ПОВОЛЖСКИЙ ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2021. № 2. С. 127 – 145
Povolzhskiy Journal of Ecology, 2021, no. 2, pp. 127–145
https://sevin.elpub.ru

Оригинальная статья
УДК 58.009:58.02
https://doi.org/10.35885/1684-7318-2021-2-127-145

ВИТАЛИТЕТНАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ *COLCHICUM BULBOCODIUM* SUBSP. *VERSICOLOR* (COLCHICACEAE, LILIOPSIDA) В УСЛОВИЯХ НИЖНЕГО ПОВОЛЖЬЯ

А. В. Богослов, А. С. Кашин ✉, А. С. Пархоменко, Л. В. Куликова, И. В. Шилова, А. К. Князева

Саратовский национальный исследовательский государственный университет имени Н. Г. Чернышевского
Россия, 410012, г. Саратов, ул. Астраханская, д. 83

Поступила в редакцию 10.02.2021 г., после доработки 14.03.2021 г., принята 15.03.2021 г.

Аннотация. В период 2014 – 2019 гг. изучена виталитетная структура 23 естественных ценопопуляций *Colchicum bulbocodium* subsp. *versicolor* на территории Нижнего Поволжья. Жизненность ценопопуляций в пределах всего региона исследования по годам мониторинга варьировала в широких пределах – от 0.45 до 1.51. Ценопопуляции подвида на северо-востоке Нижнего Поволжья, по сравнению с ценопопуляциями, произрастающими юго-западнее, характеризуются меньшей жизненностью, большей нестабильностью и большим диапазоном изменчивости этого параметра. Имеет место малая степень связанности морфологических признаков между собой. Связь большой силы выявлена лишь между двумя признаками, а связь средней силы – лишь между шестью парами признаков. При этом наибольшее число отношений с достоверной корреляционной связью значительной силы имеют высота и диаметр растения, длина и ширина нижнего листа, а также длина ноготка. По параметру I_Q и критерию Q абсолютное большинство ценопопуляций во все годы мониторинга были процветающими. Депрессивное состояние отмечено только для отдельных ценопопуляций и только в отдельные годы мониторинга (преимущественно в 2018 г.). Весной 2018 г. в регионе исследования средние температуры в период активной вегетации и цветения растений подвида были исключительно низкими, по сравнению с иными годами мониторинга, что и могло привести к экстремальным условиям произрастания особей подвида и снижению виталитета ценопопуляций.
Ключевые слова: *Colchicum bulbocodium* subsp. *versicolor*, морфометрия, виталитет, Нижнее Поволжье

Для цитирования. *Богослов А. В., Кашин А. С., Пархоменко А. С., Куликова Л. В., Шилова И. В., Князева А. К.* Виталитетная структура популяций *Colchicum bulbocodium* subsp. *versicolor* (Colchicaceae, Liliopsida) в условиях Нижнего Поволжья // Поволжский экологический журнал. 2021. № 2. С. 127 – 145. https://doi.org/10.35885/1684-7318-2021-2-127-145

✉ *Для корреспонденции*. Ботанический сад Саратовского национального исследовательского государственного университета имени Н. Г. Чернышевского.

ORCID и *e-mail адреса*: Богослов Артём Валерьевич: https://orcid.org/0000-0002-2248-1285, dandelioncave@mail.ru; Кашин Александр Степанович: https://orcid.org/0000-0002-2342-2172, kashinas2@yandex.ru; Пархоменко Алена Сергеевна: https://orcid.org/0000-0002-9948-7298, parkhomenko_as@mail.ru; Куликова Людмила Викторовна: https://orcid.org/0000-0002-0781-7369, kulikovaluda064@mail.ru; Шилова Ирина Васильевна: https://orcid.org/0000-0002-9828-4229, schiva1952@yandex.ru; Князева Алина Константиновна: kashinas2@yandex.ru.

© Богослов А. В., Кашин А. С., Пархоменко А. С., Куликова Л. В., Шилова И. В., Князева А. К., 2021

ВВЕДЕНИЕ

Одной из ключевых задач популяционной ботаники является оценка жизненного (виталитетного) состояния растительных популяций. Изучение этого параметра крайне важно с точки зрения понимания адаптивной способности растений и их структурных частей к условиям места произрастания. Результаты подобных исследований для редких и исчезающих видов имеют неоспоримую диагностическую ценность – они в полной мере отражают степень устойчивости и возможность существования растений в условиях стресса, вызванного различными причинами, а также дают представление о способности популяций к самостоятельному поддержанию и восстановлению в естественных условиях.

Под жизненностью особей и популяций понимают неоднородность особей одного онтогенетического состояния (популяций одного вида), связанную с их жизнеспособностью (Проскурякова, 1968; Злобин, 1989). Жизненность, или виталитет, растений часто соотносится с их размером и является важнейшим адаптивным механизмом, работающим на популяционном уровне (Заугольнова и др., 1988). Таким образом, виталитет есть морфоструктурное выражение жизненного состояния растений (Злобин и др., 2013).

Целью данного исследования было определение виталитетного состояния ценопопуляций (ЦП) *Colchicum bulbocodium* subsp. *versicolor* (Ker Gawl.) K. Perss. в Нижнем Поволжье.

Брандушка разноцветная (*C. bulbocodium* subsp. *versicolor*) представляет собой многолетнее растение высотой 5 – 15 см. Относится к группе растений с очень коротким циклом надземного развития – эфемероидам. Наличие запасных веществ в клубнелуковице у таких растений позволяет им быстро формировать надземные органы, которые в короткий срок выполняют свою функцию – фотосинтез, цветение и плодоношение. После этого надземная часть растения отмирает (Артюшенко, 1970). Произрастает в степях, на сухих лугах, среди кустарников, на лесных полянах (Красная…, 2008). Является балкано-восточноевропейским подвидом (Сагалаев, 2004): ареал подвида охватывает Кавказ, восточное Средиземноморье и юго-восток Средней Европы. В Нижнем Поволжье проходит юго-восточная и восточная (Сагалаев, Шанцер, 2006), а в Саратовской области – частично ещё и северная границы его ареала (Kashin et al., 2020).

В России подвид *C. bulbocodium* subsp. *versicolor* известен преимущественно на Среднерусской и Приволжской возвышенностях. Встречается спорадически, а во многих местонахождениях, по-видимому, исчез (Цвелев, 1979; Красная…, 2008). Включен как *Bulbocodium versicolor* (Ker-Gawler) Spreng. в Красную книгу Российской Федерации (Красная…, 2008) со статусом 2*а* – сокращающийся в численности в результате нарушения местообитаний, а также в Красные книги всех регионов, в которых произрастает.

Растения *C. bulbocodium* subsp. *versicolor* независимо от местоположения и географической приуроченности вегетируют и цветут в сходных экологических условиях: при отсутствии дефицита влаги, при относительно низких температурах почвы и воздуха, в условиях низкой конкуренции с другими видами в силу почти

полного отсутствия последних в ценозах в это время в активно вегетирующем состоянии. В случае изменения этих условий, особенно в случае устойчивого снижения степени увлажнения биотопа и увеличения общего проективного покрытия травянистой растительности в нём, растения *C. bulbocodium* subsp. *versicolor* быстро выпадают из ценоза (Kulicova et al., 2019).

Ранее анализ изменения онтогенетической структуры и плотности пространственного распределения растений *C. bulbocodium* subsp. *versicolor* в ЦП показал, что в отсутствие изменения внешних факторов, воздействующих на ЦП, их онтогенетические спектры остаются относительно стабильными и обладают слабой степенью изменчивости (Кашин и др., 2020). В то же время показано, что при изменении внешних факторов подвид демонстрирует лабильность таких популяционных показателей, как онтогенетическая структура и плотность растений в популяциях. Этот подвид способен массово развиваться на территориях с катастрофически снизившимся по каким-либо причинам (выкос, пал в предыдущий год, слабо развитые почвы и.т.п.) общим проективным покрытием благодаря запасу семян и покоящихся клубнелуковиц в почве, т.е. быстро захватывать освободившиеся площади. При вытеснении конкурентными видами он также быстро освобождает занятые территории за счёт слабой конкурентной способности растений прегенеративной стадии и ухода клубнелуковиц в длительный покой. Иными словами, с точки зрения изменчивости онтогенетической структуры и плотности пространственного распределения растений *C. bulbocodium* subsp. *versicolor* проявляет свойства эксплерента (Kashin et al., 2020).

