пластинки у *Trollius vitalii*

Stepanov укладывается в рамки вида *Trollius asiaticus* L., так как Н. В. Степанов выводит родство *T. vitalii* от *Trollius bargusinensis* Sipliv. (Stepanov, 1994), который, в свою очередь, не отделяется от *T. asiaticus*, согласно Н. В. Фризену (Friesen, 1993). При этом не рассматриваются таксономически важные признаки, упомянутые в протологе (Stepanov, 1994), такие как форма, длина и изогнутость завязей и длина стилодиев. У голотипа *T. bargusinensis* (гербарный образец – LE 01038878) длина стилодиев составляет около 2 мм, что кардинально не соответствует диагнозу вида, принятому во «Флоре Сибири» (Friesen, 1993). «Рамки вида» *T. asiaticus* в части, касающейся именно этих особенностей и обозначенные позже (Erst et al., 2019), указывают, что длина стилодиев варьирует от 0,5 до 1 мм. Для *T. asiaticus* В. Н. Сипливинским выбран лектотип из линнеевского гербария (Siplivinsky, 1972) – образец 716.2 (LINN). У лектотипа длина стилодиев составляет около 1,5 мм, что не соответствует диагнозу вида (Friesen, 1993; Erst et al., 2018). Данный лектотип линнеевского гербария собран «by Gerber, principally in the district of the River Don or Astrachan» (Linnean Online. URL: <https://linnean.access.preservica.com>). Эта территория находится далеко за пределами известного ареала *T. asiaticus*. Возможно, собранные растения выращены в культуре, и тогда не ясно место их сбора. В любом случае лектотип *T. asiaticus* относится к другому виду, нежели тот, который понимается современными авторами как купальница азиатская. Не соответствует лектотип и другим, рассматриваемым в данной работе видам. В работе М. М. Серебряного (Serebryanyi, 2019) *T. vitalii* относится к синонимам *Trollius chinensis* Bunge на основании сходства некоторых признаков, таких как длина

и форма стилодиев, длины нектарников и чашелистиков, форма завязи. Ещё в одной работе, посвященной купальницам, Л. В. Буглова и Н. С. Нуждина (Buglova et al., 2018) затрагивают таксономический статус *T. vitalii*. По мнению данных авторов, *T. vitalii* полностью вписывается в рамки *T. asiaticus*, что, на наш взгляд, не совсем соответствует приведенным ими же данным: три образца *T. vitalii* в результате анализа генетического полиморфизма оказались настолько неодинаковы, что попали в группы сходств с разными видами (*T. asiaticus*, *T. altaicus* С. А. Мей., *T. sibiricus* Schipcz.). Спорным является также утверждение авторов, что купальница Виталия является гибридом *T. asiaticus* × *T. sajanensis* (Malyshev) Sipliv., при том, что один из родительских видов не отмечен в ближайшем окружении. В работе А. С. Эрста и соавторов (Erst et al., 2018) виды *T. vitalii* и *T. kolonok* Stepanov (Stepanov, 2018) считают синонимами *T. asiaticus*. Таким образом, в настоящее время нет убедительного таксономического решения о некоторых видах. Всё это указывает на неоднозначную ситуацию в понимании статуса отдельных видов и необходимости их более детального исследования.

Целью работы было выявление таксономически важных морфологических характеристик

для видовой идентификации видов рода *Trollius*, произрастающих в центральной и южной частях Красноярского края и в Республике Хакасия и оценка статистической значимости исследованных признаков.

Материалы и методы

В нашей работе был проведён морфологический анализ популяций некоторых видов рода *Trollius*, произрастающих на территории центральной и южной частях Красноярского края и в Республике Хакасия. Объектами исследования являлись 5 популяций видов рода *Trollius* L. (2 – *T. vitalii*, 1 – *T. asiaticus*, 1 – *Trollius kolonok*, 1 – *Trollius kytmanovii* Reverd.). Местоположение изучаемых популяций представлено на рисунке 1, характеристика местообитаний, а также количество образцов для каждой популяции представлены в таблице 1. Исследуемые образцы гербаризировались для дальнейшей работы.

Для проведения морфометрического анализа было измерено 30 морфологических признаков: StH – высота растения, BLH – длина черешка прикорневого листа, LLH1-LLH5 – длина долей листовой пластинки прикорневого листа, LLW1-LLW5 – ширина долей листовой пластинки прикорневого листа, LDDpt – глубина рассе-

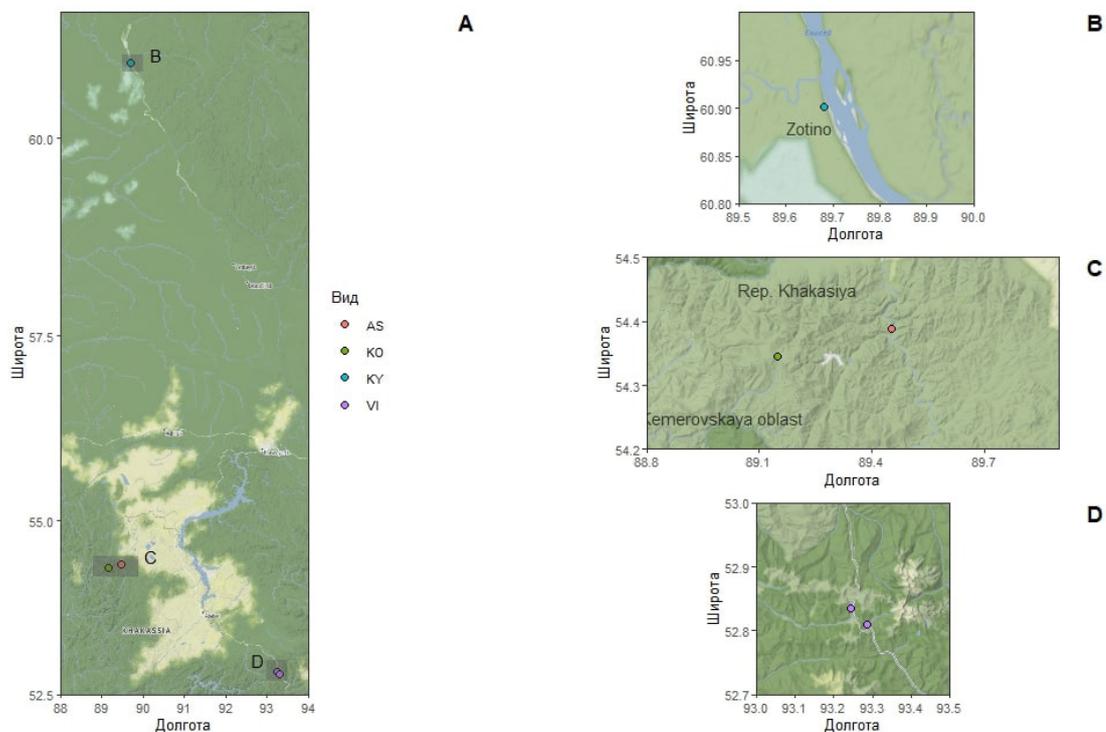


Рис. 1. Местонахождение точек сбора исследуемых популяций: А – общая карта с указанием названий популяций; В – место сбора *T. kytmanovii*; С – места сбора *T. asiaticus* и *T. kolonok*; D – места сбора *T. vitalii*.

Таблица 1. Характеристика местообитаний популяций видов р. *Trollius*

Название популяции (кол-во образцов)	Название сообщества, местоположение	Состав древесно-стоя	Доминирующие виды травяно-кустарничкового яруса (проективное покрытие)	Координаты
AS (32)	<i>Trollius asiaticus</i> L. Березняк с примесью ели, лиственницы хвощевозлаковый (окр. д. Малая Сья, Ширинский р-н, Хакасия)	9Б1Л+Е	<i>Carex cespitosa</i> (20 %), <i>Brachypodium pinnatum</i> (15 %), <i>Equisetum pratense</i> (15 %), <i>Calamagrostis obtusata</i> (15 %), <i>Trollius asiaticus</i> (5 %)	54°23'19" с. ш. 89°27'14" в. д.
VI-1 (37)	<i>Trollius vitalii</i> Stepanov Субальпийское редколесье (Природный парк Ергаки, окр. оз. Ойское, Ермаковский р-н, Красноярский край)	–	<i>Carex altaica</i> (40 %), <i>Veratrum lobelianum</i> (20 %), <i>Vaccinium myrtillus</i> (15 %), <i>Euphorbia sajanensis</i> (10 %), <i>Caltha palustris</i> (10 %), <i>Trollius vitalii</i> (7 %)	52°50'4,6" с. ш. 93°14'36,5" в. д.
VI-2 (30)	<i>Trollius vitalii</i> Stepanov Субальпийский луг (Природный парк Ергаки, окр. Тормозаковского моста, Ермаковский р-н, Красноярский край)	–	<i>Alopecurus pratensis</i> (25 %), <i>Euphorbia pilosa</i> (20 %), <i>Pedicularis incarnata</i> (20 %), <i>Geranium albiflorum</i> (20 %), <i>Poa sibirica</i> (15 %), <i>Trollius vitalii</i> (15 %), <i>Rhaponticum carthamoides</i> (15 %), <i>Bupleurum aureum</i> (10 %)	52°48'34" с. ш. 93°17'11" в. д.
SHI (31)	<i>Trollius kolonok</i> Stepanov Высокотравный субальпийский луг (окр. пос. Коммунар, Кузнецкий Алатау, Ширинский р-н, Хакасия)	–	<i>Geranium krylovii</i> (10 %), <i>Trollius kolonok</i> (10 %), <i>Euphorbia pilosa</i> (10 %), <i>Heraclium sphondylium</i> sp. (15 %), <i>Allium ursinum</i> (15 %)	54°20'42" с. ш. 89°8'52" в. д.
KY (17)	<i>Trollius kytmanovii</i> Reverd. Кедрово-сосновый лес разнотравный (окр. с. Зотино, Туруханский р-н, Красноярский край)	8С2К	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> (30 %), <i>Vaccinium myrtillus</i> (30 %), <i>Ledum palustre</i> (20 %), <i>Carex globularis</i> (10 %), <i>Empetrum nigrum</i> (10 %), <i>Trollius kytmanovii</i> (5 %)	60°54'6,7" с. ш. 89°40'51,6" в. д.

