

УДК 582.675.1

**СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ ВИДОВ *DELPHINIUM* L.
(RANUNCULACEAE, MAGNOLIÓPSIDA) В НИЖНЕМ ПОВОЛЖЬЕ
И ПРИЛЕГАЮЩИХ ТЕРРИТОРИЯХ**

**А. В. Богослов, И. В. Шилова, А. С. Пархоменко,
Т. А. Крицкая, Л. В. Гребенюк, А. С. Кашин**

*Ботанический сад Саратовского национального исследовательского
государственного университета имени Н. Г. Чернышевского
Россия, 410010, Саратов, Навашина
E-mail: kashinas2@yandex.ru*

Поступила в редакцию 25.01.2020 г., после доработки 18.04.2020 г., принята 14.05.2020 г.

Богослов А. В., Шилова И. В., Пархоменко А. С., Крицкая Т. А., Гребенюк Л. В., Кашин А. С. Состояние популяций видов *Delphinium* L. (Ranunculaceae, Magnoliópsida) в Нижнем Поволжье и прилегающих территориях // Поволжский экологический журнал. 2020. № 3. С. 271 – 289. DOI: <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2020-3-271-289>

На территории Ульяновской, Саратовской, Самарской, Волгоградской, Астраханской, Воронежской, Ростовской, Пензенской, Тамбовской областей, а также республик Калмыкия и Мордовия было изучено с целью выявления особенностей онтогенетической и виталитетной структур 30 популяций шести таксонов рода *Delphinium* L. – *D. pubiflorum*, *D. litwinowii*, *D. duhmbergii*, *D. subcuneatum*, *D. sergii*, *D. puniceum*. В годы наблюдения жизнеспособность популяций разных видов варьировала в достаточно широких пределах, в большинстве популяций всех видов преобладали особи среднего и низкого класса виталитета. Индексы виталитета популяций (*IVC*) также варьировали у разных популяций, составляющих определённый вид. Более чем в половине из них индекс виталитета был ниже 1. Индексы размерной пластичности представленных видов достаточно низки. Соотношение групп разных онтогенетических состояний также значительно варьирует не только между видами, но и между популяциями внутри последних. Однако в большинстве своём в популяциях преобладают генеративные особи, реже в сложении популяции основную роль играли прегенеративные или постгенеративные особи. По критерию «дельта-омега» большинство популяций определены как зрелые, исключение составил *D. puniceum* – большинство популяций на момент исследования оказались зреющими. Согласно индексу восстановления лишь немногие популяции способны к самовосстановлению в естественных условиях. По итогам проведённого мониторинга сделан вывод о том, что и число, и численность популяций таксонов рода на исследованной территории в последние десятилетия катастрофически сокращаются. Все они находятся в критическом состоянии, что требует неукоснительных мер по сохранению и восстановлению численности популяций видов *Delphinium* на исследованной территории. Без дополнительных мер большинство популяций обречены и могут элиминировать уже в ближайшее время.

Ключевые слова: *Delphinium*, популяция, виталитет, онтогенетическая структура.

DOI: <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2020-3-271-289>

ВВЕДЕНИЕ

Delphinium L. – род многолетних и однолетних растений семейства лютиковые (Ranunculaceae), насчитывающий около 300 видов, распространённых на территории Евразии, Африки и Северной Америки (Цвелев, 2001; Tamura, 1993). В Европе растения видов данного рода встречаются в Альпо-Карпатской горной системе и в горах Средиземноморья, на территории европейской части России и Сибири доходят до берегов Ледовитого океана. На территории Восточной Европы род представлен 19 видами, из которых 15 принадлежат к секции *Delphinastrum* DC. и 4 – к секции *Diedropetala* Huth (Цвелёв, 2001). Все представители рода на территории Восточной Европы, в том числе и на исследованной нами территории, являются редкими и исчезающими (Красная книга..., 2006, 2008, 2017, 2018 и др.). Но отсутствие постоянного мониторинга за состоянием их популяций не позволяет оценить действительную остроту проблемы сохранения этих видов в настоящее время.

Изучение онтогенетической структуры популяций необходимо для выяснения их общего состояния, а также их устойчивости и способности к самовосстановлению в естественных условиях. В этой связи актуальность изучения данного аспекта в популяциях эндемичных, редких и охраняемых видов не вызывает сомнений.

Виталитет – морфоструктурное выражение жизненного состояния растений, чаще всего ассоциирующееся с вегетативной массой и размером и являющееся важнейшим адаптивным механизмом, работающим на популяционном уровне (Кашин и др., 2017). В основе виталитетного анализа, прежде всего, лежит изучение параметров морфологической структуры особей исследуемых популяций. Кроме того, исследование виталитета популяций крайне важно с точки зрения определения жизненной стратегии вида в целом. Важность изучения подобных вопросов в популяциях редких видов растений неоспорима.

Оба эти параметра популяций отражают состояние последних, возможность их стабильного существования и способности к самовозобновлению.

В настоящем исследовании предпринята попытка установления состояния популяций шести видов *Delphinium* L. на основе мониторинга их виталитета и онтогенетической структуры.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

На территории Астраханской, Волгоградской, Воронежской, Пензенской, Ростовской, Самарской, Саратовской, Тамбовской, Ульяновской областей, а также Республик Калмыкия и Мордовия было изучено 30 популяций шести таксонов рода *Delphinium* – *D. pubiflorum* (DC.) Turcz., *D. litwinowii* Sambuk, *D. duhmbergii* Huth, *D. subcuneatum* Tzvel, *D. sergii* Wissjul, *D. puniceum* Pall. (рис. 1).

Изучено семь популяций *D. pubiflorum*, три из которых произрастают на территории Саратовской области (Красноармейский район, окрестности с. Каменка (Kgm); Татищевский район, окрестности д. Ильиновка (Tat); Хвалынский район, окрестности с. Акатная Маза (Hvl)). Ещё три произрастают в Ульяновской области (в Радищевском районе – окрестности пос. Гремячий (Gre) и д. Белогоровка (Bel), в Новоспасском районе – окрестности с. Новая Лава (Nov)) и одна – в Тамбовской

СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ ВИДОВ *DELPHINIUM* L.

области (Инжавинский район, окрестности с. Екатеринополье, урочище «Попов куст» (Ekt)). Популяция Tat изучалась с 2013 по 2019 г., Hvl – с 2015 по 2019 г., Krm – в 2015 и 2017 – 2019 гг. Популяции из Ульяновской области исследованы в 2017 – 2018 гг., а популяция из Тамбовской области изучена в 2019 г. (см. рис. 1).

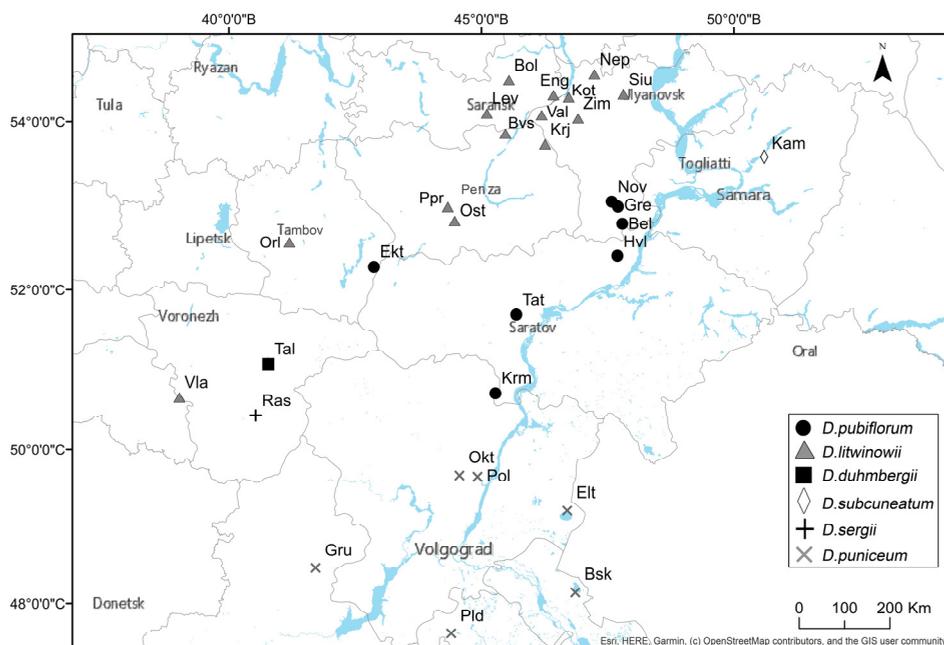


Рис. 1. Географическое распределение исследованных популяций. Условные обозначения популяций см. в разделе «Материал и методы»