При изменении внешних условий, приводящих к повышению общего проективного покрытия, уязвимыми оказываются, прежде всего, растения ранних онтогенетических групп. В то же время из-за неблагоприятных условий лета – осени предыдущего года (засуха) растения генеративного состояния уходят в длительный покой (Кашин и др., 2020).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в 2014 – 2019 гг. в 23 ЦП *C. bulbocodium* subsp. *versicolor*, произрастающих в шести районах Саратовской и в десяти районах Волгоградской области (рис. 1): Tat-1, Tat-2 – Татищевский, Krm-1, Krm-2 – Красноармейский, Eng-1, Eng-2, Eng-3 – Энгельсский, Srt – Саратовский, Bls-1, Bls-2 – Балашовский, Rvn – Ровенский районы Саратовской области; Eln – Еланский, Grn – Жирновский, Kmsh – Камышинский, Strp – Старополтавский, Nech-1 и Nech-2 – Нехаевский, Dnl – Даниловский, Kot – Котовский, Klt – Клетский, Ilv, Sir – Иловлинский, Otr – Светлоярский районы Волгоградской области (Кашин и др., 2020; Kulicova et al., 2019).

В качестве учётной единицы принимали особь генеративного онтогенетического состояния. Генеративные особи отбирались с целью поддержания единообразия в оценке морфологических данных (Sharma, Pandit, 2011). Всего в анализе в 2014 – 2019 гг. использовали 2044 особи. Измерения проводили в фазу массового цветения *C. bulbocodium* subsp. *versicolor* у растений с раскрытыми цветками. Измерение параметров надземной части проводили у живых растений без их унич-

тожения (Кашин и др., 2015, 2016). У 30 случайно выбранных в пределах постоянной площадки генеративных растений (либо у всех цветущих особей, если численность ЦП была менее 30 особей) проводили измерение 13 морфометрических показателей как генеративной, так и вегетативной сферы (рис. 2): высота растения; диаметр растения (максимальное расстояние между кончиками листьев в поперечном сечении растения); количество листьев; длина нижнего листа; ширина нижнего листа; толщина листовой пластинки в средней части листа; количество цветков; высота околоцветника (верхней части околоцветника выше зубцов, состоящей из отгибов долей околоцветника); диаметр околоцветника; длина отгиба доли околоцветника; ширина отгиба доли околоцветника; длина ноготка; диаметр «трубки» околоцветника, образованной несросшимися листочками околоцветника (на половине расстояния от уровня земли до отгиба долей околоцветника).

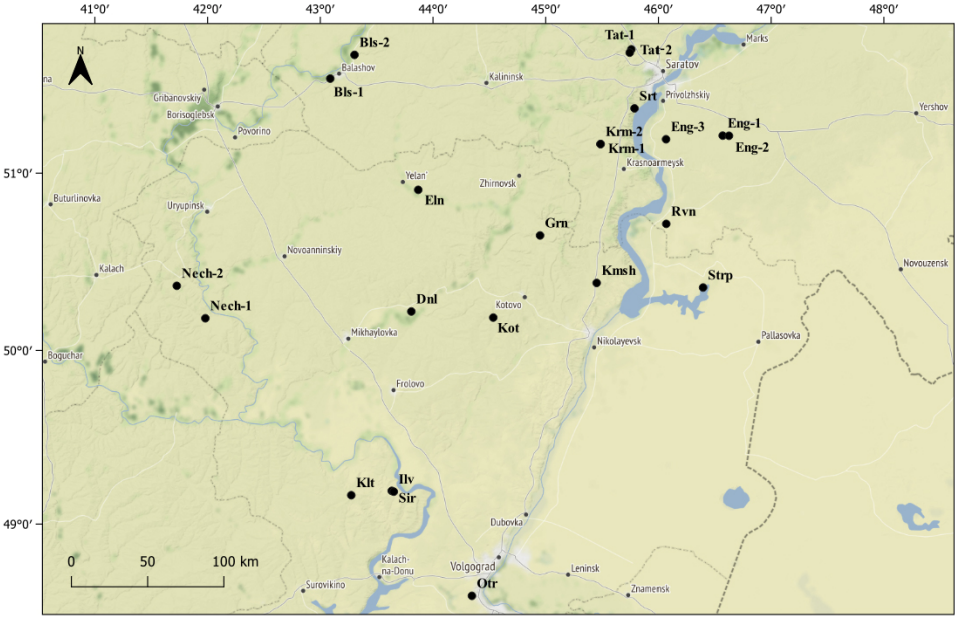

Рис. 1. Локалитеты исследованных ценопопуляций *Colchicum bulbocodium* subsp. *versicolor*
Fig. 1. Localities of the studied *Colchicum bulbocodium* subsp. *versicolor* cenopopulations

Виталитетный анализ является сравнительным методом, поэтому чем больше локальных ЦП участвует в анализе, тем точнее оценка. Одной из главных задач при оценке жизненности является отбор признаков (организменных или популяционных), являющихся наиболее информативными и удобными для измерения. Причем интерес, особенно при маршрутных исследованиях, направлен на поиск их меньшего числа, вплоть до единственного признака (Блинова, 2008). С целью выбора ключевых признаков для расчета индекса виталитета был проведён корреля-

ционный и факторный анализы, а также анализ общей изменчивости признаков, выраженный через коэффициент вариации.

Корреляционные связи морфологических параметров оценивали с помощью рангового коэффициента корреляции Спирмена. При этом усреднение параметров не проводилось. Исследуемая выборка включала каждый параметр отдельно для каждой особи по каждому году наблюдения. Корреляционную плеяду строили с использованием программного модуля “GRAPHS” (Новаковский, 2006). При этом связи по силе были разделены на три группы: $r = 0.31 – 0.50$ – слабая; $r = 0.51 – 0.69$ – средняя; $r \geq 0.70$ – высокая связь.

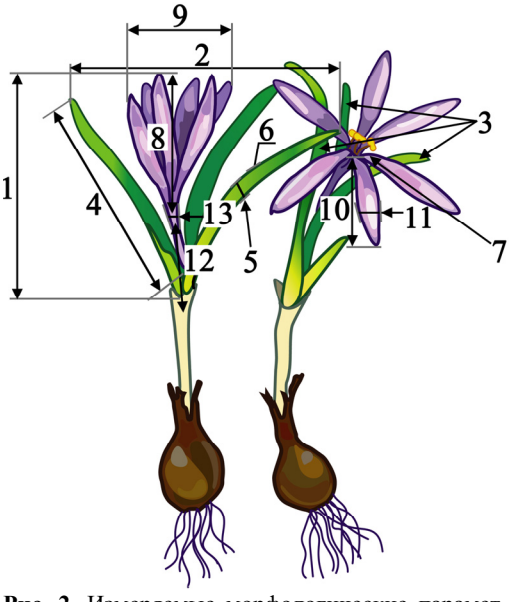

Рис. 2. Измеряемые морфологические параметры особей *Colchicum bulbocodium* subsp. *versicolor*: *1* – высота растения, *2* – диаметр растения, *3* – количество листьев, *4* – длина нижнего листа, *5* – ширина нижнего листа, *6* – толщина листовой пластинки, *7* – количество цветков, *8* – высота околоцветника, *9* – диаметр околоцветника, *10* – длина отгиба доли околоцветника, *11* – ширина отгиба доли околоцветника, *12* – длина ноготка, *13* – диаметр «трубки»

Fig. 2. Measured morphological parameters of *Colchicum bulbocodium* subsp. *versicolor* specimens: *1* – plant height, *2* – plant diameter, *3* – the number of leaves, *4* – the length of the bottom sheet, *5* – the width of the bottom sheet, *6* – the thickness of the leaf blade, *7* – the number of flowers, *8* – perianth height, *9* – perianth diameter, *10* – length of the limb of the perianth lobe, *11* – width of the limb of the perianth lobe, *12* – length of the marigold, *13* – “tube” diameter

С целью выявления признаков, дающих наибольшие нагрузки на первые две главные компоненты, выполнен факторный анализ. Он проведён по количественным показателям методом главных компонент (PCA) с использованием матрицы корреляций (Шитиков, Зинченко, 2019; Podani, 2000).