чения листовой пластинки прикорневого листа, LDDpt1-LDDpt8 – глубины рассечений долей листовой пластинки, PetWb – ширина лепестка-нектарника в основании, PetW – максимальная ширина лепестка-нектарника, PetL – длина

лепестка-нектарника, SepW – ширина чашелистика, SepL – длина чашелистика, StiL – длина стилодия, PesL – длина пестика без стилодия, StaL – длина тычинки, AntL – длина пыльника. Измерения листовых пластинок производились

штангенциркулем. Измерения морфологических признаков цветка производились с помощью стереомикроскопа МСП-1 с микрометрическим окуляром WF10X/18mm. Все измерения проведены в миллиметровом масштабе.

Статистическая обработка полученных данных проводилась в программной среде R, где для каждого морфологического признака с помощью функции *describe* пакета “psych” (Revelle, 2024) определялись следующие показатели: среднее значение, стандартное отклонение, минимальное значение, 0,25-й, 25-й, 50-й (медиана), 75-й и 97,5-й процентиля, максимальное значение и коэффициент вариации. Для некоторых признаков, в т. ч. приводимых ранее авторами в качестве таксономически важных, проведена оценка значимости различий по критерию Краскела-Уоллиса (т. к. ANOVA подходит только для нормально распределённых данных). Для проверки значимости различий между средними значениями признаков использовался критерий Тьюки (по каждому признаку в отдельности и по совокупности всех признаков) с помощью функции *TukeyHSD* пакета “tseries” (Trapletti, 2023). Для определения признаков-предикторов, которые влияют на принадлежность того или иного организма к конкретному виду, методологически логичнее всего использовать дисперсионный анализ, однако ввиду громоздкости и сложности возможной модели (30 признаков, влияющих на категориальную переменную вида) было решено проанализировать результаты метода главных компонент с целью выявления признаков-предикторов вида, а также реализовать дерево решений с использованием машинного обучения. Для оценки количества главных компонент (по результатам PCA), достаточного для дальнейшего анализа, пользовались критерием Кайзера-Гатмана и моделью Broken Stick (King et al., 1999). Для визуализации распределения данных в пространствах синтетических компонент использовались следующие методы сокращения размерности данных: PCA, SVD – сингулярное разложение (Klema et al., 1980), ICA – метод независимых компонент (Comon, 1994; Marchini et al., 2017), NMF – неотрицательное матричное разложение (Lee et al., 1999; Guajoux et al., 2010), tSNE – стохастическое вложение соседей с t-распределением (Van der Maaten et al., 2008; Krijthe et al., 2020) и UMAP – единый метод аппроксимации и проекции многообразия (McInnes et al., 2017). Для оценки вклада каждой исследуемой переменной в компоненты сравнивали значения

вклада с усреднённым. Затем для оценки различий между парами видов по главным компонентам использовали критерий Тьюки. Для решения задачи классификации исследуемой выборки по видам воспользовались функцией *ctree* пакета “party” (Hothorn et al., 2006), реализующую создание дерева решений (Conditional Inference Tree). Суть реализации дерева решений заключается в использовании статистических тестов для определения оптимальных точек разбиения выборки на заданные классы, что исключает субъективность и предвзятость исследователя.

С целью оценки межвидовых различий по форме листовой пластинки пользовались методами геометрической морфометрии. Гербаризированные прикорневые листья были отсканированы с помощью МФУ Kyocera ECOSYS M204dn со следующими параметрами: формат изображения – A4, плотность пикселей – 600 dpi. Анализ изменчивости форм проводился по каждой из долей листовой пластинки в виду сложности формы листовой пластинки. Расстановка ландмарков (точек, описывающих форму) и формирование tps-файла производили в программах tpsUtil v1.26 и tpsDig2 v2.16. Для 1-й и 5-й долей количество ландмарков составило 26 штук, для 2-й, 3-й и 4-й долей – 25 штук. Нумерация долей листа соответствует представленной на рисунке 2. Статистический анализ полученных форм производился в программной среде R (пакеты “geomorph” (Adams et al., 2013) и “Morpho” (Schlager, 2017)). Для соотнесения полученных форм долей между собой проведено прокрустово преобразование. Для определения зависимости формы (совокупности координат точек) от видовой принадлежности производился прокрустов дисперсионный анализ. Результаты прокрустова дисперсионного анализа использовались для определения значимости различий между видами. Для визуализации межвидовых различий в форме долей листовых пластинок путём уменьшения размерности и путём выявления линейных комбинаций между точками использовались два подхода – метод главных компонент (PCA) и анализ канонических вариаций (CVA) соответственно. В рамках метода главных компонент для геометрического морфометрического анализа определён характер зависимости размера центроида (квадратный корень от суммы квадратов расстояний всех точек формы от центроида) от значений координат точек в первой компоненте для исключения фактора реальных размеров исследуемых объектов.

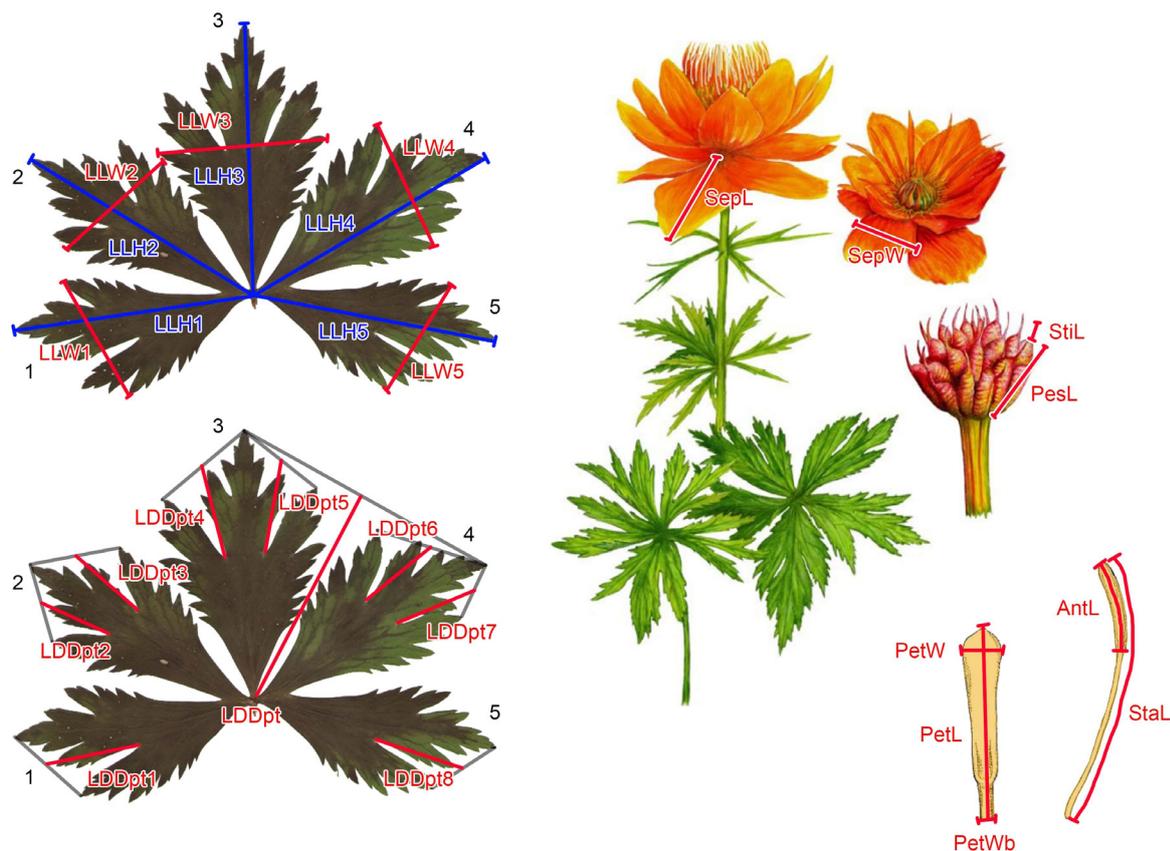


Рис. 2. Морфологические характеристики, используемые в анализе. Нумерация долей прикорневого листа соответствует нумерации в таблице 2.