Fig. 1. Geographical distribution of the studied *Delphinium* L. populations. Hereinafter, the designations of the populations are the same as in the Material and Methods section

Изучено 14 популяций *D. litwinowii*, четыре из которых произрастают в Пензенской области (Кольшлейский район, в защитной зоне участка «Островцовская лесостепь» (Ost) заповедника «Приволжская лесостепь»; Пензенский район, на краю участка «Попереченская степь» (Ppr) того же заповедника; Никольский район, окрестности д. Коржевка, урочище «Шолом» (Krj); Лунинский район, окрестности с. Большой Вяс, урочище «Чердак» (Bvs)). Одна произрастает в Воронежской области (Острогужский район, на территории памятника природы «Степные склоны у с. Владимировка» (Vla), ещё одна – в Тамбовской области (Тамбовский район, окрестности с. Орловское, на территории памятника природы «Осиновый овраг» (Orl)). В Ульяновской области исследовано пять популяций (Сурский район, окрестности д. Неплевка (Nep); Карсунский район, окрестности с. Котяково (Kot); Вешкаймский район, окрестности с. Зимнёнки (Zim); Майнский район, окрестности с. Сиуч, урочище «Сиуч» (Siu); Инзенский район, окрестности с. Валгуссы

(Val)). В Республике Мордовия исследованы три популяции: (Ромодановский район, окрестности с. Болтино (Bol); Дубёнский район, окрестности с. Енгальчево, урочище «Лашинский склон» (Eng); Рузаевский район, урочище «Левженский склон» (Lev)). Популяции исследовались в течение 1 года – 2 лет в период с 2017 по 2019 г. (см. рис. 1).

В течение двух лет (2017 – 2018 гг.) исследовалась одна популяция *D. duhmbergii* на территории Воронежской области (Таловский район, окрестности ст-цы Таловая (Tal)).

В 2019 г. изучена одна популяция *D. subcuneatum* на территории Самарской области (Красноярский район, окрестности с. Большая Каменка (Kam)) (см. рис.1).

На протяжении сезонов 2017 – 2018 гг. была изучена одна популяция *D. sergii* из Воронежской области (Калачеевский район, окрестности хут. Рассоховатое (Ras)) (см. рис. 1).

В 2018 – 2019 гг. изучены шесть популяций *D. puniceum*, произрастающих в Волгоградской (Палласовский район, окрестности оз. Эльтон (Elt), Ольховский район, окрестности пос. Октябрьский (Okt); Дубовский район, окрестности с. Полунино (Pol)), Астраханской (Ахтубинский район, Богдинско-Баскунчакский заповедник, подножие горы Большое Богдо (Bsk)), Ростовской (Морозовский район, окрестности хут. Грузинов (Gru)) области и в Республике Калмыкия (Малодербетовский район, окрестности с. Плодовитое (Pld)) (см. рис.1).

Жизненность популяций оценивалась на основании значений количественных признаков, характер и степень изменчивости которых существеннее, чем качественных, зависят от условий окружающей среды. Количественные морфологические признаки, с целью поддержания единообразия в оценке морфометрических данных, учитывались только у растений зрелого онтогенетического состояния (Sharma, Pandit, 2011). Генеративные возрастные состояния выделялись согласно рекомендациям Н. И. Фёдорова (2003). В анализе по каждой популяционной выборке использованы от 3 до 30 образцов (малое число образцов связано с малочисленностью некоторых популяций и малочисленностью особей среднего возраста онтогенетического состояния в них). Всего было измерено 29 признаков: высота растения, диаметр растения, число генеративных побегов, длина генеративного побега, число листьев на генеративном побеге, длина междоузлия, диаметр стебля, число цветков в соцветии, длина соцветия, число паракладиев первого порядка, длина наиболее развитого паракладия, длина чашелистика, ширина чашелистика, длина шпорца, ширина шпорца, длина листовой пластины, длина нерасчленённой части листовой пластины, длина центрального сегмента средней лопасти, ширина листовой пластины, ширина основания центрального сегмента, максимальная ширина средней лопасти, ширина основания средней лопасти, длина черешка, ширина черешка, длина прицветника, ширина прицветника, длина прицветничка, ширина прицветничка, длина цветоножки.

Всего в анализе виталитетной структуры были использованы данные по 27 популяциям пяти таксонов рода *Delphinium* L. Исключение составили: популяция *D. subcuneatum* и одна из популяций *D. litwinowii* из Республики Мордовия (Lev) по причине малых выборок в них растений зрелого генеративного состояния, не-

достаточных для статистических расчётов и корректной оценки. С целью поддержания единообразия в оценке морфологических данных жизненность популяций *D. pubiflorum* из Саратовской области анализировалась для периодов исследования 2017 – 2019 гг., ввиду измерения меньшего количества признаков в предыдущие полевые сезоны.

При выборе ключевых параметров отдавали предпочтение экологически и биологически важным, вносящим наибольший вклад в главные компоненты, признакам, принимая во внимание при этом их взаимосвязь друг с другом (Злобин, 2009).

Выбор признаков для виталитетного анализа проводили для каждого вида в отдельности с учетом корреляционных связей между ними. Корреляционный анализ выполнен с использованием непараметрического коэффициента корреляции Спирмена (Sneath, Sokal, 1973; Krzanowski, 1990) в программе Past 3.0 (Hamer et al., 2001). Коэффициенты корреляции по силе связи были разделены на 4 группы: $r > 0.81$ – очень сильная связь; $r_S = 0.71 - 0.80$ – сильная связь; $r = 0.61 - 0.70$ – умеренная связь; $r = 0.50 - 0.60$ – слабая связь (Пархоменко, Кашин, 2011). Для дальнейшего расчёта жизненности популяций и особей их составляющих отбирались признаки, имеющие наибольшие по модулю значения, а также входящие в разные плеяды, т.е. связанные с разными признаками. В результате выделены группы параметров, характеризующих: вертикальную структуру растения, генеративную сферу и листовую пластину.

Оценку среднего уровня связей между признаками проводили, используя квадрат коэффициента корреляции (r^2), усредненный по отдельным признакам (R^2ch). По коэффициентам C_V и R^2ch проведен сравнительный анализ общей и сопряженной изменчивости признаков. Согласно методике выделены четыре группы системных индикаторов: 1) экологические, 2) эколого-биологические, 3) биологические, 4) генотипические (Ростова, 2002).

Факторный анализ с целью выявления признаков, дающих наибольшие нагрузки на первые две главные компоненты, выполнен в программе Past 3.0 по количественным показателям методом главных компонент (PCA) (Podani, 2000) с использованием матрицы корреляций. Отсутствующие значения количественных показателей в конечных матрицах данных для многомерного анализа были заменены повторениями (Ilin, Raiko, 2010). Для оценки соответствия данных требованиям нормальности морфометрические переменные были проверены с помощью теста Шапиро – Уилкса ($p > 0.05$) (Maia, Goldenberg, 2019). Количественные признаки, которые не соответствовали предположению о нормальности, были подвергнуты \log_{10} -трансформации и преобразованию квадратного корня, после чего были стандартизированы (Tortrecilla et al., 2013; Finot et al., 2018). Факторный анализ был применён для популяционных выборок трёх видов: *D. pubiflorum*, *D. litwinowii* и *D. puniceum*. Последнее обусловлено достаточной только у этих видов статистической выборкой, необходимой для проведения анализа и получения корректных результатов.