Общая изменчивость была выражена через коэффициент вариации признаков (*Cv*). При этом уровень изменчивости признаков оценивали по С. А. Мамаеву и Н. М. Чуйко (1975): коэффициент вариации меньше 7% – изменчивость признака очень низкая, 7 – 15% – низкая, 16 – 25% – средняя, 26 – 35% – повышенная, 36 – 50% – высокая, больше 50% – очень высокая.

Виталитетную структуру ЦП оценивали по методике Ю. А. Злобина (1989). Для оценки виталитета использовали индекс виталитета особи (*IVI*). Ранжированный по индексу виталитета ряд особей разбивали на три класса виталитета – высший (*a*), средний (*b*) и низший (*c*) (Пархоменко, Кашин, 2012). Установление границ класса *b* проводили в пределах границ доверительного интервала среднего значения

($x_{ср}$±σ). Для характеристики виталитетной структуры использовали индекс виталитета популяции (*IVC*) (Ишбирдин и др., 2005; Злобин и др., 2013). Градиент ухудшения условий существования строили по *IVC*, рассчитанному по результатам мониторинга в 2018 г., так как в этот год было исследовано больше всего популяций (18 из 23) с максимально возможной выборкой (по 30 растений). По отношению максимального значения *IVC* к его минимальному значению был вычислен индекс размерной пластичности (*ISP*) (Ишбирдин и др., 2005).

Виталитетный тип ЦП определяли с использованием критерия Q (Злобин, 2009): процветающие ЦП – $Q = 1/2(a+b) > c$; равновесные ЦП – $Q = 1/2(a+b) = c$; депрессивные ЦП – $Q = 1/2(a+b) < c$.

Для оценки степени процветания или депрессивности ЦП использовали индекс $I_Q = (a+b)/2c$ (Ишбирдин и др., 2005). В этом случае значения выше единицы соответствовали процветающему состоянию, а значения ниже единицы – депрессивному. Степень отклонения от единицы, соответствующей равновесному состоянию, отражает степень процветания или депрессии. В случае отсутствия особей класса с целью расчета I_Q их долю принимали равной 0.001.

Кроме того, проверялась достоверность линейной зависимости изменения варьирования средних значений и коэффициентов вариации признаков в ЦП от условий произрастания, выраженных через указанный индекс *IVC*. Проверка осуществлялась с помощью простого регрессионного анализа (Халафян, 2007). Для оценки соответствия данных требованиям нормальности был использован тест Шапиро – Уилкса (Реброва, 2006). Зависимость средних значений признаков и коэффициентов вариации от индекса *IVC* не анализировали при отклонении их выборочного распределения от нормального ($p \geq 0.05$).

Статистическую обработку материала выполняли с использованием пакетов программ Statistica 6.1 и Past 3.17 (Hammer et al., 2001).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Корреляционные связи морфологических параметров вида представлены на рис. 3 и в табл. 1. Обращает на себя внимание малая степень связанности признаков между собой. Из 78 попарных связей корреляционной плеяды, возможных между 13 признаками, высокая и средняя связь обнаружена только в 8 попарных сочетаниях. Высокая связь ($r = 0.71$) выявлена между длиной нижнего листа и высотой растения. Средняя связь ($r = 0.53 – 0.65$) отмечена между параметрами цветка – длиной отгиба доли околоцветника и высотой околоцветника, а также в большей степени между параметрами вегетативных органов, таких как длина и ширина нижнего листа, длина нижнего листа и диаметр растения, ширина нижнего листа и высота растения, ширина нижнего листа и диаметр растения, длина ноготка и высота растения, длина ноготка и длина нижнего листа. При этом наибольшее число отношений с высокой и / или средней связью имеют: высота и диаметр растения, длина и ширина нижнего листа, а также длина ноготка. Преобладающее большинство корреляционных связей статистически значимо при $p \leq 0.05$. Лишь некоторые парные коэффициенты корреляции диаметра «трубки» с другими признаками оказались статистически недостоверны.

Признаки образуют внутри корреляционной плеяды три группы: 1) параметры листьев, 2) параметры вертикальной структуры растения, 3) параметры генеративной сферы.

На основании факторного анализа выявлено, что максимальную положительную нагрузку (0.6 – 0.7) на первые две компоненты, в сумме объясняющих 44% общей дисперсии, имели: по первой компоненте – высота растения, диаметр растения, длина и ширина листа, высота околоцветника, длина ноготка; по второй компоненте – диаметр «трубки» (табл. 2).

Согласно рассчитанным коэффициентам вариации шесть признаков отличались высоким уровнем варьирования: диаметр растения (46.41%), длина и ширина листа (35.98 и 39.39%), количество цветков (40.01%), диаметр бокаловидного околоцветника (37.18%) и диаметр «трубки» околоцветника (43.92%). Четыре признака характеризовались повышенным уровнем варьирования: высота растения (26.95%), толщина листовой пластины (31.07%), ширина отгиба доли околоцветника (29.90%), длина ноготка доли околоцветника (31.45%). Средний уровень варьирования принадлежал двум морфометрическим характеристикам – высота бокаловидного околоцветника (20.48%) и длина отгиба доли околоцветника (25.27%). Количество листьев характеризовалось низким уровнем изменчивости – 9.27%.

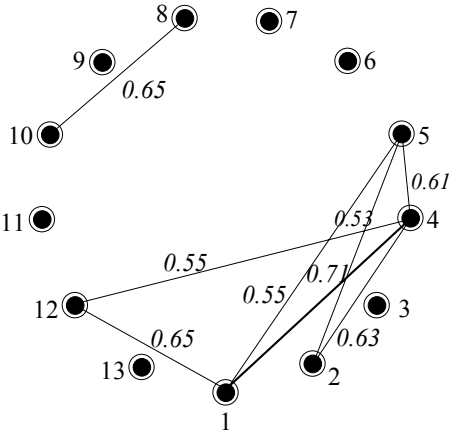

Рис. 3. Корреляционные связи морфологических параметров *Colchicum bulbocodium* subsp. *versicolor*. Приведены значения коэффициента корреляции Спирмена: сплошной линией обозначена связь средней силы (r = 0.51 – 0.69), пунктирной линией обозначена сильная связь ($r \geq 0.70$). Здесь и далее номера признаков см. рис. 2

Fig. 3. Correlation links among the morphological parameters of *Colchicum bulbocodium* subsp. *versicolor*. The values of the Spearman correlation coefficient are given: the thin line denotes the relationship of an average force (r = 0.51 – 0.69); the thick line denotes a strong bond ($r \geq 0.70$). Here and below, the feature numbering is as in Fig. 2

На основании этого, следуя рекомендациям (Злобин и др., 2013), для исследования виталитетной структуры ЦП использовали наиболее варьирующие признаки, учитывая наибольший вклад признаков в первые две главные компоненты и корреляцию между признаками. В качестве таковых были выбраны следующие признаки: диаметр и высота растения, длина и ширина нижнего листа. Данные признаки во всех отношениях характеризуют развитие растений *C. bulbocodium* subsp. *versicolor*.

Индексы виталитета популяций (*IVC*) рассчитаны по четырём признакам, отобранным по результатам корреляционного и факторного анализов, а также анализа общей изменчивости признаков. Как следует из табл. 3, в целом жизненность ЦП в

пределах всего региона исследования по годам мониторинга варьировала в широких пределах – от 0.37 до 1.55.