Результаты и их обсуждение

Анализируя средние значения морфологических признаков исследуемых видов можно отметить следующее. *T. kolonok* характеризуется наибольшими значениями всех измеренных признаков, т. е. является самыми крупным из всех исследуемых видов. К тому же листовая пластинка у этого вида является наиболее глубоко рассечённой. Самыми мелкими листьями обладает *T. vitalii*. Наименее изрезанные листья характерны для *T. asiaticus*. Также *T. asiaticus* характеризуется более короткими частями цветка, за исключением ширины лепестка-нектарника и длины пестика, минимальные значения которых отмечены для *T. vitalii*. Самые короткие стилодии отмечены для *T. kytmanovii*. Все средние значения исследуемых признаков представлены в таблице 2.

Оценка индивидуальной изменчивости морфометрических признаков между исследуемыми видами проводилась с помощью коэффициента вариации по шкале С. А. Мамаева (Мамаев, 1975). Очень высоким уровнем изменчиво-

сти характеризуется длина стилодия (StiL) у *T. asiaticus* – 63,21 %. Высокая вариабельность отмечена для длины пестика у *T. vitalii* (PesL) – 42,56 %. Для остальных признаков отмечен средний, низкий или очень низкий уровни вариации.

Оценка значимости различий между видами с помощью критерия Краскела-Уоллиса производилась по признакам, которые визуально обладают наибольшей вариацией, в том числе, по мнению многих авторов (Siplivinsky, 1972; Buglova, 2017; Lufarov et al., 2018; Erst et al., 2019), обладающим важным диагностическим значением. Сюда относятся как абсолютные признаки – ширина лепестка-нектарника (PetW), длина стилодия (StiL), длина пестика (PesL), глубина 1-го рассечения 1-й доли прикорневого листа (LDDpt1), так и относительные показатели – длина тычинки к длине пыльника (StaL/AntL), ширина к длине чашелистика (SepW/SepL), ширина к длине лепестка-нектарника (PetW/PetL), длина лепестка-нектарника к длине пестика (PetL/PesL).

Согласно анализу отличий абсолютных признаков по критерию Краскела-Уоллиса (рис. 3)

Таблица 2. Средние значения исследуемых морфологических признаков исследуемых популяций растений р. *Trollius*

Признак	Вид			
	<i>T. asiaticus</i>	<i>T. kolonok</i>	<i>T. kytmanovii</i>	<i>T. vitalii</i>
StH	814,96	1019,23*	677,82	520,17**
BLH	374,67	542,23*	344,29	247,98**
LLH1	53,71	91,50*	70,76	42,36**
LLH2	56,54	97,23*	76,29	46,36**
LLH3	55,58	98,73*	75,18	48,07**
LLH4	54,83	99,63*	76,00	46,81**
LLH5	52,25	93,10*	70,41	42,07**
LLW1	35,83	79,40*	50,29	29,62**
LLW2	33,75	68,07*	47,35	25,55**
LLW3	36,33	71,13*	48,18	27,81**
LLW4	32,96	69,33*	45,53	25,83**
LLW5	33,54	77,60*	49,29	29,52**
LDDpt	46,46	83,93*	62,47	40,31**
LDDpt1	22,00**	63,33*	32,41	24,29
LDDpt2	16,75**	41,23*	25,76	17,14
LDDpt3	18,04**	44,63*	26,76	18,93
LDDpt4	17,67**	46,87*	27,24	18,60
LDDpt5	19,21**	45,13*	29,18	19,64
LDDpt6	17,21**	46,60*	27,88	17,57
LDDpt7	15,71**	41,73*	23,94	16,60
LDDpt8	19,04**	61,27*	31,59	22,86
PetWb	0,50**	0,86*	0,77	0,57
PetW	1,17	2,35*	1,77	0,96**
PetL	9,48**	14,85*	11,29	13,02
SepW	9,19**	15,25*	12,43	11,63
SepL	10,42**	17,41*	13,27	14,37
StiL	0,49**	2,48*	0,35	1,52
PesL	3,04	3,19*	2,63	2,42**
StaL	3,51**	5,51*	3,61	4,74
AntL	1,38**	2,17*	1,52	1,91

Примеч.: * – максимальное значение; ** – минимальное значение.

наблюдается следующая картина. По ширине лепестка-нектарника все изученные виды статистически значимо отличаются друг от друга. Наибольшими значениями данного признака обладают особи *T. kolonok* ($2,48 \pm 0,36$ мм), наи-

меньшими – *T. asiaticus* ($1,16 \pm 0,35$ мм). По длине стилодиев все виды также статистически значимо отличаются друг от друга. Максимальными размерами стилодиев характеризуется *T. kolonok* ($2,48 \pm 0,36$ мм), минимальными – *T. asiaticus*

(0,55 ± 0,35 мм). По общей длине пестика значимые отличия наблюдаются для пар видов *T. kolonok* и *T. kytmanovii*, *T. kolonok* и *T. vitalii*, *T. asiaticus* и *T. vitalii*. Все остальные пары видов не имеют статистически значимых отличий друг от друга. Максимальными размерами пестика характеризуется *T. kolonok* (3,19 ± 0,33 мм), минимальными – *T. vitalii* (2,41 ± 0,43 мм). По глубине 1-го разреза 1-й доли прикорневого листа не отличаются друг от друга *T. asiaticus* и *T. vitalii*. Максимальной степенью расчленения доли листа (LDDpt1) обладает *T. kolonok* (63,42 ± 21,61), минимальной – *T. vitalii* (24,66 ± 7,74 мм). Из четырёх вышеуказанных признаков наиболее подходящим для видовой идентификации (в рамках исследуемых видов) можно считать длину стилодия, т. к. помимо результатов анализа по критерию Краскела-Уоллиса, можно обратить внимание на то, что распределения данного признака у разных видов пересекаются меньше всего.

По результатам анализа относительных морфологических характеристик с помощью критерия Краскела-Уоллиса (рис. 4) наблюдается следующая картина. По соотношению длины тычинки к длине пыльника нет значимых отличий между *T. asiaticus* и *T. kytmanovii*. Максимальным значением соотношения, соответственно, наибольшей длиной тычиночной нити характеризуется *T. kolonok* (2,59 ± 0,54), минимальным (наиболее короткая тычиночная нить) – *T. kytmanovii*

(2,07 ± 0,45). По соотношению ширины чашелистика к его длине статистически значимо от всех видов отличается *T. vitalii*. Более округлым чашелистиком характеризуется *T. kytmanovii* (0,94 ± 0,12), более вытянутым – *T. vitalii* (0,81 ± 0,14). По соотношению максимальной ширины лепестка-нектарника к его длине статистически значимые отличия отсутствуют между *T. kolonok* и *T. kytmanovii*. Более удлинённым лепестком обладает *T. kytmanovii* (0,16 ± 0,03), менее удлинённым – *T. vitalii* (0,08 ± 0,02). По соотношению длины лепестка-нектарника к длине пестика значимые отличия отсутствуют для *T. kolonok* и *T. kytmanovii*. Максимальным значением соотношения обладает *T. vitalii* (5,54 ± 0,97), минимальным – *T. asiaticus* (3,54 ± 1,40). Интересным наблюдением является факт, что данное соотношение для *T. vitalii* варьирует от 3,53 до 7,45, что не соответствует данным М. М. Серебряного (Serebryanyi, 2019), относящего данный вид к *T. chinensis*.

Согласно результатам теста Тьюки (рис. 5) по каждому изучаемому признаку наблюдается следующая тенденция. В паре *T. kolonok* и *T. asiaticus* нет значимой разницы по длине пестика. *T. kolonok* статистически значимо отличается от *T. kytmanovii* и *T. vitalii* по всем исследованным признакам, за исключением ширины нектарника в основании для пары с *T. kytmanovii*. *T. kytmanovii* не отличается от *T. asiaticus* по дли-