Для оценки виталитета использовали индекс виталитета особи *IVI*. Ранжированный по индексу виталитета ряд особей разбивали на три класса – высший (*a*), средний (*b*) и низший (*c*). Установление границ класса *b* проводили в пределах

границ доверительного интервала среднего значения ($x_{cp} \pm \sigma$). Для характеристики виталитетной структуры использовали индекс виталитета популяции (IVC) (Ишбирдин и др., 2005; Злобин и др., 2013).

Отношением максимального значения IVC к его минимальному значению, в пределах исследованных нами популяций, был вычислен индекс размерной пластичности: $ISP = IVC_{max}/IVC_{min}$ (Ишбирдин и др., 2005).

Анализ онтогенетической структуры проведён в 29 популяциях шести таксонов рода. Исключение составила одна из популяций *D. puniceum* (Pol) за отсутствием соответствующих данных.

Возрастные состояния выделялись по общепринятым методикам (Заугольнова и др., 1988). Учёт особей разного возрастного состояния проводился либо на всей площади, занимаемой популяцией, – в случае малого числа особей, либо на площадке 100 м^2 – в случае значительного количества растений. В описании возрастных состояний использовали следующую классификацию возрастных групп: проростки (p), ювенильные (j), имматурные (im), виргинильные (v), молодые генеративные (g_1), зрелые генеративные (g_2), старые генеративные (g_3), субсенильные (старые вегетативные, ss), сенильные (отмирающие, s).

Важной характеристикой динамичности или стабильности возрастной структуры популяций является индекс восстановления ($I_{восст}$). Его определяли по формуле, рекомендованной Л. А. Жуковой. Кроме того, рассчитывали разработанные И. Н. Коваленко индексы, характеризующие участие отдельных онтогенетических групп особей в сложении популяции: индекс возобновляемости ($I_{возоб}$), индекс генеративности ($I_{генер}$), индекс старения ($I_{стар}$), индекс общей возрастности ($I_{возр}$). Для характеристики онтогенетической структуры популяции рассчитывали коэффициент возрастности (Δ), предложенный Урановым, и среднюю энергетическую эффективность популяции (ω), при этом генеративные растения популяций *D. puniceum* и *D. sergii* понимались как «зрелые». Тип популяции определяли по классификации «дельта-омега» Животовского (Злобин и др., 2013).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Относительно ограниченное число, всего 30, обнаруженных и исследованных популяций всех шести видов *Delphinium* на столь обширной территории при условии проведения обширных поисков обусловлено их критической численностью и редкой встречаемостью, особенно в степной зоне. Из результатов проведённого мониторинга очевидно, что число и численность популяций таксонов рода на этой территории в последние десятилетия катастрофически сокращается. Многие из указанных в литературных источниках или по гербарным сборам популяции не обнаружены. Тенденция особенно сильно выражена на южной границе ареалов таксонов – в Волгоградской и Саратовской областях, а также в Республике Калмыкия. Не подтверждены даже многие сборы 1960 – 2000 гг. Это указывает на высокую вероятность элиминации тех популяций, из которых они были взяты.

Виталитетная структура. Как отмечалось ранее, для каждого вида в отдельности, на основе морфометрических данных соответствующих популяций, были отобраны наиболее показательные признаки, так называемый детерминирующий

СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ ВИДОВ *DELPHINIUM* L.

виталитет-комплекс, на основе которых можно дать достоверное описание жизненного состояния особей и популяций. По результатам статистического анализа для каждого вида было отобрано от 5 до 7 признаков, которые в полной мере характеризуют развитие растений, их отдельных структур и достаточны для виталитетной характеристики изученных популяций.

Для популяций *D. pubiflorum* были отобраны следующие признаки: число цветков в соцветии, длина соцветия, число паракладиев, длина и ширина листовой пластины, а также длина центрального сегмента средней лопасти последней. Для описания жизнестойкости популяций *D. litwinowii* отобраны: длина генеративного побега, число цветков в соцветии и его длина, число паракладиев, длина и ширина листовой пластины, длина центрального сегмента средней лопасти. Для характеристики виталитета популяций *D. duhmbergii* взяты: длина генеративного побега, диаметр стебля, число цветков в соцветии и его длина, длина и ширина листовой пластины, а также максимальная ширина средней лопасти последней. Для *D. sergii* были выбраны: длина генеративного побега, диаметр стебля, число цветков в соцветии и его длина, длина и ширина листовой пластины, длина центрального сегмента средней лопасти. Для популяций *D. puniceum* в виталитет-комплекс вошли: длина генеративного побега, число листьев на последнем, длина соцветия, длина и ширина листовой пластины, длина центрального сегмента средней лопасти, а также максимальная ширина средней лопасти.

В большинстве популяций *D. pubiflorum* преобладали особи среднего класса виталитета, за исключением саратовских популяций (рис. 2): Tat в 2018 г., где преобладали особи высшего класса виталитета (при этом отсутствовали растения низшего класса), и Kgm в 2018 г., которая характеризовалась равным долевым участием особей среднего и низшего классов виталитета, а в следующем году отношение этих групп изменилось в пользу класса *b*. Стоит отметить, что в 2018 и 2019 гг. в этой популяции не было ни одного растения высшего класса виталитета, тогда как в 2017 г. их незначительная доля была установлена. В популяции Tat за все годы наблюдений особи высшего класса играли более заметную роль, чем в остальных. В популяции Hvl в 2017 г. были представлены особи всех трёх виталитетных состояний: класс *b* являлся доминантной, классы *a* и *c* были одинаковы в количественном отношении, в 2018 г. отсутствовали особи высшего класса виталитета, при этом повысилось количество особей низшего класса, в 2019 г. удалось зафиксировать лишь три учётных особи зрелого генеративного состояния, которые относятся к среднему классу виталитета. В популяциях из Ульяновской области (Gre и Nov в 2017 г., Bel в 2017 – 2018 гг.) существенной была доля особей низшего класса. В популяциях Gre в 2018 г. и Bel в 2017 г. была велика доля особей высшего класса. Однако, справедливости ради, стоит отметить, что популяция Bel была представлена в анализе четырьмя и тремя генеративными растениями в 2017 и 2018 г. соответственно. В популяции из Тамбовской области (Ekt) доля особей низшего класса была достаточно высокой, при этом не было ни одной особи высшего класса, а доминировали особи среднего класса виталитета. Условно к высшему классу виталитета отнесены саратовские популяции Tat в 2017 – 2019 гг. (*IVC* – 1.14, 1.30 и 1.19 соответственно) и Hvl в 2019 г. (*IVC* – 1.03), ульяновские

Gre и Nov в 2018 г. ($IVC - 1.07$ и 1.04 соответственно) и Ekt ($IVC - 1.04$); к среднему классу – Hvl в 2017 – 2018 гг. ($IVC - 0.90$ и 0.85 соответственно), ульяновские Bel и Nov в 2017 г. ($IVC - 0.98$ и 0.96 соответственно); к низшему – Kgm в 2017 – 2019 гг. ($IVC - 0.81, 0.74$ и 0.76 соответственно), ульяновские Gre в 2017 г. и Bel в 2018 г. ($IVC - 0.76$ и 0.79 соответственно).