Таблица 1. Корреляционные связи морфологических параметров *Colchicum bulbocodium* subsp. *versicolor*
Table 1. Correlation relationships among the morphological parameters of *Colchicum bulbocodium* subsp. *versicolor*

№ признака / Feature no.	№ признака / Feature no.												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1		0.32	0.17	**0.71**	**0.54**	0.23	0.23	0.42	0.31	0.45	0.27	**0.65**	*0.00*
2			0.15	**0.63**	**0.53**	0.33	0.31	0.28	0.24	0.23	0.24	0.25	*-0.01*
3				0.14	0.19	0.09	0.20	0.16	0.12	0.12	0.11	0.08	*0.02*
4					**0.61**	0.34	0.22	0.29	0.27	0.33	0.18	**0.55**	-0.06
5						0.34	0.42	0.35	0.29	0.37	0.46	0.39	0.09
6							0.14	0.17	0.13	0.22	0.20	0.20	0.12
7								0.19	0.16	0.18	0.38	0.10	0.18
8									0.34	**0.65**	0.30	0.24	*0.00*
9										0.44	0.28	0.17	*0.04*
10											0.36	0.29	0.06
11												0.21	0.31
12													0.05
13													

Примечание. 1 – высота растения, 2 – диаметр растения, 3 – количество листьев, 4 – длина нижнего листа, 5 – ширина нижнего листа, 6 – толщина листовой пластинки, 7 – количество цветков, 8 – высота околоцветника, 9 – диаметр околоцветника, 10 – длина отгиба доли околоцветника, 11 – ширина отгиба доли околоцветника, 12 – длина ноготка, 13 – диаметр трубки. Жирным шрифтом выделены значения корреляционных связей ≥ 0.50. Курсивом отмечены статистически незначимые признаки при $p \leq 0.05$

Note. 1 – plant height, 2 – plant diameter, 3 – the number of leaves, 4 – the length of the bottom sheet, 5 – the width of the bottom sheet, 6 – the thickness of the leaf blade, 7 – the number of flowers, 8 – perianth height, 9 – the diameter of the perianth, 10 – length of the limb of the perianth lobe, 11 – width of the limb of the perianth lobe, 12 – length of the marigold, 13 – tube diameter. Correlation values ≥ 0.50 are highlighted in bold. Statistically insignificant features are marked in italics at $p \leq 0.05$

В Левобережье высокий уровень виталитета (1.29 – 1.55) отмечен в четырёх ЦП: Rvn в 2015 и 2019 гг., Eln в 2017 г., Eng-1 в 2016 г. и Eng-2 в 2016 и 2018 гг. Последняя указанная ЦП в 2016 г. имела максимальное значение этого параметра.

Из ЦП, произрастающих в Правобережье, наиболее высокой жизненностью, достигавшей в отдельные годы мониторинга уровня 1.28 – 1.37, характеризовались три ЦП: Tat-1 в 2015 г., Tat-2 в 2015 и 2017 гг., Kmsh в 2018 г.

Низкой жизненностью характеризовались ЦП Tat-1 и Tat-2 − в 2016 г. и Srt, Eng-3, Nech-1, Nech-2 и Sir − в 2018 г.

Максимальная нестабильность параметра по годам исследования была отмечена в ЦП Tat-1 (от 0.64 до 1.37), Tat-2(от 0.65 до 1.32), Srt (от 0.37 до 1.16), т.е. в ЦП, произрастающих преимущественно на северо-востоке исследованной территории.

Наиболее стабильными по этому параметру в Саратовской области была одна из самых южных в Правобережье ЦП Krm-2, а в Волгоградской области таковыми оказались ЦП Eln, Grn, Strp и Kot.

Стабильно высокую жизненность (коэффициент выше 1.00) во все годы мониторинга имели три ЦП из Волгоградской области, а именно: ЦП Kot, Grn и Eln и одна ЦП из Саратовской области – Eng-2.

Низким уровнем виталитета во всех исследованных ЦП характеризуется 2014 г. IVC больше 1.00 в этот год не имела ни одна исследованная ЦП, в то время как в 2015 г. IVC больше 1.00 имели семь из одиннадцати, в 2016 г. – восемь из шестнадцати, в 2017 г. – девять из двенадцати, в 2018 г. – пять из семнадцати, а в 2019 г. – пять из шести исследованных ЦП.

Таблица 2. Факторный анализ морфологических показателей *Colchicum bulbocodium* subsp. *versicolor*
Table 2. Factor analysis of the morphological parameters of *Colchicum bulbocodium* subsp. *versicolor*

№ признака / Feature no.	PC 1	PC 2
1	**0.78**	-0.34
2	**0.64**	-0.06
3	0.27	0.17
4	**0.78**	-0.37
5	**0.78**	0.13
6	0.32	0.17
7	0.45	0.54
8	**0.62**	-0.01
9	0.49	0.07
10	0.56	-0.03
11	0.51	0.54
12	**0.61**	-0.38
13	0.14	**0.64**
Дисперсия, % / Dispersion, %	32.47	11.34

Примечание. Жирным шрифтом выделены значения факторных нагрузок ≥ 0.70. PC – главная компонента. Здесь и далее номера признаков см. табл. 1.

Note. Factor loading values ≥ 0.70 are highlighted in bold. PC is the principal component. Hereinafter, the feature numbering is as in Table 1.

Таблица 3. Значения *IVC* изученных ценопопуляций *Colchicum bulbocodium* subsp. *versicolor*
Table 3. *IVC* (vitality index) values of the studied *Colchicum bulbocodium* subsp. *versicolor* cenopopulations

ЦП / Cenopopulations	*IVC*					
	2014	2015	2016	2017	2018	2019
1	2	3	4	5	6	7
Bls-1	*	1.09	*	*	*	*
Bls-2	*	*	*	0.81	*	*
Tat-1	0.99	1.37	0.64	1.19	0.78	1.03
Tat-2	0.94	1.32	0.65	1.28	0.76	1.07
Srt	0.84	0.75	1.16	0.75	0.37	0.75
Krm-1	0.68	0.85	0.97	1.13	1.01	*
Krm-2	0.90	0.94	0.96	1.16	0.99	*
Eng-3	*	0.95	0.98	*	0.59	1.11
Eng-1	0.88	1.15	1.35	*	*	*
Eng-2	*	1.01	1.55	*	1.36	*
Rvn	0.94	1.34	0.76	1.22	*	1.31
Eln	*	*	1.21	1.29	*	*

Окончание табл. 3
Table 3. Continuation

1	2	3	4	5	6	7
Grn	*	1.01	1.09	*	1.08	*
Kmsh	*	*	0.99	1.18	1.28	*
Strp	*	*	0.94	1.13	0.97	1.18
Nech-1	*	*	*	*	0.68	*
Nech-2	*	*	*	*	0.66	*
Dnl	*	*	*	*	1.01	*
Kot	*	*	1.18	1.05	1.17	*
Klt	*	*	1.19	*	0.77	*
Sir	*	*	*	0.85	0.49	*
Ilv	*	*	1.08	*	*	*
Otr	*	*	*	*	0.88	*

Примечание. * – в данный год ЦП не исследовались или растения были в отцветающем состоянии.

Note. * – the cenopopulations was not studied in the given year or the plants were in a fading state.

Из трёх лет мониторинга (2016 – 2018 гг.), в которые отслеживалось состояние максимального числа ЦП в обеих областях, IVC больше или равный 1.00 отмечен в 10 из 23 случаев − в Саратовской области и 13 из 23 случаев – в Волгоградской области, т.е. в целом в ЦП из Волгоградской области жизненность была несколько выше, чем в ЦП из Саратовской области. Исходя из вышеизложенного, можно сделать вывод, что в пределах Нижнего Поволжья ЦП *C. bulbocodium* subsp. *versicolor*, произрастающие на северо-востоке региона (в Саратовской области), по сравнению с ЦП, произрастающими юго-западнее (в Волгоградской области), характеризуются большей нестабильностью и большим диапазоном изменчивости этого параметра. Следовательно, на северо-востоке ареала ЦП подвида оказываются более уязвимыми.