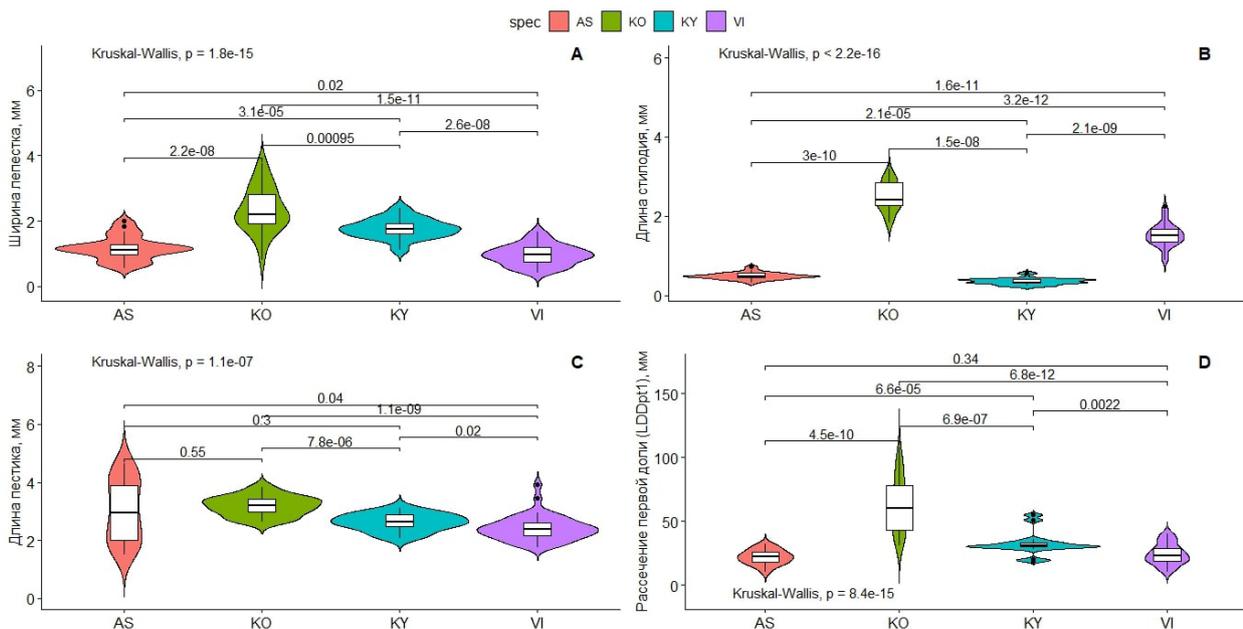


Рис. 3. Боксплоты, визуализирующие распределения измеряемых морфологических характеристик с попарными значениями p-value, полученными с помощью критерия Краскела-Уоллиса: А – максимальная ширина лепестка; В – длина стилодия; С – длина пестика; D – глубина 1-го разреза 1-й доли листа.

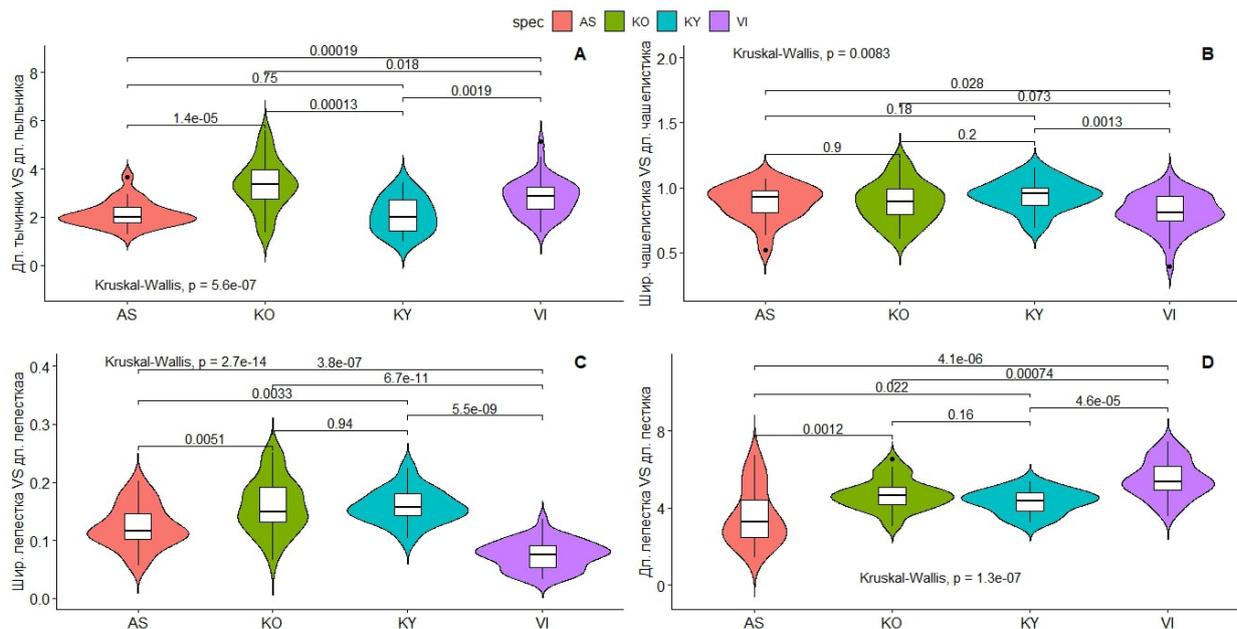


Рис. 4. Боксплоты, визуализирующие распределение относительных морфологических характеристик с попарными значениями p -value, полученными с помощью критерия Краскела-Уоллиса: А – длина тычинки к длине пыльника; В – ширина лепестка к длине лепестка; С – ширина чашелистика к длине чашелистика; D – длина лепестка к длине пестика.

не пыльника (AntL), по длине черешка прикорневого листа, по глубине 1-го разреза 1-ой доли листа, по длинам пестика, тычинки и стилодия. *T. vitalii* отличается от *T. asiaticus* по длинам пыльника, черешка прикорневого листа, длинам 1, 2 и 5 долей листа, ширине 2 и 3 долей, длинам пестика, лепестка, тычинки, а также по длине и ширине чашелистика, стилодиев и высоте растения. Возможное отсутствие различий по некоторым параметрам листовой пластинки между вышеуказанной парой видов можно связать с тем, что в ходе сбора материала вида *T. vitalii* была собрана форма *T. vitalii* f. *asiaticifolius* Stepanov, а данная форма характеризуется слабой разрезанностью листовой пластинки, как и *T. asiaticus*. Виды *T. vitalii* и *T. kytmanovii* не различаются по глубине разреза прикорневого листа, глубине 2-го разреза 5-й доли листа, длине пестика, длине и ширине чашелистика. Конкретные значения p -value для теста Тьюки представлены на рисунке 5.

По совокупности всех измеренных морфологических признаков можно заключить, что согласно критерию Тьюки статистически значимой разницы не наблюдается только для видов *T. asiaticus* и *T. kytmanovii* (рис. 6).

Анализируя результаты теста Тьюки в двух разных имплементациях, наблюдается интересная картина. Виды *T. asiaticus* и *T. kytmanovii*

не отличаются по длинам стилодиев, пестиков, пыльников и тычинок, т. е. по генеративным признакам, однако имеет место дифференциация данных видов по параметрам листовой пластинки прикорневого листа.

Для определения морфологических признаков, вносящих наибольший вклад в общую дисперсию данных, соответственно, являющихся определяющими при видовой идентификации, мы воспользовались методом главных компонент. Согласно критерию Кайзера-Гатмана, для анализа синтетических компонент достаточно использовать 3 первых компоненты. По модели Broken Stick (т. е. при условии, что вклад в общую дисперсию у компоненты больше, чем по данной модели), это количество сокращается до двух. При анализе результатов метода главных компонент видно, что вклад в общую дисперсию данных первой компоненты составляет 71,08 %, второй компоненты – 10,38 %. Можно заключить, что первые две компоненты объясняют 81,46 % всей дисперсии данных (рис. 7).

Интересным является факт, что в первую главную компоненту наибольший вклад вносят все признаки, описывающие форму листовой пластинки прикорневого листа (рис. 7B), а во вторую – признаки, описывающие морфологию цветка (длины лепестка, чашелистика, тычинки, пыльника, стилодия и ширина чашелистика).