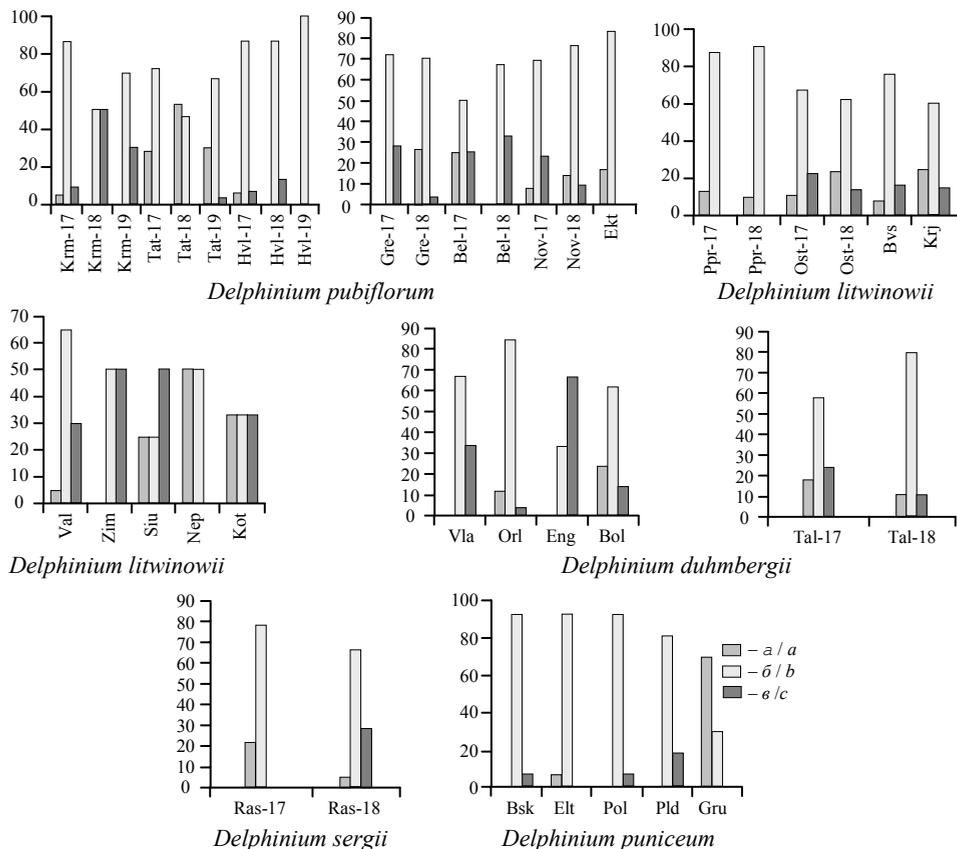


Рис. 2. Виталитетная структура популяций. Классы виталитета : a – высший, b – средний, c – низший. По оси ординат – долевое участие особей разного виталитетного состояния в сложении популяции, %; по оси абсцисс – популяции

Fig. 2. Vitality structures of the *Delphinium* L. populations. The levels of vitality are as follows: class a – high, class b – medium, and class c – low. The vertical axis shows the contributions of the specimens with a particular vitality level to the population’s general state (%). The horizontal axis shows the populations

Индекс размерной пластичности *D. pubiflorum* составил 1.74 и был гораздо ниже пластичности рудеральных травянистых растений: для циклахены дурниш-

СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ ВИДОВ *DELPHINIUM* L.

николистной *ISP* – 4.95, для лебеды татарской – 6.28. Однако данная величина согласуется с таковыми для редких травянистых растений: так, *ISP* для *Tulipa gesneriana* L. – 1.9, а для *Cephalantera rubra* (L.) Rich. – 1.31 (Ишбирдин и др., 2005; Кашин и др., 2016).

В большинстве популяций *D. litwinowii* преобладали особи среднего класса виталитета (см. рис. 2). В популяциях Vla, Zim, Eng, Siu доминирующей или значительной была доля особей низшего класса, при этом особи высшего класса отсутствовали в первых трёх из перечисленных. Незначительной долей особей класса *a* характеризовались популяции Prg, Bvs, Val, что компенсировалось значительным присутствием особей среднего класса виталитета, особенно в популяции из «Приволжской лесостепи». При этом в последней, как в 2017, так и в 2018 г., наблюдалось полное отсутствие особей низшего класса виталитета. В популяции Kot соотношение особей разного виталитетного состояния было одинаковым, однако стоит указать, что число попавших в анализ растений было незначительным – всего три особи. В целом по возрастанию значений индексов виталитета популяции расположились следующим образом: 1) с низким уровнем жизненности – $IVC = 0.74 - 0.81$ (Zim, Eng, Vla); 2) со средним уровнем жизненности – $IVC = 0.88 - 0.99$ (Orl, Val, Siu и Prg в 2018 г.); 3) с высоким уровнем жизненности – $IVC = 1.0 - 1.22$ (Bvs, Kot, Bol, Ost в 2017 и 2018 гг., Prg в 2017 г., Krj, Nep). Индекс размерной пластичности *D. litwinowii* невысок – 1.64.

В популяции *D. duhmborgii* в период наблюдения 2017 – 2018 гг. доминирующей была группа особей среднего класса виталитета. В 2017 г. особи и высшего и низшего класса были представлены большим числом, нежели чем в 2018 г. Однако стоит отметить, что количество особей, попавших в анализ, было незначительным – генеральная выборка включала лишь 28 особей. Согласно критерию *IVC* жизненность популяции немного повысилась от 2017 г. к 2018 г. Индекс размерной пластичности *D. duhmborgii* – 1.09.

В популяции *D. sergii* в два года наблюдения преобладали особи среднего класса виталитета. В 2017 г. отсутствовали особи низшего класса, в 2018 г. их доля возросла – примерно треть от общего числа попавших в анализ растений, кроме того, резко снизилось количество особей наивысшего класса развития. Согласно критерию *IVC* жизненность популяции снизилась от 2017 к 2018 г. Индекс размерной пластичности *D. sergii* также невысок – 1.34.

В четырёх популяциях (Bsk, Elt, Pld, Pol) *D. puniceum* доминирующей была группа среднего класса виталитета, лишь в популяции Gru преобладала группа наивысшего класса. Стоит отметить, что данная популяция при визуальной оценке разительно отличалась по развитию количественных морфологических характеристик от остальных – высотой растения, развитием соцветий, а также значительной развитостью листовых пластин, что объясняется особенностями места произрастания растений данной популяции. Заметно большее количество растений низшего класса виталитета, относительно других популяций, отмечены для популяции Pld. В данной популяции, как и в популяциях Bsk и Pol, отсутствовали особи высшего класса. По критерию *IVC* наибольшей жизненностью отличалась популяция Gru, на втором месте по этому коэффициенту находилась популяция Elt, индексы ос-

тальных популяций (Bsk, Pld, Pol) незначительно отличались друг от друга, варьируя в пределах от 0.85 – 0.89. Индекс размерной пластичности *D. pubiceum* также невысок – 1.56.

Таким образом, около половины исследованных популяций *Delphinium* по большинству лет наблюдения имели коэффициент виталитета популяций (*IVC*) ниже 1 (рис. 3). Из них низкий коэффициент виталитета имели 3/5 популяций *D. pubiceum*, 2/3 популяций *D. pubiflorum*, 2/5 популяций *D. litwinowii* и единственная популяция *D. sergii*. Популяции, которые исследовались в течение двух-трёх лет, зачастую характеризовались нестабильностью этого показателя, существенно варьирующего по годам мониторинга. В одни годы индекс виталитета был выше 1, в другие – ниже.

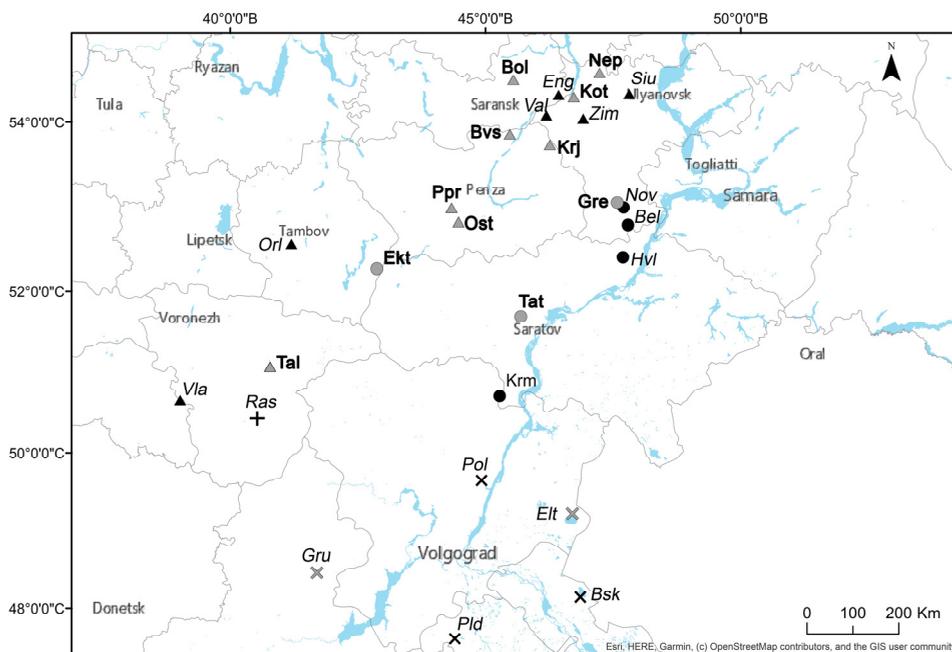


Рис. 3. Жизненность исследованных популяций согласно индексу виталитета популяций (*IVC*). Полуужирным шрифтом отмечены популяции, чей *IVC* ≥ 1 , курсивом – популяции, чей *IVC* < 1 . Условные обозначения см. рис. 1