Для исследованных ЦП *C. bulbocodium* subsp. *versicolor* по индексу виталитета за 2018 г. составлен ряд, отражающий градиент ухудшения условий: ЦП Eng-2 → → Kmsh → Kot → Grn → Krm-1 → Dnl → Krm-2 → Strp → Otr → Tat-1 → Klt → → Tat-2 → Nech-1 → Nech-2 → Eng-3 → Sir → Srt.

В годы мониторинга большинство ЦП *C. bulbocodium* subsp. *versicolor* имели виталитетный спектр с преобладанием особей среднего класса (табл. 4). Преобладание растений низшего класса виталитета отмечено в ЦП Krm-1 в 2014 г., Tat-1 и Tat-2 в 2016 г., ЦП Eng-3, Srt, Sir и Nech-2 в 2018 г. ЦП Nech-1 особей низшего и среднего классов виталитета было равное количество. Преобладание особей высшего класса виталитета характеризует следующие ЦП: Eng-1 в 2016 г., Eng-2 в 2016 и 2018 гг., Rvn в 2015 и 2019 гг. В ЦП Tat-1 и Tat-2 в 2015 г. соотношение особей высшего и среднего классов виталитета было равным. Отсутствие особей низшего класса в виталитетном составе отмечалось в ЦП Eng-1 в 2015 – 2016 гг., Eng-2 в 2016 и 2018 гг., Krm-1 в 2017 г., Krm-2 в 2014 – 2015 и 2017 – 2018 гг., Rvn

в 2015, 2017 и 2019 гг., Srt в 2016 г., Tat-1 в 2015, 2017 и 2019 гг., Tat-2 в 2015 и 2017 гг., Bls-1 в 2015 г., Ilv и Klt в 2016 г., Kmsh в 2017 – 2018 гг., Kot в 2016 и 2018 гг., Eln в 2016 г.

Таблица 4. Виталитетная структура ценопопуляций *Colchicum bulbocodium* subsp. *versicolor*
Table 4. Vitality structure of *Colchicum bulbocodium* subsp. *versicolor* cenopopulations

ЦП / Cenopo-pulations	Год / Year	Доля особей различных онтогенетических состояний на 1 м^2, % / The proportion of individuals of various ontogenetic states per 1 m^2, %			Q	I_Q	Тип ЦП / Cenopopulations type
		a	*b*	*c*			
1	2	3	4	5	6	7	8
Bls-1	2015	26.67	73.33	0.00	50.00	50000.00	Процветающая / Thriving
Bls-2	2017	0.00	83.33	16.67	41.67	2.50	То же / The same
Tat-1	2014	10.00	76.67	13.33	43.33	3.25	»
	2015	50.00	50.00	0.00	50.00	50000.00	»
	2016	0.00	30.00	70.00	15.00	0.21	Депрессивная / Depressive
	2017	33.33	66.67	0.00	50.00	50000.00	Процветающая / Thriving
	2018	0.00	66.67	33.33	33.33	1.00	Равновесная / Equilibrium
	2019	10.00	90.00	0.00	50.00	50000.00	Процветающая / Thriving
Tat-2	2014	0.00	96.67	3.33	48.33	14.50	То же / The same
	2015	50.00	50.00	0.00	50.00	50000.00	»
	2016	0.00	36.67	63.33	18.33	0.29	Депрессивная / Depressive
	2017	43.33	56.67	0.00	50.00	50000.00	Процветающая/ Thriving
	2018	0.00	60.00	40.00	30.00	0.75	Депрессивная / Depressive
	2019	20.00	73.33	6.67	46.67	7.00	Процветающая / Thriving
Srt	2014	0.00	86.67	13.33	43.33	3.25	То же / The same
	2015	0.00	80.00	20.00	40.00	2.00	»
	2016	30.00	70.00	0.00	50.00	50000.00	»
	2017	0.00	63.33	36.67	31.67	0.86	Депрессивная / Depressive
	2018	0.00	0.00	100.00	0.00	0.00	Депрессивная / Depressive
	2019	0.00	60.00	40.00	30.00	0.75	То же / The same
Krm-1	2014	0.00	43.75	56.25	21.88	0.39	»
	2015	0.00	73.33	26.67	36.67	1.38	Процветающая / Thriving
	2016	0.00	93.33	6.67	46.67	7.00	То же / The same
	2017	13.33	86.67	0.00	50.00	50000.00	»
	2018	6.67	90.00	3.33	48.33	14.50	»
Krm-2	2014	10.00	90.00	0.00	50.00	50000.00	»
	2015	0.00	100.00	0.00	50.00	3.45	»
	2016	3.33	93.33	3.33	48.33	14.50	»
	2017	20.00	80.00	0.00	50.00	50000.00	»
	2018	0.00	100.00	0.00	50.00	50000.00	»
Eng-3	2015	3.33	90.00	6.67	46.67	7.00	»
	2016	10.00	83.33	6.67	46.67	7.00	»
	2018	0.00	20.00	80.00	10.00	0.13	Депрессивная / Depressive
	2019	16.67	80.00	3.33	48.33	14.50	Процветающая / Thriving
Eng-1	2014	0.00	92.59	7.41	46.30	6.25	То же / The same
	2015	20.00	80.00	0.00	50.00	50000.00	»
	2016	53.33	46.67	0.00	50.00	50000.00	»
Eng-2	2015	6.67	86.67	6.67	46.67	7.00	»
	2016	76.67	23.33	0.00	50.00	50000.00	»
	2018	56.67	43.33	0.00	50.00	50000.00	»

Окончание табл. 4
Table 4. Continuation

1	2	3	4	5	6	7	8
Rvn	2014	6.67	76.67	16.67	41.67	2.50	Процветающая / Thriving
	2015	60.00	40.00	0.00	50.00	50000.00	То же / The same
	2016	0.00	66.67	33.33	33.33	1.00	»
	2017	36.67	63.33	0.00	50.00	50000.00	»
	2019	53.33	46.67	0.00	50.00	50000.00	»
Eln	2016	33.33	66.67	0.00	50.00	50000.00	»
	2017	41.94	54.84	3.23	48.39	15.00	»
Grn	2015	10.00	86.67	3.33	48.33	14.50	»
	2016	16.67	80.00	3.33	48.33	14.50	»
	2018	16.67	80.00	3.33	48.33	14.50	»
Kmsh	2016	3.33	93.33	3.33	48.33	14.50	»
	2017	26.67	73.33	0.00	50.00	50000.00	»
	2018	40.00	60.00	0.00	50.00	50000.00	»
Strp	2016	3.33	93.33	3.33	48.33	14.50	»
	2017	23.33	73.33	3.33	48.33	14.50	»
	2018	6.67	83.33	10.00	45.00	4.50	»
	2019	30.00	66.67	3.33	48.33	14.50	»
Nech-1	2018	0.00	50.00	50.00	25.00	0.50	Депрессивная / Depressive
Nech-2	2018	0.00	33.33	66.67	16.67	0.25	То же / The same
Dnl	2018	10.00	86.67	3.33	48.33	14.50	Процветающая / Thriving
Kot	2016	20.00	80.00	0.00	50.00	50000.00	То же / The same
	2017	13.33	76.67	10.00	45.00	4.50	»
	2018	23.33	76.67	0.00	50.00	50000.00	»
Klt	2016	30.00	70.00	0.00	50.00	50000.00	»
	2018	0.00	70.00	30.00	35.00	1.17	»
Sir	2017	3.33	76.67	20.00	40.00	2.00	»
	2018	0.00	3.33	96.67	1.67	0.02	Депрессивная / Depressive
Ilv	2016	23.33	76.67	0.00	50.00	50000.00	Процветающая / Thriving
Otr	2018	10.00	66.67	23.33	38.33	1.64	То же / The same

По параметру I_Q и критерию Q (см. табл. 4) абсолютное большинство ЦП во все годы мониторинга были процветающими. ЦП Tat-1 в 2018 г. являлась равновесной. Депрессивное состояние отмечено только для отдельных ЦП и только в отдельные годы мониторинга. Таковыми являлись ЦП Eng-3 в 2018 г., Krm-1 в 2014 г., Srt в 2018 – 2019 гг., Tat-1 в 2016 г., Tat-2 в 2016 и 2018 гг., Sir в 2018 г., Nech-1 и Nech-2 в 2018 г. Очевидно, что такое состояние ЦП было характерно преимущественно в 2018 г. Это связано, скорее всего, с неблагоприятными ранневесенними погодными условиями, складывающимися в ЦП в конкретный, преимущественно 2018 год.