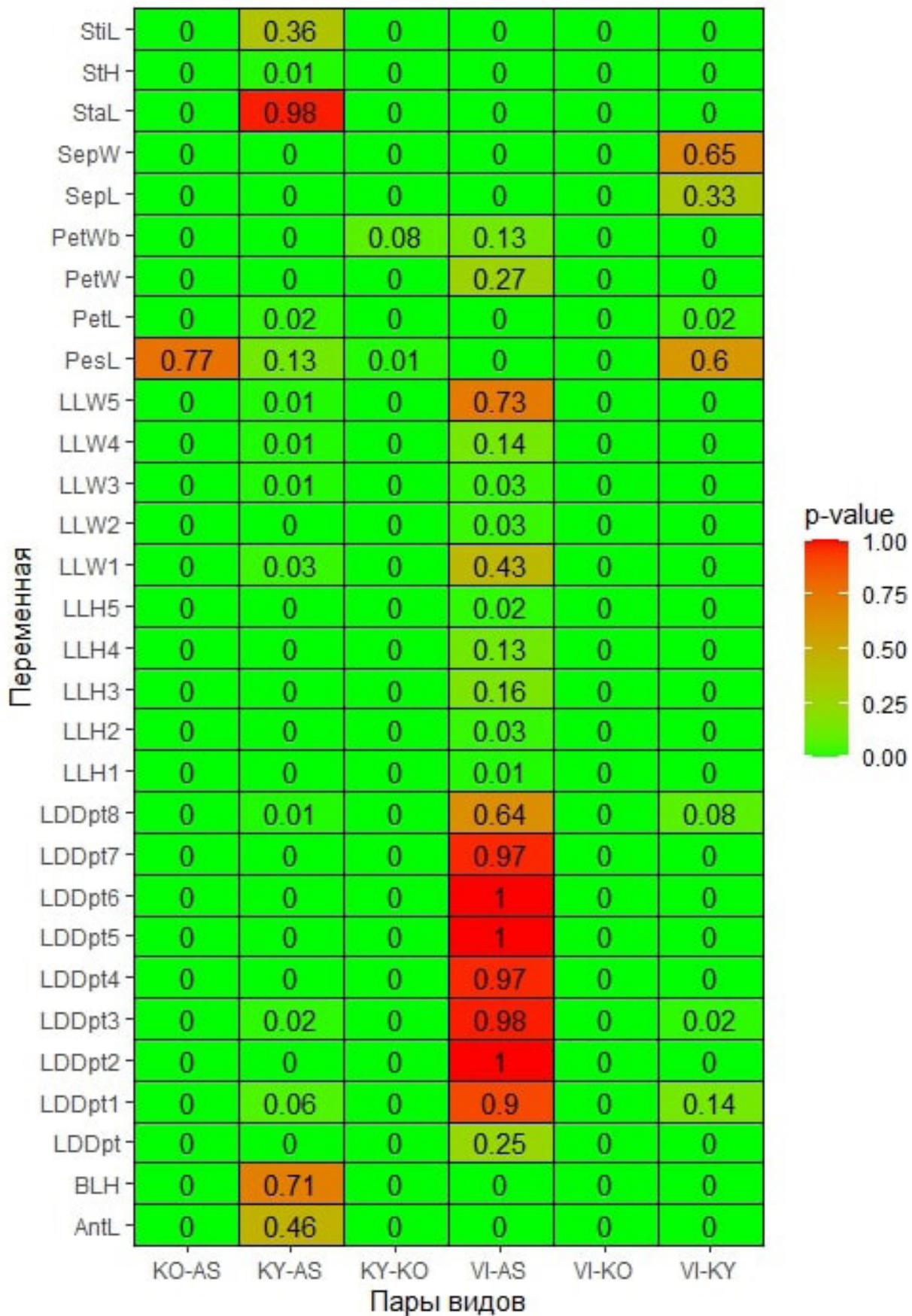


Рис. 5. Значения p-value для критерия Тьюки для попарного сравнения всех изучаемых признаков. Различия считаются статистически значимыми, если p-value < 0,05.

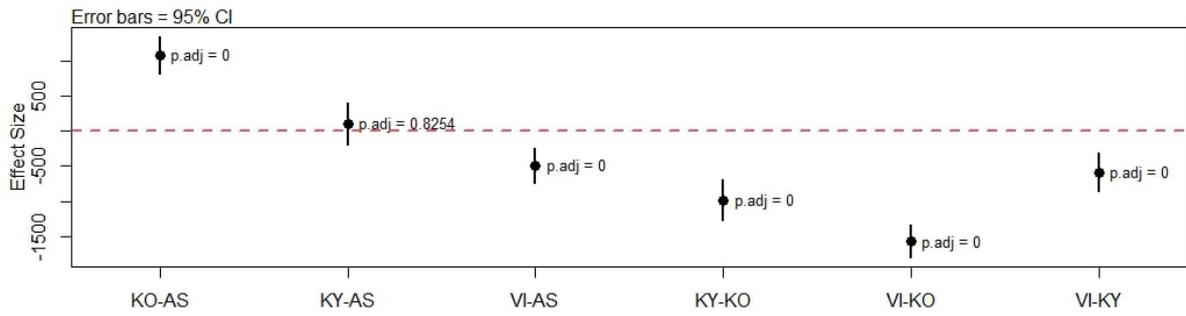


Рис. 6. Результаты попарного сравнения с помощью критерия Тьюки по совокупности всех признаков.

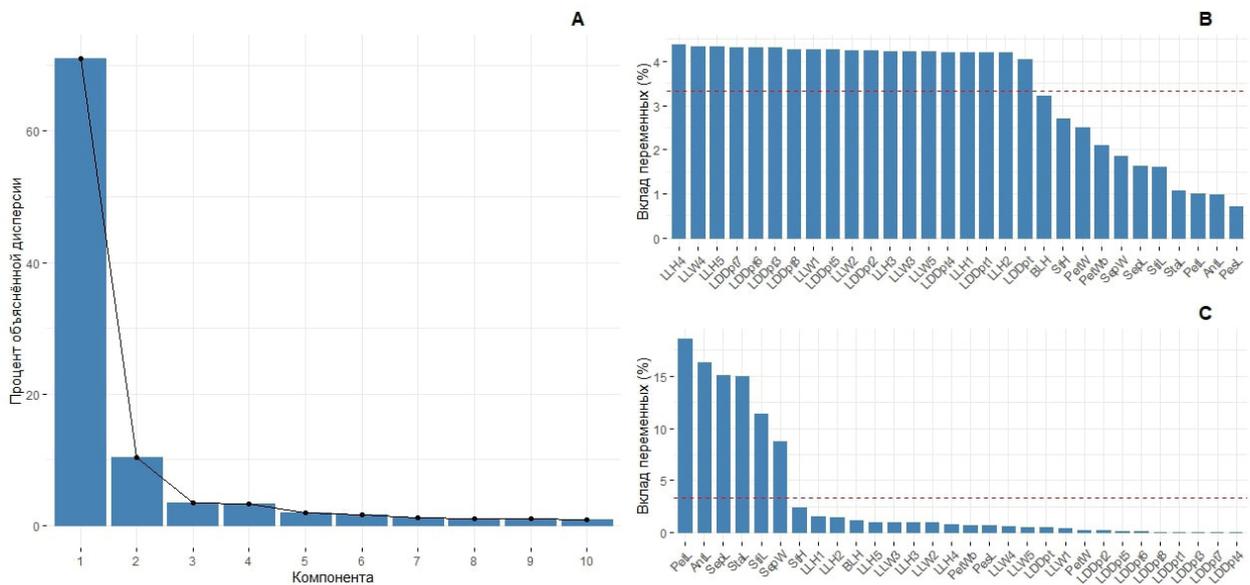


Рис. 7. Результаты анализа главных компонент: А – Процент объяснённой дисперсии по топ-10 компонентам; В – вклад исследуемых переменных в первую компоненту; С – вклад исследуемых переменных во вторую компоненту. Красная пунктирная линия – средний вклад всех исследуемых переменных.

По результатам теста по каждой компоненте (рис. 8) можно сделать следующий вывод. По первой компоненте нет значимых различий между парой видов VI-AS, по второй компоненте – между KY-AS. Соответственно, можно с уверенностью сказать, что *T. asiaticus* и *T. vitalii* не отличаются по параметрам прикорневого листа, а виды *T. kytmanovii* и *T. asiaticus* – по параметрам цветка. Данный результат позволяет рекомендовать использовать параметры прикорневого листа для видовой идентификации, т. к. в рамках исследования оказалось, что его параметры объясняют 71,08 % общей дисперсии данных.

При визуализации дисперсии данных в пространствах синтетических координат наблюда-

ется следующая ситуация. Нельзя однозначно сказать, что в пространствах PCA, SVD, ICA, NMF и tSNE виды чётко дифференцированы друг от друга, однако имеется тенденция к их отделению. В пространстве UMAP все виды довольно чётко отделяются друг от друга (рис. 9).

При решении задачи классификации по всем измеренным параметрам в качестве обучающей выборки были отобраны по три образца из каждого вида случайным образом. Ошибка классификации составила 3,9 % (*T. asiaticus* – 11,1 %, *T. kolonok* – 0 %, *T. kytmanovii* – 0 %, *T. vitalii* – 4,5 %). P-value для каждого узла в обоих деревьях принимал значения < 0.05, что отображает сильную статистическую значимость (рис. 10).

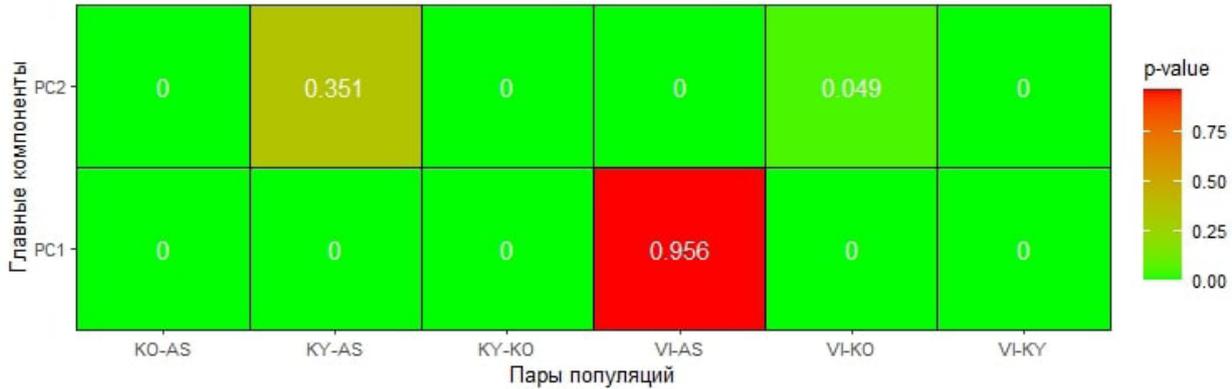


Рис. 8. Значения p-value для критерия Тьюки для попарного сравнения первых четырёх главных компонент. Различия считаются статистически значимыми, если p-value < 0,05.