Fig. 3. Vitality of the studied *Delphinium* L. populations according to their index of vitality of coenopopulation (*IVC*). Populations with *IVC* ≥ 1 are shown in bold and populations with *IVC* < 1 are shown in italics. The designations are the same as in Fig. 1

Онтогенетическая структура. Анализ онтогенетической структуры популяций *D. pubiflorum* показал, что в большинстве изученных популяций преобладала группа зрелых генеративных растений (рис. 4). Только в некоторых популяциях в отдельные годы преобладали особи иных онтогенетических состояний. Так, в по-

СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ ВИДОВ *DELPHINIUM* L.

пуляциях из Ульяновской области чаще преобладали молодые генеративные особи. В 2018 г. в популяции Nov доминировала группа прегенеративных виргинильных растений, а в популяции Hvl в 2018 г. – группа старых генеративных растений, в 2019 г. в этой же популяции доминирующей была группа субсенильных растений.

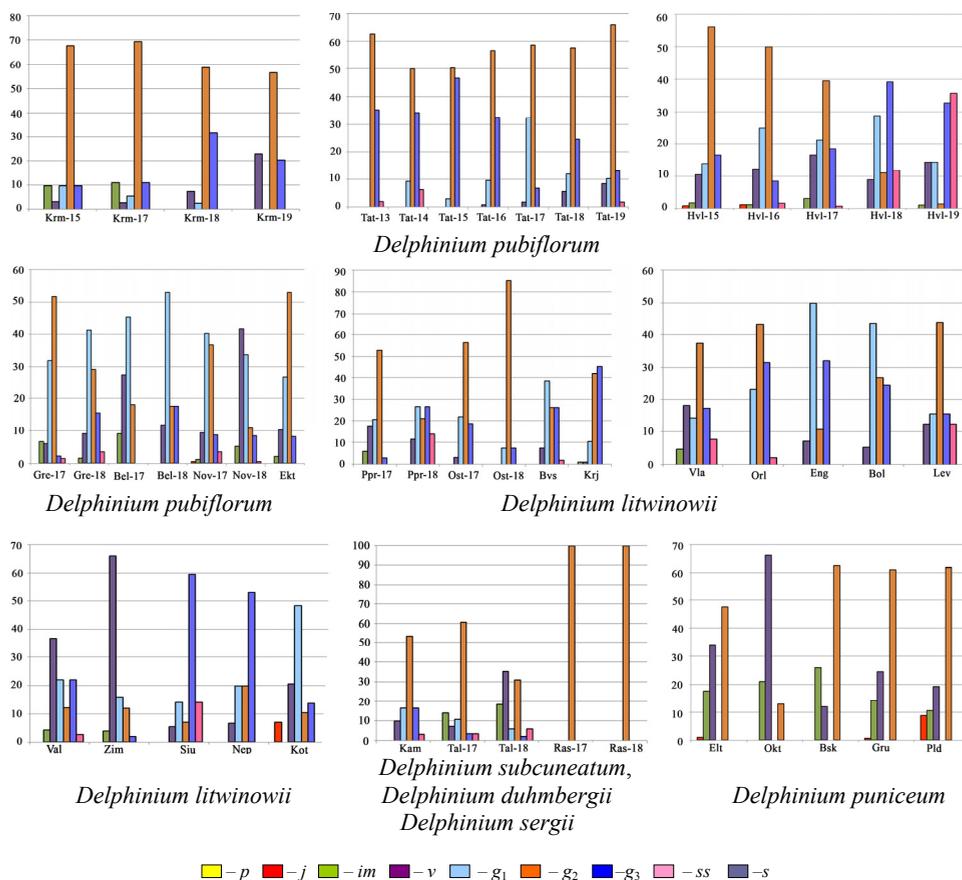


Рис. 4. Онтогенетические спектры изученных популяций видов *Delphinium* L. Возрастные группы: проростки (*p*), ювенильные (*j*), имматурные (*im*), виргинильные (*v*), молодые генеративные (*g*₁), зрелые генеративные (*g*₂), старые генеративные (*g*₃), субсенильные (старые вегетативные, *ss*), сенильные (отмирающие, *s*). По оси ординат доленое участие особей различного онтогенетического состояния в сложении популяции, %; по оси абсцисс – популяции

Fig. 4. Ontogenetic spectra of the studied *Delphinium* L. populations. The age groups are as follows: plantlets (*p*), juvenile (*j*), immature (*im*), virgin (*v*), young generative (*g*₁), mature generative (*g*₂), old generative (*g*₃), sub-senile (old vegetative) (*ss*), and senile (dying) plants (*s*). The vertical axis shows the contributions of the specimens of a particular ontogenetic stage to the population's general state (%). The horizontal axis shows the populations

Второе место (33 – 47%) в онтогенетическом спектре в популяции Tat с 2013 по 2016 г. принадлежало группе старых генеративных особей. В этот период в данной популяции молодые генеративные особи либо отсутствовали, либо составляли от 3 до 10%. В 2017 г. в популяции Tat резко снизилось участие старых генеративных и возросла доля молодых генеративных особей, которая в 2018 г. опять снизилась (с 32% в 2017 г. до 12% в 2018 г.). В популяции Krm в 2015 и 2017 гг. второе место делили группы имматурных, молодых и старых генеративных особей (по 10 – 11%), в 2018 г. заметно увеличилось количество старых генеративных особей (31%), а в 2019 г. не было обнаружено ни одной молодой генеративной особи, но виргинильные составили 23% и превысили число старых генеративных (20%). В популяции Hvl в период с 2015 по 2018 г. на второе место выходили группы то молодых, то старых генеративных растений. Кроме того, весьма заметное участие в возрастной структуре принимала группа виргинильных особей. В 2018 г. в этой популяции заметно увеличилось количество субсенильных растений, которые, как отмечалось, ранее заняли доминирующее положение в 2019 г., при этом доля старых генеративных растений также была крайне высока. В популяциях из Ульяновской обл. на втором месте по численности в разные годы были: молодые генеративные (Gre в 2017, Nov в 2018), зрелые генеративные (Nov в 2017, Gre в 2018, Bel в 2018), старые генеративные (Bel в 2018), виргинильные (Bel в 2017) особи. Группы особей прегенеративного возрастного состояния практически отсутствовали в популяции Tat в 2013 – 2015 гг., отмечено минимальное участие виргинильных особей в 2016 и 2017 г., а также немного возросшее их количество в 2018 – 2019 гг. Также небольшим количеством особей прегенеративного состояния характеризовалась тамбовская популяция Ekt. В остальных изученных популяциях были отмечены более или менее значительные группы имматурных и виргинильных особей. Ювенильные особи наблюдались лишь в популяции Hvl и Nov (около 1%). Субсенильные особи в небольшом количестве в разные годы отмечались в Tat, Gre и Nov, а в Hvl в 2018 и 2019 гг. их доля достигала 36 и 12% соответственно. Сенильных особей и проростков зафиксировать не удалось. Вероятно, отсутствие проростков связано с густотой травяного покрова в изученных сообществах, препятствующей прорастанию семян. Последнее подтверждается тем, что ювенильные и имматурные особи были обнаружены лишь на свободных от других травянистых растений небольших участках под кустарниками. Наиболее плотный травяной покров был отмечен в сообществе с популяцией Tat, и именно в этой популяции практически отсутствовали прегенеративные группы.