Средние температуры периода активной вегетации и цветения растений подвида в регионе исследования ранней весной 2018 г. были исключительно низкими, по сравнению с иными годами мониторинга (рис. 4). Как следствие, в некоторых ЦП это могло привести к экстремальным условиям произрастания особей подвида за счёт, например, более позднего и затяжного снеготаяния, сильного переувлажнения, сильных заморозков, временного обледенения почвенного покрова и т. п. Наибольшее относительное число особей с низшим виталитетом в 2018 г. отмече-

но в ЦП Srt (100%), приуроченной к склону холма северной экспозиции, ЦП Sir (96.67%), находящейся на склоне балки северо-восточной экспозиции на холме, и ЦП Eng-3 (80%), произрастающей на днище балки. Все три ЦП получали меньше тепла, чем другие: первые две – в связи с экспозицией, а третья – из-за переувлажнения днища балки. Исключительные условия могли складываться локально и в тех немногочисленных ЦП, которые характеризовались депрессивностью в другие годы мониторинга.

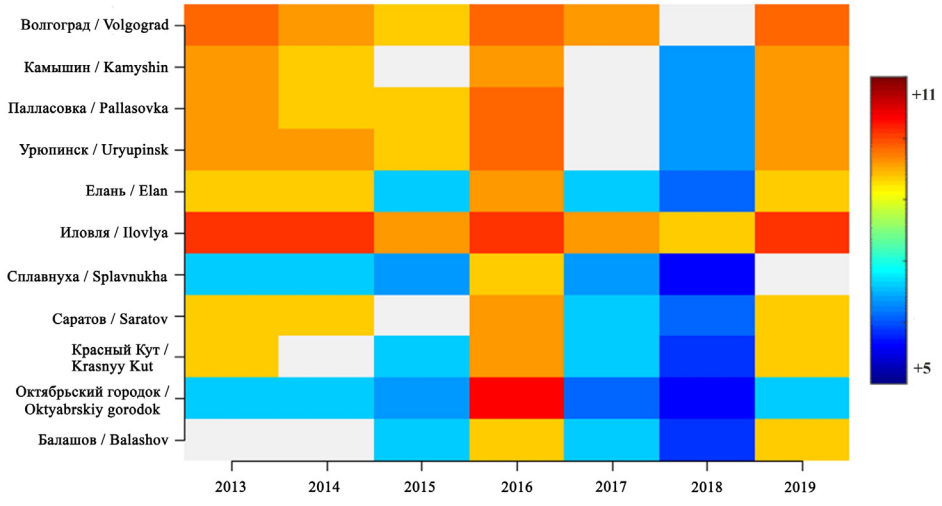

Рис. 4. Средние значения температуры в местах произрастания ценопопуляций *Colchicum bulbocodium* subsp. *versicolor* на исследованной территории в период с 1 марта по 31 мая
Fig. 4. Average values of temperature in the places of growth of cenopopulations of *Colchicum bulbocodium* subsp. *versicolor* in the study area from March 1 to May 31

При этом в условиях стресса на морфологическом уровне растения реагируют миниатюризацией признаков вегетативной и генеративной сферы (рис. 5). Так, согласно результатам простого регрессионного анализа, с ухудшением условий произрастания имеется достоверное ($p \leq 0.05$) снижение средних значений высоты растения (*а*), его диаметра ($б_1$), длины и ширины листа (*в* и $г_1$), длины ноготка ($д_1$). Для диаметра «трубки» (*е*) установлен неопределённый характер изменения среднего значения данного признака. При этом для показателей диаметра растения ($б_2$), ширины листа ($г_2$) отмечено достоверное возрастание вариативности этих показателей, а для генеративных показателей – длина ноготка ($д_2$) и высота околоцветника (*ж*) – отмечено неопределённое варьирование на экоклине. Это указывает на заметное реагирование особей подвида на изменение условий окружающей среды, если таковое происходит.

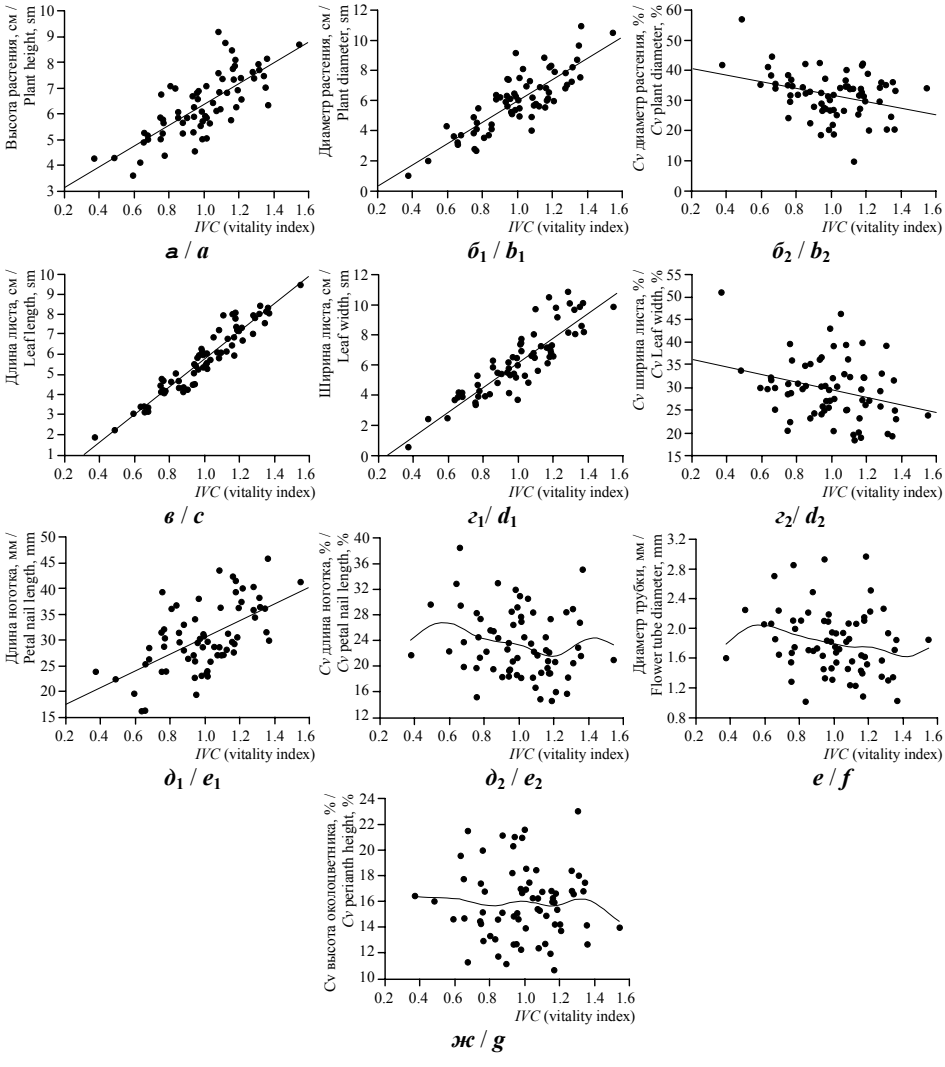

Рис. 5. Зависимость размерных показателей некоторых признаков *Colchicum bulbocodium* subsp. *versicolor* и их коэффициентов вариации от жизненности ценопопуляций: *а* – высота растения, *б*$_1$ – диаметр растения, *б*$_2$ – коэффициент вариации диаметра растения, *в* – длина листа, *г*$_1$ – ширина листа, *г*$_2$ – коэффициент вариации ширины листа, *д*$_1$ – длина ноготка, *д*$_2$ – коэффициент вариации длины ноготка, *е* – диаметр «трубки», *ж* – коэффициент вариации высоты околоцветника