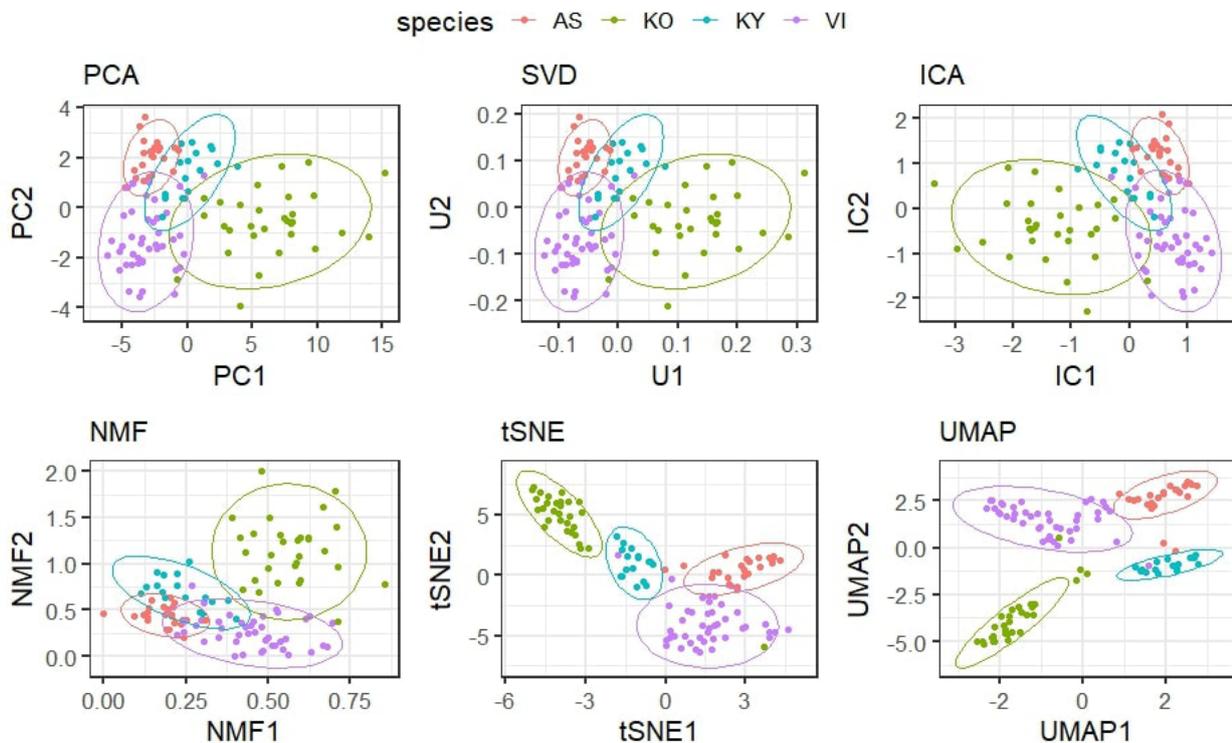


Рис. 9. Визуализация распределения данных в пространствах синтетических компонент.

Согласно полученным результатам, важным признаком, который отделяет эндемичные для Красноярского края и Хакасии популяции *T. vitalii* и *T. kolonok* от остальных – длина стилодия. В частности, если длина стилодия меньше 0,72 мм, мы переходим в группу видов с широким ареалом – *T. asiaticus* и *T. kytmanovii*. Следующим наиболее статистически значимым признаком оказалась ширина нектарника в основании. В частности, если ширина нектарника меньше 0,64 мм, это позволяет отделить представителей *T. vitalii* от *T. kolonok*, а также представителей *T. kytmanovii* от *T. asiaticus*. Морфологиче-

ским признаком, который позволяет разделить *T. asiaticus* и *T. kytmanovii* оказалась ширина 5-й доли листовой пластинки прикорневого листа (рис. 5).

На следующем этапе исследований был проведен анализ форм долей листовых пластинок купальниц с использованием методов геометрической морфометрии. При проведении прокрустова дисперсионного анализа выяснено, что видовой фактор является сильным предиктором формы каждой доли листовой пластинки (p-value < 0,001). Виды *T. asiaticus* и *T. kytmanovii* не имеют статистически значимых отличий ни

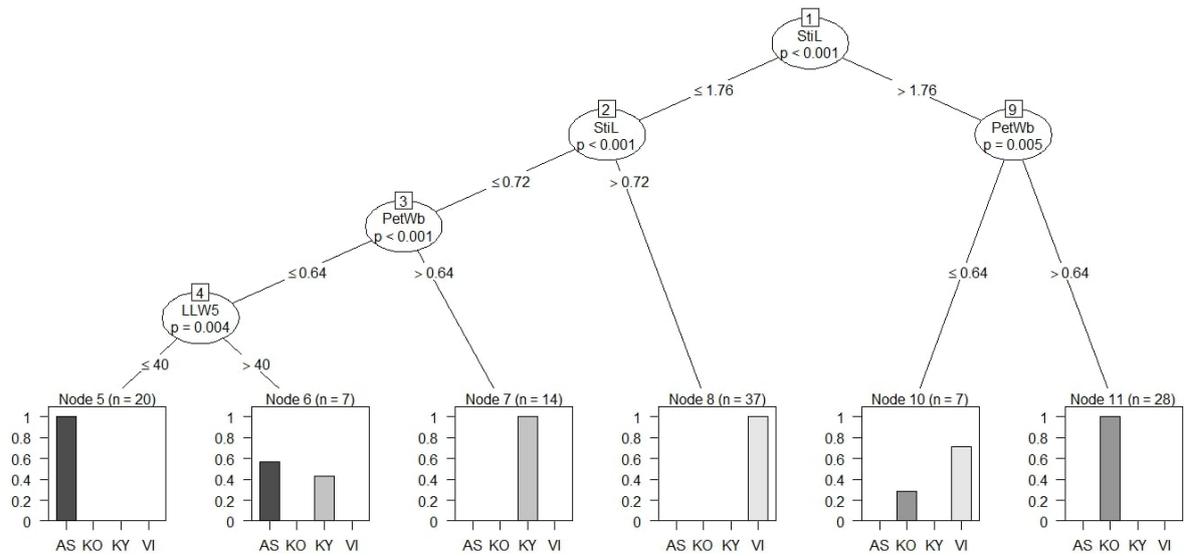


Рис. 10. Дерево решений отнесения исследуемых образцов к видам на основании 30 морфологических признаков.

по одной из форм долей листовой пластинки (p-value равны 0,395, 0,590, 0,962, 0,908 и 0,873 для 1, 2, 3, 4, и 5 долей соответственно). Также виды *T. kolonok* и *T. vitalii* не отличаются друг от друга по формам 2, 3 и 4 долей (p-value равны 0,074, 0,439 и 0,057 соответственно).

В пространстве главных компонент по каждой из пяти долей не наблюдалось значимых отличий между видами: эллипсы, демонстрирующие 95%-й доверительный интервал пересекаются у всех форм (рис. 11). При попытке исключить фактор реальных размеров долей листовых пластинок результат немного «улучшился» (облака распределений точек стали чуть дальше друг от друга), однако всё ещё нет оснований утверждать о статистической значимости различий форм долей в пространствах главных компонент. При этом для исследованных популяций наблюдается следующая тенденция: распределения форм долей у *T. asiaticus* и *T. kytmanovii* очень сильно пересекаются, что не соответствует результатам анализа главных компонент по критерию Тьюки. Подобный результат может быть связан с рядом факторов. Во-первых, путём измерений морфологических характеристик не всегда возможно в полной мере описать сложную форму. Во-вторых, форма может быть одинаковой даже при условии отличия в абсолютных размерах. Всё это может указывать на возможную несамостоятельность *T. kytmanovii* как отдельного вида. К тому же это суждение подтверждается тем, что морфологические характеристики генеративных структур данных видов не имеют статистически значимых отли-

чий. Подобная картина сходства форм листовых пластинок наблюдается и для видов *T. kolonok* и *T. vitalii*. Однако два этих вида отличаются по всем исследуемым морфологическим признакам, в том числе генеративным.

При визуализации распределения форм в пространстве канонических переменных можно видеть, что по каждой из пяти долей для каждого вида наблюдается тенденция к отделению, несмотря на некоторые пересечения между видами. При условии, что данный метод позволяет визуализировать де-факто максимально возможную дистанцию между образцами, можно заключить, что наиболее непохожими на остальные формы долей листовой пластинки обладают особи вида *T. kolonok* (рис. 12).