Высоким индексом генеративности в целом характеризуются все исследуемые популяции. Довольно высокий индекс старения отмечен в популяции Tat (за исключением 2017 г., когда показатель был в ней ниже, чем в другие годы), в популяции Krm – в 2018 г., а в Hvl – в 2018 и 2019 гг. Однако в популяции Hvl в 2017 г. заметно повысились индексы возобновления и восстановления, которые уже в следующем 2018 г. заметно понизились и составляли самые низкие значения за все годы наблюдения в этой популяции. Самые высокие значения индексов возобновления и восстановления были в популяциях Bel в 2017 г. и Nov в 2018 г., достаточно высокими, относительно остальных значений, значениями этих же индексов

СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ ВИДОВ *DELPHINIUM* L.

отличалась саратовская популяция Kgm. Однако и эти популяции не способны к самовосстановлению, о чём свидетельствует их индекс восстановления, не достигающий 1. Наиболее высоким индексом возрастности отличалась популяция Tat в период с 2013 по 2016 г., в последующие годы величина этого показателя снижалась. Низкие значения этого же индекса были в популяциях Krm, Hvl, Gre, Bel, Nov, Ekt. В популяции Bel в 2017 г. индекс общей возрастности был равен нулю, поскольку старых особей здесь не обнаружено. По критерию «дельта-омега» большинство популяций *D. pubiflorum* оказались зрелыми, популяция Tat со временем поменяла своё состояние со стареющей на зрелую, популяция Hvl из зрелой стала стареющей, популяция Bel из зрелой стала переходной, а популяция Nov из зрелой превратилась в зреющую.

В разных популяциях *D. litwinowii*, в разные годы исследования доминировали различные онтогенетические группы (см. рис. 4). В шести популяциях (Ost в 2017 – 2018 гг., Prg в 2017 г., Vla, Orl, Krj, Lev) преобладали особи зрелого генеративного состояния. В четырёх популяциях (Eng, Bvs, Bol, Kot) доминирующими были молодые генеративные растения. В трёх популяциях (Siu, Nep, Krj) преобладали старые генеративные растения. В двух популяциях (Zim, Val) наибольшее доленое участие принадлежало виргинильным растениям. Популяция Prg в 2018 г. характеризовалась бимодальным онтогенетическим спектром с пиками на виргинильных и старых генеративных растениях, что отвечает их равному доленому участию в сложении популяции. Второе место в большинстве популяций в разные годы занимали молодые или старые генеративные растения, либо их доли были равными, за исключением большинства обозначенных популяций, где эти группы были преобладающими. Особняком в этом случае стоят: популяции Prg в 2018 г., Krj и Bol, когда второе место занимали зрелые генеративные особи (21, 42 и 27% соответственно). Популяция Bvs характеризовалась равным участием старых и зрелых генеративных растений, занимающих второе место в сложении популяции (26%). В популяциях Vla и Kot второе место было занято виргинильными растениями (18 и 21%), при этом в Vla не намного меньшей долей участия отличались старые генеративные растения (17%). В популяции Siu было довольно велико количество молодых генеративных и субсенильных растений (по 14%). Популяция Nep характеризовалась равным участием молодых генеративных и зрелых генеративных растений (по 20%). Виргинильные растения встречаются во всех популяциях, за исключением Ost и Orl в 2018 г.; роль их достаточно велика в пяти популяциях (Prg в 2017 г., Vla, Val, Kot, Zim), в двух из которых (Val и Zim), как упоминалось ранее, эта группа была доминирующей. Иматурные растения в количестве от 1 до 5% обнаружены в следующих популяциях: Prg в 2017 г. (6%), Vla (5%), Val (4%), Krj (1%). Ювенильные растения встретились лишь в популяции Kot, их доля составила 7%. Кроме того, в различном количестве встречались субсенильные растения, чья доленое участие варьировало в промежутке от 2 до 14%: наибольшее значение данная группа имела в популяциях Prg в 2018 г. (14%) и Lev (12%).

В целом высоким индексом генеративности отличаются все исследуемые популяции, за исключением популяции Zim. Достаточно высоким индексом старения отличались следующие популяции: Prg в 2018 г., Siu, Nep, Krj. Самыми низкими

значениями данного показателя отличались: популяция Ost в 2018 г. и уже обозначенная популяция Zim, причём последняя популяция характеризуется наибольшим значением индексов возобновляемости и восстановления (больше единицы), что характеризует её как единственную, способную к самовосстановлению. Относительно высоким, помимо популяции Zim, индексом восстановления отличалась популяция Val, однако к самовосстановлению она не способна. Очень высокими значениями показателя общей возрастности отличались Ost в 2018 г. и Orl, что объясняется отсутствием особей прегенеративного возрастного состояния. По критерию «дельта-омега» большинство популяций *D. litwinowii* оказались зрелыми, популяции Zim – молодой, Kot – зрелой, Siu, Nep, Krj – стареющими.

В течение двух лет наблюдений за популяцией *D. duhmborgii* менялась доминирующая группа особей (см. рис. 4). В 2017 г. доминантой были зрелые генеративные растения (61%) особей, при этом второе место занимали иматурные растения, чьё количество немного, но всё же превалировало над другой более или менее значительно представленной группой – молодыми генеративными (14% и 11% соответственно). В 2018 г. большинство растений было представлено виргинильными растениями (35%) – их доле участие выросло по сравнению с предыдущим годом в 5 раз; второе место занимали зрелые генеративные растения (31%). Кроме того, в оба года исследования были обнаружены старые генеративные и субсенильные растения, чья доля составляла от 2 до 6%. Значение индекса генеративности в популяции *D. duhmborgii* снизилось в период 2017 – 2018 гг., однако возрос индекс возобновляемости, при этом согласно значениям индекса восстановления данная популяция в 2018 г. была способна к поддержанию себя в естественных условиях.

Единственная популяция *D. subcuneatum* (Кам) характеризовалась унимодальным онтогенетическим спектром с пиком на зрелых генеративных особях – доля их составила 53% (см. рис. 4). Другими представленными группами были: виргинильные – 10%, молодые и старые генеративные – по 17% и субсенильные – 3%. По критерию «дельта-омега» данную популяцию можно охарактеризовать как зрелую.

В популяции *D. sergii* за два года наблюдений были обнаружены лишь генеративные особи (см. рис. 4). В этом случае, как и в популяциях *D. puniceum*, не было произведено деления генеративных растений на подгруппы согласно их общим морфологическим состояниям, объединённым наличием цветущих побегов в разном количестве: молодые, зрелые, старые. Поэтому оценка различных индексов в данном случае не совсем корректна. По критерию «дельта-омега» популяция в 2017 г., как и в 2018 г., оказалась, соразмерно единственной представленной онтогенетической группе, зрелой.

Во всех популяциях *D. puniceum*, за исключением популяции Okt, в которой доминирующей была доля виргинильных растений (66%), преобладали генеративные растения (см. рис. 4). Второе место в большинстве случаев в онтогенетической структуре занимали особи виргинильного состояния, исключения составили лишь Okt и Bsk, в которых второе место занимали иматурные растения – 21 и 26%. Незначительным было число ювенильных растений: в популяциях Okt и Bsk их обнаружить не удалось вовсе, в популяциях Gru и Elt их доля была 1% и менее,

СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ ВИДОВ *DELPHINIUM* L.

лишь в популяции Pld их количество было более или менее значительным – 9%. Высоким индексом генеративности отличается большинство популяций, за исключением Oкт, которая характеризуется самым высоким индексом возобновляемости, что объясняется существенным присутствием особей прегенеративных возрастных состояний – виргинильного и имматурного. Популяции Bsk, Gru и Pld не способны к самовосстановлению, о чём свидетельствует их индекс восстановления, не достигающий единицы. У популяций Elt и Oкт значение этого индекса превышает указанную величину, что подтверждает их способность к самоподдержанию в естественных условиях. Для всех популяций отмечено отсутствие постгенеративных особей, на что указывают нулевые показатели соответствующих индексов – возрастности и старения. Вероятно, *D. puniceum* является монокарпиком, по нашим наблюдениям, отмирающим после плодоношения, что и объясняет отсутствие постгенеративных особей в его популяциях. По критерию «дельта-омега» большинство популяций на момент исследования оказались зреющими, кроме Oкт, которую можно охарактеризовать как молодую.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в абсолютном большинстве исследованных популяций видов *Delphinium* преобладают особи генеративного периода, чаще всего зрелого генеративного состояния. Индекс генеративности почти всех популяций превышает 75%. По критерию «дельта-омега» большинство популяций относится к категории зрелые. Индекс восстановления соответственно в большинстве популяций колеблется и редко достигает уровня 0.3 или более высокого значения. Это говорит о том, что почти все популяции не способны к самовозобновлению.