Fig. 5. Dependence of the dimensional indicators of some *Colchicum bulbocodium* subsp. *versicolor* traits and their coefficients of variation on the vitality of cenopopulations: *a* – plant height, b_1 – plant diameter, b_2 – the coefficient of variation of plant diameter, *c* – leaf length, d_1 – leaf width, d_2 – the coefficient of variation of leaf width, e_1 – petal nail length, e_2 – the coefficient of variation of petal nail length, *f* – “tube” diameter, *g* – the coefficient of variation of perianth height

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, ЦП *C. bulbocodium* subsp. *versicolor* на северо-востоке Нижнего Поволжья, по сравнению с ЦП, произрастающими юго-западнее, характеризуются большей нестабильностью и большим диапазоном изменчивости этого параметра.

Депрессивное состояние ЦП подвида в отдельные годы связано, вероятно, с неблагоприятными ранневесенними погодными условиями, прежде всего, с более низкими температурами в этот период.

Подвид в Нижнем Поволжье характеризуется относительно низкой экологической пластичностью, что объясняется однородностью условий произрастания подвида на исследованной части ареала в период активной вегетации и цветения. В условиях стресса на морфологическом уровне растения реагируют миниатюризацией признаков.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Артюшенко З. Т. Амариллисовые (Amaryllidaceae Jaume St.-Hilaire) СССР. Морфология, систематика и использование. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1970. 180 с.

Блинова И. В. Что понимать под жизненностью видов у орхидных и приживется ли в России термин «фитнес» (fitness)? // Вестник Тверского государственного университета. Сер. Биология и экология. 2008. № 8. С. 100 – 104.

Заугольнова Л. Б., *Жукова Л. А.*, *Комаров А. С.*, *Смирнова О. В.* Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М. : Наука, 1988. 184 с.

Злобин Ю. А. Принципы и методы изучения ценотических популяций растений. Казань : Изд-во Казан. ун-та, 1989. 146 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 гос. заповедника // Вестник Нижегородского университета им. Н. И. Лобачевского. Сер. Биология. 2005. Вып. 1. С. 85 – 98.

Кашин А. С., *Крицкая Т. А.*, *Петрова Н. А.*, *Шилова И. В.* Методы изучения ценопопуляций цветковых растений : учеб.-метод. пособие [Электронный ресурс]. Саратов, 2015. 127 с.

Кашин А. С., *Крицкая Т. А.*, *Петрова Н. А.*, *Шилова И. В.* Тюльпан Геснера в Саратовской области и на прилегающей территории: распространение, разнообразие, состояние популяций. Саратов : Изд-во Сарат. ун-та, 2016. 100 с.

Кашин А. С., *Куликова Л. В.*, *Петрова Н. А.*, *Шилова И. В.*, *Пархоменко А. С.*, *Лаврентьев М. В.* Онтогенетическая структура ценопопуляций *Bulbocodium versicolor* (Melanthiaceae) в Нижнем Поволжье // Ботанический журнал. 2020. Т. 105, № 5. С. 479 – 496. https://doi.org/10.31857/S000681362005004X

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

Мамаев С. А., *Чуйко Н. М.* Индивидуальная изменчивость признаков листьев у дикорастущих видов костяники // Индивидуальная эколого-географическая изменчивость растений. Свердловск : УрНЦ АН СССР, 1975. С. 114 – 118.

Новаковский А. Б. Обзор современных программных средств, используемых для анализа геоботанических данных // Растительность России. 2006. № 9. С. 86 – 95.

Пархоменко В. М., *Кашин А. С.* Состояние ценопопуляций *Hypericum perforatum* L. в Саратовской области : виталитетная и возрастная структура // Растительные ресурсы. 2012. Т. 48, № 1. С. 3 – 16.

Проскурякова Г. М. О количественных соотношениях доминантов степной растительности Большого Балхана // Ботанический журнал. 1968. Т. 53, № 4. С. 524 – 530.

Реброва О. Ю. Статистический анализ медицинских данных. Применение пакета прикладных программ STATISTICA. М. : МедиаСфера, 2006. 305 с.

Сагалаев В. А. Географический анализ аридной флоры степей и пустынь Юго-Востока европейской части России // Известия Волгоградского педагогического государственного университета. 2004. № 4. С. 27 – 43.

Сагалаев В. А., *Шанцер И. А.* Сем. 36. Colchicaceae DC. – Безвременниковые // Флора Нижнего Поволжья. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2006. Т. 1. С. 331 – 333.

Халафян А. А. STATISTICA 6. Статистический анализ данных. М. : Бином-Пресс, 2007. 512 с.

Цвелев Н. Н. Брандушка – *Bulbocodium* L. // Флора Европейской части СССР. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1979. Т. 4. С. 218.

Шитиков В. К., *Зинченко Т. Д.* Многомерный статистический анализ экологических сообществ (обзор) // Теоретическая и прикладная экология. 2019. № 1. С. 5 – 11. https://doi.org/10.25750/1995-4301-2019-1-005-011

Hammer O., *Harper D. A. T.*, *Ryan P. D.* PAST : Palaeontological Statistics software packege for education and data analysis // Palaeontological Electronica. 2001. Vol. 4, iss. 1. P. 1 – 9.

Kashin A. S., *Parkhomenko, A. S.*, *Kulikova L. V.*, *Petrova N. A.*, *Shilova I. V.*, *Lavrentiev M. V.* Potential range of *Bulbocodium versicolor* (KER-Gawl.) Spreng. (Colchicaceae, Liliopsida) in Russia // Povolzhskiy Journal of Ecology. 2020. № 2. P. 241 – 247.

Kulicova L. V., *Kashin A. S.*, *Petrova N. A.*, *Shilova I. V.* Some ecological peculiarities of *Bulbocodium versicolor* (Ker-Gawl.) Spreng. (Colchicaceae, Magnoliophyta) in the Lower Volga region // Biology Bulletin. 2019. Vol. 47, iss. 10. P. 96 – 103. https://doi.org/10.1134/S1062359019100182

Podani J. Introduction to the exploration of multivariate biological data. Leiden : Backhuys, 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.

Original Article
https://doi.org/10.35885/1684-7318-2021-2-127-145

Vitality structure of *Colchicum bulbocodium* subsp. *versicolor* (Colchicaceae, Liliopsida) populations in the Lower Volga region

A. V. Bogoslov, A. S. Kashin ✉, A. S. Parkhomenko, L. V. Kulikova, I. V. Shilova, A. K. Knjazeva

Saratov State University
83 Astrakhanskaya St., Saratov 410010, Russia

Received: 10 February 2021 / revised: 14 March 2021 / accepted: 15 March 2021

Abstract. The article presents the results of the vitality structure analysis of 23 natural cenopopulations of *Colchicum bulbocodium* subsp. *versicolor* in the Lower Volga region in the years 2014 – 2019. The viability of cenopopulations within the studied region varied greatly over the years of monitoring, from 0.45 to 1.51. Cenopopulations in the northeast of the Lower Volga region, compared to southwestern cenopopulations, exhibited lower vitality index, greater instability and a wider range of variability of the latter parameter. Also, most morphological characters poorly correlated with one another. A high correlation was revealed only between two characters, and a medium correlation only in six pairs of characters. The largest number of significant-correlation relationships was registered for the plant height and diameter, the length and width of the lower leaf, and the length of the marigold. Based on the I_O parameter and the Q criterion, the absolute majority of cenopopulations were prosperous in all the years of monitoring. The depressive state was found only in some cenopopulations and only in certain years of monitoring (mainly in 2018). Considering that, compared to other years of monitoring, in the spring of 2018, the average temperatures during the period of the subspecies' active vegetation and flowering were extremely low, we suggested that it could have resulted in extreme growing conditions for the subspecies in the studied region and, consequently, a decrease in vitality of cenopopulations.
Keywords: *Colchicum bulbocodium* subsp. *versicolor*, morphometry, vitality, Lower Volga region