Заключение

По результатам комплексного морфометрического анализа определена морфологическая близость видов *T. asiaticus*, *T. kytmanovii*. В частности, определено, что эти виды не отличаются друг от друга по длине стилодиев (и пестиков, в целом), тычинок и пыльников. По формам долей листовых пластинок у данных видов также обнаруживается сходство, однако абсолютные размеры листовых пластинок у данных видов различаются. Выявлено, что виды *T. vitalii* и *T. kolonok* морфологически отличаются как от вышеуказанных видов, так и друг от друга.

Определено, что по совокупности всех проведённых анализов наиболее важным таксономическим признаком является длина стилодиев. В

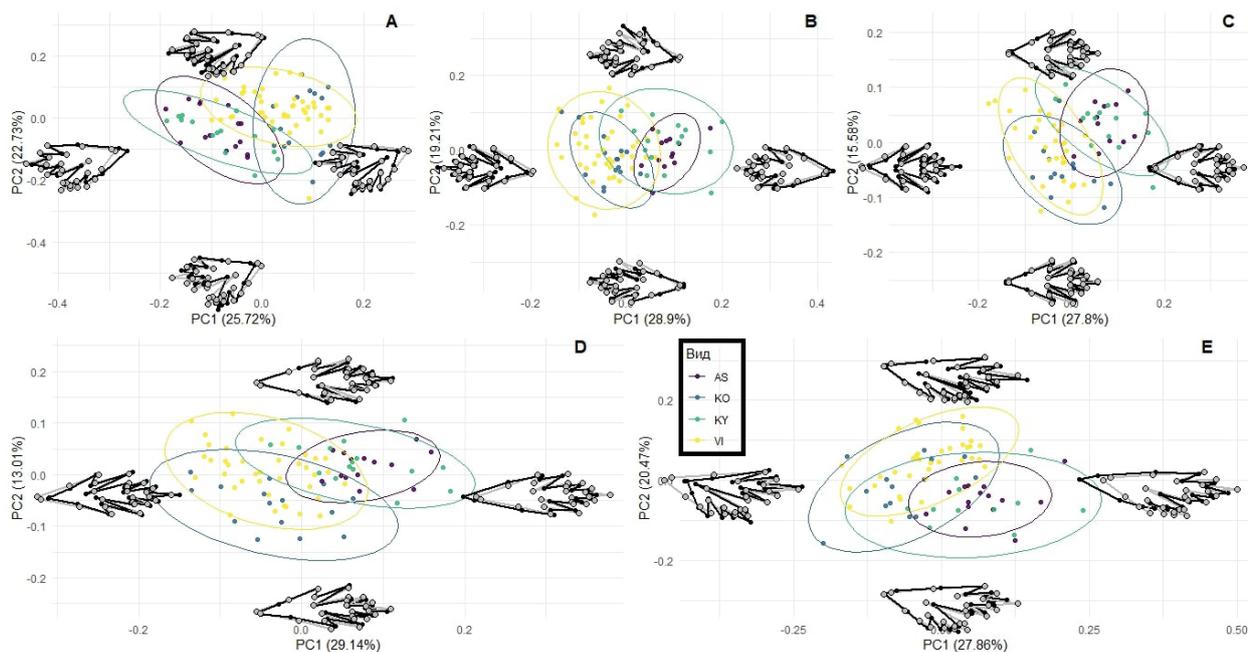


Рис. 11. Распределение форм листовых пластинок в пространстве главных компонент: А – первая доля; В – вторая доля; С – третья доля; D – четвёртая доля; Е – пятая доля.

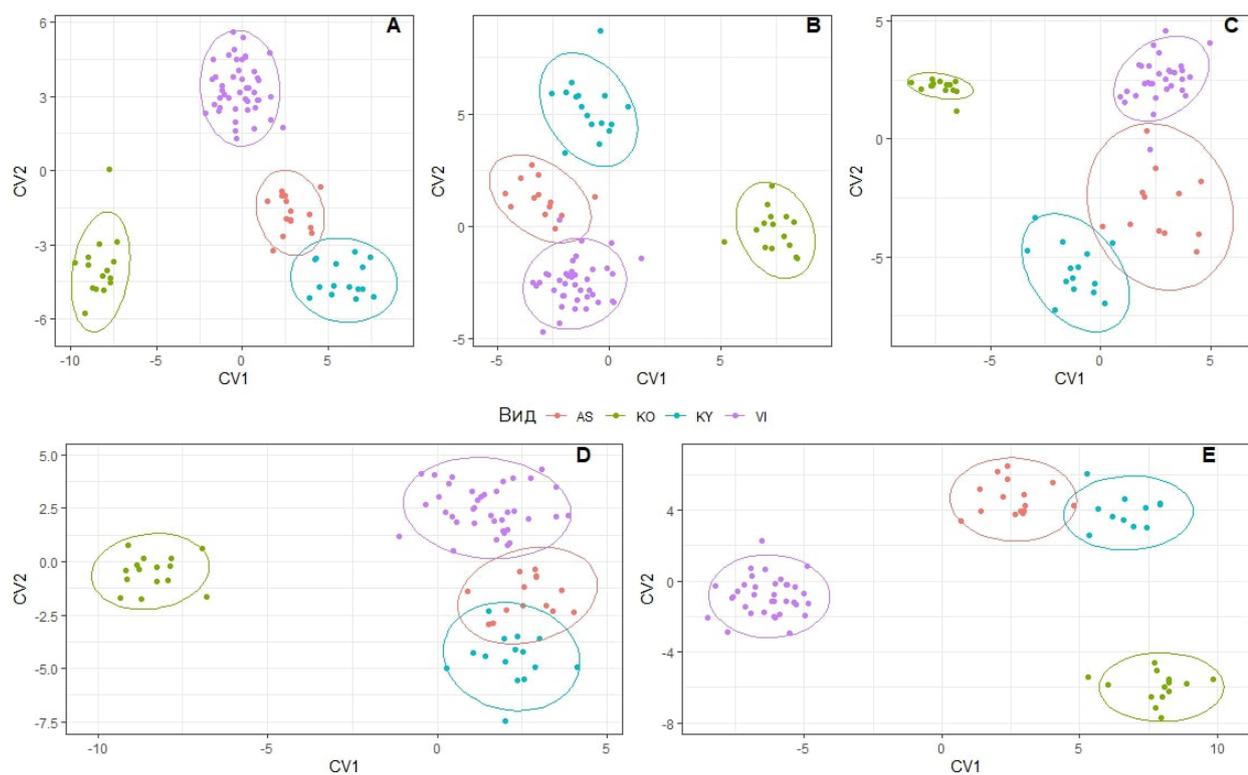


Рис. 12. Распределение форм листовых пластинок в пространстве канонических переменных: А – первая доля; В – вторая доля; С – третья доля; D – четвёртая доля; Е – пятая доля.

частности, самые длинные стилодии отмечены для *T. kolonok* – 2,48 мм. У *T. vitalii* средняя длина стилодиев составила 1,52 мм. Самые короткие стилодии отмечены у *T. kytmanovii* – 0,35 мм. У *T. asiaticus* средняя длина стилодиев составила

0,49 мм, однако по результатам анализов становится ясно, что распределения длин стилодиев у *T. asiaticus* и *T. kytmanovii* статистически значимо не отличаются. При визуализации распределения данных в пространствах синтетических ком-

понент можно выделить три группы скопления точек: 1 – *T. asiaticus* и *T. kytmanovii*, 2 – *T. kolonok*, 3 – *T. vitalii*. Данное разделение соответствует результатам теста Тьюки по совокупности всех признаков. При анализе результатов метода главных компонент определено, что наибольший вклад (71,08 %) в дисперсию данных приносят параметры листовой пластинки прикорневого листа. Признаки, связанные с цветком, объединяются в рамках второй компоненты (10,38 %).

Подобный расклад заставляет задуматься о том, что, в действительности, вегетативные признаки обладают важным таксономическим значением. В рамках решения задачи классификации данных определено, что, как минимум, один параметр листовой пластинки (ширина 5-й доли) необходим для точной классификации исследуемых видов. Диагностическими признаками генеративных органов оказались длина стилодиев и ширина нектарника в основании.