Учитывая, что:

- 1) большинство популяций чрезвычайно малочисленны,
 - 2) в них преобладают в абсолютном большинстве случаев особи зрелого генеративного состояния,
 - 3) они неспособны, за редким исключением, к самовозобновлению,
 - 4) в половине своей имеют низкий уровень виталитета,
- следует говорить о том, что почти все они находятся в критическом состоянии и, скорее всего, без дополнительных мер по восстановлению численности не имеют шансов на выживание уже в ближайшее время.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 18-34-00061 и 20-34-0001).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Заугольнова Л. Б., Жукова Л. А., Комаров А. С. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М. : Наука, 1988. 184 с.
- Злобин Ю. А. Популяционная экология растений : современное состояние, точки роста. Сумы : Университетская книга, 2009. 263 с.
- Злобин Ю. А., Скляр В. Г., Клименко А. А. Популяции редких видов растений : теоретические основы и методика изучения. Сумы : Университетская книга, 2013. 439 с.
- Ишбирдин А. Р., Ишмуратова М. М., Жирнова Т. В. Стратегии жизни ценопопуляции *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. на территории Башкирского государственного заповедника // Вестн. Нижегород. ун-та им. Н. И. Лобачевского. Сер. Биология. 2005. Вып. 1. С. 85 – 98.

Кашин А. С., Петрова Н. А., Шилова И. В. Особенности экологической стратегии *Tulipa gesneriana* L. (Liliaceae, Liliopsida) // Поволж. экол. журнал. 2016. № 2. С. 209 – 221.

Кашин А. С., Петрова Н. А., Шилова И. В. Структура морфологической изменчивости и виталитета в популяциях *Tulipa gesneriana* L. Нижнего Поволжья и прилегающих территорий // Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. Сер. Химия. Биология. Экология. 2017. Т. 17, вып. 1. С. 103 – 110.

Красная книга Воронежской области : в 2 т. Т. 1. Растения. Лишайники. Грибы. Воронеж : Центр духовного возрождения Черноземного края, 2018. 416 с.

Красная книга Самарской области. Т. 1. Редкие виды растений и грибов. Самара : Изд-во Самар. гос. обл. академии (Наяновой), 2017. 384 с.

Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). М. : Т-во науч. изд. КМК, 2008. 855 с.

Красная книга Саратовской области. Грибы. Лишайники. Растения. Животные. Саратов : Изд-во Саратов. Торгово-промышленной палаты, 2006. 528 с.

Пархоменко В. М., Кашин А. С. Состояние ценопопуляции *Hypericum perforatum* (Hypericaceae) в Саратовской области : изменчивость морфометрических признаков и стратегия выживания // Растительные ресурсы. 2011. Т. 47, вып. 4. С. 1 – 18.

Ростова Н. С. Корреляции : структура и изменчивость. СПб. : Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2002. 308 с.

Федоров Н. И. Род *Delphinium* L. на Южном Урале : экология, популяционная структура и биохимические особенности. Уфа : Гилем, 2003. 149 с.

Целев Н. Н. Род 10. Живокость – *Delphinium* L. // Флора Восточной Европы. СПб. : Мир и семья, 2001. Т. 10 С. 66 – 74.

Finot V. L., Soreng R. J., Giussani L. M., Muñoz R. G. A Multivariate Morphometric Delimitation of Species Boundaries in the South American Genus *Nicotiana* (Poaceae : Pooideae: Poaceae) // Plant Systematics and Evolution. 2018. Vol. 304, iss. 5. P. 679 – 697.

Hammer O., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST : Palaeontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis // Palaeontological Electronica. 2001. Vol. 4, № 1. P. 1 – 9.

Ilin A., Raiko T. Practical Approaches to Principal Component Analysis in the Presence of Missing Values // J. of Machine Learning Research. 2010. Vol. 11. P. 1957 – 2000.

Krzyszowski W. J. Principles of Multivariate Analysis. Oxford : Clarendon Press, 1990. 563 p.

Maia F. R., Goldenberg R. Morphometric Analysis and the Distinction Between *Tibouchina hatschbachii* and *T. marumbiensis* : Morphological Differentiation Driven from the Past // Plant Systematics and Evolution. 2019. Vol. 305, iss. 2. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00606-018-1560-x>

Podani J. Introduction to the Exploration of Multivariate Biological Data. Leiden : Backhuys Publ., 2000. 407 p.

Sharma S. K., Pandit M. K. A Morphometric Analysis and Taxonomic Study of *Panax bipinnatifidus* Seem. (Araliaceae) Species Complex from Sikkim Himalaya, India // Plant Systematics and Evolution. 2011. Vol. 297, iss. 1 – 2. P. 87 – 98.

Sneath P. H. A., Sokal R. R. Numerical Taxonomy. San Francisco : W. H. Freeman and Co, 1973. 573 p.

Tamura M. Ranunculaceae // The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 2. Flowering Plants. Dicotyledons / ed. K. Kubitzki. Berlin : Springer, 1993. P. 563 – 583.

Torreçilla P., Acedo C., Marques I., Diaz-Perez A. J., Lopez-Rodriguez J. A., Mirones V., Sus A., Llamas F., Alonso A., Perez-Collazos E., Viruel J., Sahuquillo Sancho M. D., Komac B., Manso J. A., Segarra-Moragues J. G., Draper D., Villar L., Catalan P. Morphometric and Molecular Variation in Concert : Taxonomy and Genetics of the Reticulate Pyrenean and Iberian Alpine Spiny Fescues (*Festuca eskia* complex Poaceae) // Botanical J. of the Linnean Society. 2013. Vol. 173. P. 676 – 706.

СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ ВИДОВ *DELPHINIUM* L.

**Current Status of Populations
of *Delphinium* L. (Ranunculaceae, Magnoliopsida) Species
in the Lower-Volga Region and Adjacent Territories**

Artem V. Bogoslov, <https://orcid.org/0000-0002-2248-1285>; dandelioncave@mail.ru

Irina V. Shilova, <https://orcid.org/0000-0002-9828-4229>; schiva1952@yandex.ru

Alena S. Parkhomenko, <https://orcid.org/0000-0002-9948-7298>; parkhomenko_as@mail.ru

Tatyana A. Kritskaya, <https://orcid.org/0000-0003-0181-3022>; kriczkaya.tatyana@mail.ru

Lyudmila V. Grebenyuk, <https://orcid.org/0000-0003-3207-3127>; grebenuk2@yandex.ru

Alexandr S. Kashin, <https://orcid.org/0000-0002-2342-2172>; kashinas2@yandex.ru

*Botanical Garden of Saratov State University
Navashina St., Saratov 410010, Russia*

Received 25 January 2020, revised 18 April 2020, accepted 14 May 2020

Bogoslov A. V., Shilova I. V., Parkhomenko A. S., Kritskaya T. A., Grebenyuk L. V., Kashin A. S. Current Status of Populations of *Delphinium* L. (Ranunculaceae, Magnoliopsida) Species in the Lower-Volga Region and Adjacent Territories. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2020, no. 3, pp. 271–289. DOI: <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2020-3-271-289>

30 populations of six *Delphinium* L. taxa (*D. pubiflorum*, *D. litwinowii*, *D. duhmbergii*, *D. subcuneatum*, *D. sergii*, and *D. puniceum*) were studied in the Ulyanovsk, Saratov, Samara, Volgograd, Astrakhan, Voronezh, Rostov, Penza and Tambov regions as well as in the Republics of Kalmykia and Mordovia in order to reveal features of their ontogenetic and vitality structures. Throughout the years of observation, the vitality of the populations of all studied species varied within rather wide ranges; individuals of medium or low vitality predominated in most populations. Also, the index of vitality of coenopopulation (*IVC*) varied in the populations of the same species. In over 50% of the populations, *IVC* was below 1. The indices of size plasticity of the species presented were rather low. The ratio of ontogenetic groups also varied substantially both among the species and among the populations of the same species. However, in most populations, generative individuals predominated; less often pre-generative or post-generative ones prevailed. According to the delta-omega criterion, most populations are mature with the only exception of *D. puniceum* populations being maturing at the time of observation. According to the recovery index, only few populations were capable of natural self-sustenance. Based on the results of our monitoring, it was concluded that both the number and abundance of populations of the taxa of the genus in the studied area have been dramatically decreasing in recent decades, all of them are in critical condition. This requires rigorous measures to preserve and restore the population of *Delphinium* species in the studied area. Without additional measures, most of the populations are doomed and can be eliminated in the near future.