For citation: Bogoslov A. V., Kashin A. S., Parkhomenko A. S., Kulikova L. V., Shilova I. V., Knjazeva A. K. Vitality structure of *Colchicum bulbocodium* subsp. *versicolor* (Colchicaceae, Liliopsida) populations in the Lower Volga region. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2021, no. 2, pp. 127–145. https://doi.org/10.35885/1684-7318-2021-2-127-145

REFERENCES

Artyushenko Z. T. *Amarilisovyye (Amaryllidaceae Jaume St.-Hilaire*) *SSSR. Morfologiya*, *sistematika i ispol'zovaniye* [Amaryllids (Amaryllidaceae Jaume St.-Hilaire) USSR. Morphology, Taxonomy and Use]. Leningrad, Nauka Publ., 1970. 180 p. (in Russian).

Blinova I. V. What is meant by the vitality of species in orchids and will the term "fitness" take root in Russia? *Gerald of Tver State University*, *Ser. Biology and Ecology*. 2008, iss. 8, pp. 100–104 (in Russian).

✉ *Corresponding author*. Botanical Garden, Saratov State University, Russia.

ORCID and e-mail addresses: Artem V. Bogoslov: https://orcid.org/0000-0002-2248-1285, dandelioncave@mail.ru; Alexandr S. Kashin: https:// orcid.org/0000-0002-2342-2172, kashinas2@yandex.ru; Alena S. Parkhomenko: https://orcid.org/0000-0002-9948-7298, parkhomenko_as@mail.ru; Lyudmila V. Kulikova: https://orcid.org/0000-0002-0781-7369, kulikovaluda064@mail.ru; Irina V. Shilova: https://orcid.org/0000-0002-9828-4229, schiva1952@yandex.ru; Alina K. Knjazeva: kashinas2@yandex.ru.

Zaugol'nova L. B., Zhukova L. A., Komarov A. S., Smirnova O. V. *Tsenopopuliatsii rastenii* (*ocherki populiatsionnoi biologii*) [Plant Cenopopulations (Population Biology Essays)]. Moscow, Nauka Publ., 1988. 184 p. (in Russian).

Zlobin Yu. A. *Printsipy i metody izucheniya tsenoticheskikh populyatsiy rasteniy* [Principles and Methods of Studying Cenotic Plant Populations]. Kazan, Izdatel'stvo Kazanskogo universiteta, 1989. 146 p. (in Russian).

Zlobin Yu. A. *Populiatsionnaia ekologiia 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 izucheniia* [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., Kritskaya T. A., Petrova N. A., Shilova I. V. *Metody izucheniya tsenopopulyatsiy tsvetkovykh rasteniy* (*Elektronnyy resurs*): *uchebno-metodicheskoye posobiye* [Methods of Studying Cenopopulations of Flowering Plants (Electronic resource): Educational and methodical manual]. Saratov, 2015. 127 p. (in Russian).

Kashin A. S., Kritskaya T. A., Petrova N. A., Shilova I. V. *Tiul'pan Gesnera v Saratovskoi oblasti i na prilegaiushchei territorii: rasprostranenie, raznoobrazie, sostoianie populiatsii* [Gesner Tulip in Saratov Oblast and Surrounding Area: Distribution, Diversity, and the State of Populations]. Saratov, Izdatel'stvo Saratovskogo universiteta, 2016. 100 p. (in Russian).

Kashin A. S., Kulikova L. V., Petrova N. A., Shilova I. V., Parkhomenko A. S., Lavrentiev M. V. Ontogenetic structure of *Bulbocodium versicolor* (Melanthiaceae) cenopopulations in the Lower Volga Region. *Botanicheskii Zhurnal,* 2020, vol. 105, no. 5, pp. 479–496 (in Russian). https://doi.org/10.31857/S000681362005004X

The Red Book of the Russian Federation (*Plants and Fungi*). Moscow, KMK Scientific Press Ltd., 2008. 855 p. (in Russian).

Mamaev S. A., Chuiko N. M. Individual variability of leaf traits in wild species of drupe. In: *Individual'naia ekologo-geograficheskaia izmenchivost' rastenii* [Individual Ecological and Geographical Variability of Plants]. Sverdlovsk, Ural'skii nauchnyi tsentr AN SSSR Publ., 1975, pp. 114–118 (in Russian).

Novakovsky A. B. A review of the modern programs for the geobotanical analysis. *Vegetation of Russia*, 2006, iss. 9, pp. 86–95 (in Russian).

Parkhomenko V. M., Kashin A. S. Condition of cenopopulations of *Hypericum perforatum* L. in the Saratov region: vitality and age structure. *Rastitelnye Resursy*, 2012, vol. 48, no. 1, pp. 3–16 (in Russian).

Proskuryakova G. M. On the quantitative ratios of the dominants of the steppe vegetation of the Bolshoi Balkhan. *Botanicheskii Zhurnal,* 1968, vol. 53, no. 4, pp. 524–530 (in Russian).

Rebrova O. Yu. *Statisticheskiy analiz meditsinskikh dannykh. Primeneniye paketa prikladnykh programm STATISTICA* [Statistical Analysis of Medical Data. Using the STATISTICA Application Package]. Moscow, MediaSfera Publ., 2006. 305 p. (in Russian).

Sagalaev V. A. Geographic analysis of the arid flora of the steppes and deserts of the South-East of the European part of Russia. *Ivzestia of the Volgograd State Pedagogical University,* 2004, no. 4, pp. 27–43 (in Russian).

Sagalaev V. A., Shantser I. A. Fam. 36. Colchicaceae DC. – Colored crops. In: *Flora Nizhnego Povolzh'ia* [Flora of the Lower Volga Region]. Moscow, KMK Scientific Press Ltd., 2006, vol. 1, pp. 331–333 (in Russian).

Khalafyan A. A. *STATISTICA 6. Statisticheskiy analiz dannykh* [STATISTICA 6. Statistical Data Analysis]. Moscow, Binom-Press Publ., 2007. 512 p. (in Russian).

Tsvelev N. N. Brandushka – *Bulbocodium* L. In: *Flora of the European Part of the USSR*. Leningrad, Nauka Publ., 1979, vol. 4, pp. 218 (in Russian).

Shitikov V. K., Zinchenko T. D. Multivariate statistical analysis of ecological communities (review). *Theoretical and Applied Ecology*. 2019, no. 1, pp. 5–11 (in Russian). https://doi.org/10.25750/1995-4301-2019-1-005-011

Hammer O., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: Palaeontological Statistics software packege for education and data analysis. *Palaeontological Electronica*, 2001, vol. 4, iss. 1, pp. 1–9.

Kashin A. S., Parkhomenko, A. S., Kulikova L. V., Petrova N. A., Shilova I. V., Lavrentiev M. V. Potential range of *Bulbocodium versicolor* (KER-Gawl.) Spreng. (Colchicaceae, Liliopsida) in Russia. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2020, no. 2, pp. 241–247.

Kulicova L. V., Kashin A. S., Petrova N. A., Shilova I. V. Some ecological peculiarities of *Bulbocodium versicolor* (Ker-Gawl.) Spreng. (Colchicaceae, Magnoliophyta) in the Lower Volga region. *Biology Bulletin*, 2019, vol. 47, iss. 10, pp. 96–103. https://doi.org/10.1134/S1062359019100182

Podani J. *Introduction to the Exploration of Multivariate Biological Data*. Leiden, Backhuys, 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.