REFERENCES / ЛИТЕРАТУРА

- Adams D. C., Otárola-Castillo E.** 2013. Geomorph: an R package for the collection and analysis of geometric morphometric shape data. *Methods Ecol. Evol.* 4(4): 393–399. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12035>
- Buglova L. V.** 2017. New morphological criteria for the differentiation of species of *Trollius altaicus* and *T. asiaticus*. In: *Problemy izucheniya rastitelnogo pokrova Sibiri: Materialy VI mezdenarodnoy nauchnoy konferentsii, posvyachonnoy 100-letiyu professora A. V. Polozhiy* [Problems of studying the vegetation cover of Russia: Materials of the VI International Scientific Conference dedicated to the 100th anniversary of Professor A. V. Polozhiy (Tomsk, October 24–26, 2017)]. Tomsk: Tomsk State University Publishing. Pp. 148–149. [In Russian] (**Буглова Л. В.** Новые морфологические критерии для дифференциации видов *Trollius altaicus* / *T. asiaticus* // Проблемы изучения растительного покрова Сибири: материалы VI Междунар. науч. конф., посвящ. 100-летию профессора А. В. Положий (Томск, 24–26 октября 2017 г.). Томск: Изд-во Томского гос. ун-та, 2017. С. 148–149). <https://doi.org/10.17223/9785946216371/48>
- Buglova L. V., Nuzhdina N. S.** 2018. Evaluation of ISSR analysis for studying of the genus *Trollius* (Ranunculaceae) diversity. *Rastitelnyy mir Aziatskoy Rossii* 2, 30: 66–75. [In Russian] (**Буглова Л. В., Нуждина Н. С.** Изучение генетического разнообразия представителей рода *Trollius* (Ranunculaceae) с помощью ISSR-маркеров // Растительный мир Азиатской России, 2018. Т. 30, № 2. С. 66–75). [https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2018-2\(66-75\)](https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2018-2(66-75))
- Comon P.** 1994. Independent component Analysis, a new concept? *Signal processing* 36(3): 286–314. [https://doi.org/10.1016/0165-1684\(94\)90029-9](https://doi.org/10.1016/0165-1684(94)90029-9).hal-00417283
- Desperes L., Lorient S., Gaudeul M.** 2002. Geographic pattern of genetic variation in the European globeflower *Trollius europaeus* L. (Ranunculaceae) inferred from amplified fragment length polymorphism markers. *Molecular Ecology*. 11: 2337–2347. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2002.01618.x>
- Doroszewska A.** 1974. The genus *Trollius* L. A taxonomical study. In: *Monographiae botanicae*. Vol. 41. Warszawa: Panstwowe wydawnictwo naukowe. 184 pp. [In English].
- Erst A. S., Luferov A. N., Troshkina V. I., Shaulo D. N., Kuznetsov A. A., Xiang K., Wang W.** 2019. *Trollius austrosibiricus* (Ranunculaceae), a new species from South Siberia. *PhytoKeys* 115: 83–92. <https://doi.org/10.3897/phytokeys.115.30863>
- Erst A. S., Luferov A. N., Troshkina V. I., Xiang K., Wang W.** 2018. The genus *Trollius* L. (Ranunculaceae) in the flora of the Altai Mountain Country. *Sist. zamet. mater. gerbar. im. P. N. Krylova Tomsk. gos. univ.* 118: 64–76. <https://doi.org/10.17223/20764103.118.5>
- Friesen N. V.** 1993. *Trollius* L. In: *Flora Sibiriae* [Flora of Siberia]. Vol. 6. Novosibirsk: Nauka. Pp. 103–108. [In Russian] (**Фризен Н. В.** *Trollius* L. – Жарок или купальница // Флора Сибири. Т. 6. Новосибирск: Наука, 1993. С. 103–108).
- Gaujoux R., Seoighe C.** 2010. A flexible R package for nonnegative matrix factorization. *BMC bioinformatics*. 11(1): 1–9. <https://doi.org/10.1186/1471-2105-11-367>
- Hothorn T., Hornik K., Zeileis A.** 2006. Unbiased recursive partitioning: A conditional inference framework. *Journal of Computational and Graphical statistics*. 15(3): 651–674. <https://doi.org/10.1198/106186006X133933>
- Kadota Y.** 1987. Genus *Trollius* L. (Ranunculaceae) in Japan. *Bull. Natn. Sci. Mus., Tokyo. Ser. B.* 13(3): 107–121.
- Kadota Y.** 2016. A revision of the genus *Trollius* (Ranunculaceae) in Japan. *J. Jap. Bot.* 91: 178–200.
- King J. R., Jackson D. A.** 1999. Variable selection in large environmental data sets using principal component analysis. *Environmetrics: The official journal of the International Environmental Society* 10(1): 67–77.
- Klema V., Laub A.** 1980. The singular value decomposition: Its computation and some applications. *IEEE Transactions on automatic control* 25(2): 164–176.
- Konopka T.** 2023. *umap: Uniform Manifold Approximation and Projection*. R package. R project. URL: <https://cran.r-project.org/web/packages/umap/index.html> (Accessed 4 February 2026).

Krijthe J., Van der Maaten L. 2020. Rtsne: T-Distributed Stochastic Neighbour Embedding using a Barnes-Hut Implementation. R package. R project. URL: <https://cran.r-project.org/web/packages/Rtsne/index.html> (Accessed 4 February 2026).

Lee D. D., Seung H. S. 1999. Learning the parts of objects by non-negative matrix factorization. *Nature* 401(6755): 788–791 <https://doi.org/10.1038/44565>

Luferov A. N., Erst A. S., Luferov D. N., Shmakov A. I., Wang W. 2018. The genus *Trollius* (Ranunculaceae) in the Russian Far East. *Turczaninowia* 21, 2: 110–116. [In English] (**Луферов А. Н., Эрст А. С., Луферов Д. Н., Шмаков А. И., Ванг В.** Род *Trollius* (Ranunculaceae) во флоре российского Дальнего Востока // *Turczaninowia*, 2018. Т. 21, № 2. С. 110–116). <https://doi.org/10.14258/turczaninowia.21.2.12>

Mamayev S. A. 1975. Basic principles of method of studying intraspecific variability of woody plants. In: *Individualnaya i ekologo-geograficheskaya izmenchivost rasteniy* [Individual and ecological-geographical variability of plants]. № 94. Sverdlovsk: UNTS AN SSSR. 1975. Pp. 3–14. [In Russian] (**Мамаев С. А.** Основные принципы методики исследования внутривидовой изменчивости древесных растений // Индивидуальная и эколого-географическая изменчивость растений. № 94. Свердловск: УНТС АН СССР, 1975. С. 3–14).

Marchini J. L., Heaton C., Ripley B. D. 2017. *FastICA Algorithms to Perform ICA and Projection Pursuit*. R package. R project. URL: <https://cran.r-project.org/web/packages/fastICA/index.html> (Accessed 4 February 2026).

McInnes L., Healy J., Melville J. 2020. *Umap: Uniform manifold approximation and projection for dimension reduction*. *arXiv:1802.03426*. 63 pp.

Revelle W. R. 2024. *psych: Procedures for Personality and Psychological Research*. R package. Northwestern University. URL: <https://cran.r-project.org/web/packages/psych/index.html> (Accessed 4 February 2026).

Serebryanyi M. M. 2019. Towards a taxonomic revision of the genus *Trollius* (Ranunculaceae) in the Asian part of Russia. I. *Trollius chinensis*: taxonomic and geographical reconsiderations. *Novosti Sist. Vyssh. Rast.* 50: 101–114. <https://doi.org/10.31111/novitates/2019.50.101>

Shaulo D. N. 2006. Flora of West Sayan. *Turczaninowia* 9, 1–2: 5–336. [In Russian] (**Шауло Д. Н.** Флора Западного Саяна // *Turczaninowia*, 2006. Т. 9, № 1–2. С. 5–336).

Schlager S. 2017. Morpho and Rvcg-shape analysis in R: R-packages for geometric morphometrics, shape analysis and surface manipulations. In: *Statistical shape and deformation analysis*. Academic Press. Pp. 217–256.

Siplivinsky V. N. 1972. Genus *Trollius* L. on the North and East of Asia. *Novosti Sist. Vyssh. Rast.* 9: 163–182. [In Russian with Latin description] (**Сипливинский В. Н.** Род *Trollius* L. на севере и востоке Азии // *Новости сист. высш. раст.*, 1972. Т. 9. С. 163–182).

Stepanov N. V. 1994. Florogeneticheskiy analiz (na primere severo-vostochnoy chasti Zapadnogo Sayana): Uchebnoe posobie [Florogenetic analysis (using the example of the northeastern part of West Sayan): Study guide]. Krasnoyarsk: Krasnoyarsk State University. 108 pp. [In Russian with Latin descriptions] (**Степанов Н. В.** *Флорогенетический анализ (на примере северо-восточной части Западного Саяна): учебное пособие*. Красноярск: Краснояр. гос. ун-т, 1994. 108 с.).

Stepanov N. V. 2018. New species of *Trollius* L. (Ranunculaceae) from Kuznetzk Alatau Mountains. *Sist. Zametki Mater. Gerb. Krylova Tomsk. Gosud. Univ.* [Systematic notes on the materials of P. N. Krylov Herbarium of Tomsk State University] 117: 40–45. [In Russian with English description] (**Степанов Н. В.** Новый вид *Trollius* L. (Ranunculaceae) из Кузнецкого Алатау // *Сист. зам. Герб. Томск. ун-та*, 2018. № 117. С. 40–45). <https://doi.org/10.17223/20764103.117.5>

Trapletti A., Hornik K. 2023. *tseries: Time Series Analysis and Computational Finance*. R package. R project. URL: <https://cran.r-project.org/web/packages/tseries/index.html> (Accessed 4 February 2026).

Trollius asiaticus (LINN 716.2) [2026]. In: *Linnean Online*. URL: https://linnean.access.preservica.com/uncategorized/IO_908cd664-b55b-4fe2-a84d-3fb74e7716ba/ (Accessed 4 February 2026).

Van der Maaten L., Hinton G. 2008. Visualising data using t-SNE. *J. Mach. Learn. Res.* 9(11): 2579–2605.