Keywords: *Delphinium*, population, vitality, ontogenetic structure.

DOI: <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2020-3-271-289>

Acknowledgements. This work was supported by the Russian Foundation for Basic Research (projects No. 18-34-00061 and 20-34-0001).

REFERENCES

- Zaugol'nova L. B., Zhukova L. A., Komarov A. S. *Tsenopopuliatsii rastenii (oчерki populiatsionnoi biologii)* [Plant Cenopopulations (Population Biology Essays)]. Moscow, Nauka Publ., 1988. 184 p. (in Russian).
- Zlobin Yu. A. *Populiatsionnaia ekologiya rastenii: sovremennoe sostoianie, tochki rosta* [Population Ecology of Plants: Current State, Points of Growth]. Sumy, Universitetskaia kniga Publ., 2009. 263 p. (in Russian).
- Zlobin Yu. A., Skliar V. G., Klimenko A. A. *Populiatsii redkikh vidov rastenii: teoreticheskie osnovy i metodika izuchenia* [Populations of Rare Plant Species: Theoretical Foundations and Methods of Study]. Sumy, Universitetskaia kniga Publ., 2013. 439 p. (in Russian).
- Ishbirdin A. R., Ishmuratova M. M., Zhirnova T. V. Life Strategies of Coenopopulation *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. on the Territory of the Bashkir State Reserve. *Vestnik of Lobachevsky University of Nizhni Novgorod, Ser. Biology*, 2005, iss. 1, pp. 85–98 (in Russian).
- Kashin A. S., Petrova N. A., Shilova I. V. On the Ecological Strategy of *Tulipa gesneriana* L. (Liliaceae, Liliopsida). *Povolzhskiy J. of Ecology*, 2016, no. 2, pp. 209–221 (in Russian). DOI: <https://doi.org/10.18500/1684-7318-2016-2-209-221>
- Kashin A. S., Petrova N. A., Shilova I. V. The Structure of Morphological Variability and Vitality in Populations of *Tulipa gesneriana* L. Lower Volga and Adjacent Territories. *Izv. Saratov Univ. (N. S.), Ser. Chemistry. Biology. Ecology*, 2017, vol. 17, iss. 1, pp. 103–110 (in Russian). DOI: <https://doi.org/10.18500/1816-9775-2017-17-1-103-110>
- Krasnaia kniga Voronezhskoi oblasti: v 2 t. T. 1. Rasteniia. Lishainiki. Griby* [The Red Book of the Voronezh Region: in 2 vols. Vol. 1. Plants. Lichens. Mushrooms]. Voronezh, Tsentr dukhovnogo vozrozhdeniia Chernozemnogo kraia Publ., 2018. 416 p. (in Russian).
- The Red Book of the Russian Federation (Plants and Mushrooms)*. Moscow, KMK Scientific Press Ltd., 2008. 855 p. (in Russian).
- Krasnaia kniga Samarskoi oblasti. T. 1. Redkie vidy rastenii i gribov* [The Red Book of the Samara Region. Vol. 1. Rare Species of Plants and Mushrooms]. Samara, Izdatel'stvo Samarskoi gosudarstvennoi oblastnoi akademii (Naianovoi), 2017. 384 p. (in Russian).
- Krasnaia kniga Saratovskoi oblasti. Griby. Lishainiki. Rasteniia. Zhivotnye* [The Red Book of the Saratov Region: Mushrooms. Lichens. Plants. Animals]. Saratov, Izdatel'stvo Saratovskoi Torgovo-promyshlennoi palaty, 2006. 528 p. (in Russian).
- Parhomenko V. M., Kashin A. S. State of Cenopopulations of *Hypericum perforatum* (Hypericaceae) in Saratov Region: Survival Strategy and Variability of Morphometric Parameters. *Rastitelnye resursy*, 2011, vol. 47, iss. 4, pp. 1–18 (in Russian).
- Rostova N. S. *Correlations: Structure and Variability*. Saint Petersburg, Izdatel'stvo Sankt-Peterburgskogo universiteta, 2002. 308 p. (in Russian).
- Fedorov N. I. *Rod Delphinium L. na Yuzhnom Urale: ekologiya, populiatsionnaia struktura i biokhimeskie osobennosti* [The Genus *Delphinium* L. in the Southern Urals: Ecology, Population Structure and Biochemical Features]. Ufa, Gilem Publ., 2003. 149 p. (in Russian).
- Tzvelev N. N. Genus 10. Larkspur – *Delphinium* L. *Flora Europae Orientalis*. Saint Petersburg, Mir i sem'ya Publ., 2001, vol. 10, pp. 66–74 (in Russian).
- Finot V. L., Soreng R. J., Giussani L. M., Muñoz R. G. A Multivariate Morphometric Delimitation of Species Boundaries in the South American Genus *Nicoraepoa* (Poaceae : Pooideae: Poeae). *Plant Systematics and Evolution*, 2018, vol. 304, iss. 5, pp. 679–697.
- Hammer O., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: Palaeontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontological Electronica*, 2001, vol. 4, no. 1, pp. 1–9.
- Ilin A., Raiko T. Practical Approaches to Principal Component Analysis in the Presence of Missing Values. *J. of Machine Learning Research*, 2010, vol. 11, pp. 1957–2000.
- Krzanowski W. J. *Principles of Multivariate Analysis*. Oxford, Clarendon Press, 1990. 563 p.

СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ ВИДОВ *DELPHINIUM* L.

Maia F. R., Goldenberg R. Morphometric Analysis and the Distinction Between *Tibouchina hatschbachii* and *T. marumbiensis*: Morphological Differentiation Driven from the Past. *Plant Systematics and Evolution*. 2019, vol. 305, iss. 2. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00606-018-1560-x>

Podani J. *Introduction to the Exploration of Multivariate Biological Data*. Leiden, Backhuys Publ., 2000. 407 p.

Sharma S. K., Pandit M. K. A Morphometric Analysis and Taxonomic Study of *Panax bipinnatifidus* Seem. (Araliaceae) Species Complex from Sikkim Himalaya, India. *Plant Systematics and Evolution*, 2011, vol. 297, iss. 1–2, pp. 87–98.

Sneath P. H. A., Sokal R. R. *Numerical Taxonomy*. San Francisco, W. H. Freeman and Co, 1973. 573 p. 1973.

Tamura M. Ranunculaceae. In: K. Kubitzki, ed. *The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 2. Flowering Plants. Dicotyledons*. Berlin, Springer, 1993, pp. 563–583.

Torrecilla P., Acedo C., Marques I., Diaz-Perez A. J., Lopez-Rodriguez J. A., Mirones V., Sus A., Llamas F., Alonso A., Perez-Collazos E., Viruel J., Sahuquillo Sancho M. D., Komac B., Manso J. A., Segarra-Moragues J. G., Draper D., Villar L., Catalan P. Morphometric and Molecular Variation in Concert: Taxonomy and Genetics of the Reticulate Pyrenean and Iberian Alpine Spiny Fescues (*Festuca eskia* complex Poaceae). *Botanical J. of the Linnean Society*, 2013, vol. 173, pp. 676–706.