

Оригинальная статья

УДК 574.34:574.91:57.018

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2023-3-331-351>

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ В ПОПУЛЯЦИЯХ ТАКСОНОВ *CHONDRILLA* (ASTERACEAE, MAGNOLIOPHYTA) В ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ И НА ПРИЛЕГАЮЩИХ ТЕРРИТОРИЯХ

А. С. Пархоменко [✉], А. О. Кондратьева, А. В. Богослов,
И. В. Шилова, А. С. Кашин

*Саратовский национальный исследовательский государственный университет
имени Н. Г. Чернышевского*

Россия, 410012, г. Саратов, ул. Астраханская, д. 83

Поступила в редакцию 29.04.2023 г., после доработки 14.06.2023 г., принята 14.06.2023 г., опубликована 22.09.2023 г.

Аннотация. Морфологическая изменчивость в популяциях таксонов *Chondrilla* слабо изучена и особенности её распределения, как пространственная, так и между таксонами, не очевидны. Представлены результаты сравнительного анализа характера этой изменчивости на примере 28 популяций восьми таксонов рода юго-востока Европейской России и Северо-Западного Казахстана. Проанализирована изменчивость восьми морфологических признаков, большая часть из которых до настоящего времени используется для определения видовой принадлежности растений. Показано, что уровень изменчивости этих признаков, четыре из которых являются таксономически значимыми, в один год мониторинга оказывается столь широким, что полностью перекрывает границы их изменчивости всех восточноевропейских таксонов. При этом популяции разных таксонов, произрастающие рядом в близких условиях окружающей среды, демонстрировали весьма сходный (в ряде случаев фактически одинаковый) диапазон морфологической изменчивости. Сделано заключение о том, что причинами этой очень динамичной и своеобразной изменчивости признаков, скорее всего, являются локальные условия произрастания популяций в конкретный год мониторинга. Сравнительный анализ межгодовой (2015, 2016 и 2022 гг.) изменчивости по этим количественным признакам в 14 популяциях пяти таксонов *Chondrilla* показал её существенную динамику и по годам. Методом неметрического многомерного шкалирования количественных морфометрических параметров показано, что градиент их изменчивости имеет место в направлении от условий минимального увлажнения и максимальной температуры к условиям максимальной влажности и минимальной температуры. При этом сочетания этих климатических факторов в конкретных местообитаниях популяций в большей мере сказываются на значениях морфологических параметров, чем их географические градиенты или таксономическая принадлежность.

Ключевые слова: *Chondrilla*, популяция, нумерический анализ, неметрическое многомерное шкалирование

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

ORCID и e-mail адреса: Пархоменко Алёна Сергеевна: <https://0000-0002-9948-7298>, parkhomenko_as@mail.ru; Кондратьева Анна Олеговна: <https://0000-0001-5000-8914>, porova.ao@mail.ru; Богослов Артём Валерьевич: <https://orcid.org/0000-0002-2248-1285>, dandelioncave@mail.ru; Шилова Ирина Васильевна: <https://0000-0002-9828-4229>, schiva1952@yandex.ru; Кашин Александр Степанович: <https://orcid.org/0000-0002-2342-2172>, kashinas2@yandex.ru.

Финансирование. Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 22-24-00340).

Для цитирования. Пархоменко А. С., Кондратьева А. О., Богослов А. В., Шилова И. В., Кашин А. С. Морфологическая изменчивость в популяциях таксонов *Chondrilla* (Asteraceae, Magnoliophyta) в Европейской России и на прилегающих территориях // Поволжский экологический журнал. 2023. № 3. С. 331 – 351. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2023-3-331-351>

ВВЕДЕНИЕ

Изучение полиморфизма в роде *Chondrilla* L. (Asteraceae) актуально по целому ряду причин. Во-первых, представители рода – каучконосы, потенциально способные составить альтернативу гевее бразильской *Hevea brasiliensis* (Willd. ex A. Juss.) Müll. Arg., как основному источнику натурального каучука. Интерес к этой проблеме в последнее время резко возрос в связи с тем, что натуральный каучук имеет ряд преимуществ перед синтетическим, а плантации гевеи бразильской находятся в катастрофическом положении из-за поражения фитопатогеном *Microcyclus ulei*. К тому же она может произрастать только в тропическом поясе, т.е. за пределами Российской Федерации. В 20 – 30-х гг. XX в. ряд видов *Chondrilla*, наряду с представителями *Taraxacum* и ряда других родов Asteraceae, рассматривались в качестве перспективных для промышленного производства каучуконов (Ильин, 1930, 1953; Лапин, 1935; Кулуев и др., 2015). Во-вторых, по крайней мере, один вид *Chondrilla juncea* L. показал себя крайне агрессивным адвентом. В последнее столетие он широко расселился в Австралии, Южной (Аргентина) и Северной (Канада и США) Америке, где в настоящее время наносит существенный урон урожаю на полях и пастбищах, демонстрируя чрезвычайно высокий инвазионный потенциал (Dijk van, 2003; Gaskin et al., 2013). К расширению ареала на центральную и юго-восточную части Европейской России в настоящее время тяготеет и *C. laticoronata* Leonova, относящийся по представлениям Т. Г. Леоновой (1964) к другой, чем *C. juncea*, секции рода. Он отмечен для Чувашии (Маевский, 2014). Имеются гербарные сборы (MW) в черте г. Волгограда и г. Астрахани (Сухоруков, личное сообщение). Нами многократно отмечался в различных районах Астраханской области и Ставропольского края. При этом ранее *C. laticoronata* для этих районов не был указан (Леонова, 1989). В этой связи актуально изучение инвазионного потенциала различных таксонов рода с целью предотвращения их расселения на новые территории. В-третьих, основная масса таксонов рода *Chondrilla* – факультативные апомикты, а это всегда усложняет таксономическую структуру рода, прежде всего, за счёт полиплоидии, отдалённой гибридизации и способности сохранять в ряду поколений гибридную комбинацию (Кашин и др., 1999, 2000a, б; Кашин, 2000). Остаётся весьма неопределённой и запутанной генетическая природа апомиксиса, механизмы его детерминации и генетическая структура популяций. При этом виды рода *Chondrilla* плохо изучены, как считается, прежде всего, потому, что они поздно зацветают и плохо представлены в гербариях. В этой связи неоднократно указывалось на необходимость специального анализа изменчивости видов данного рода (Маевский, 2014).

В роде *Chondrilla* L. насчитывается около 30 видов (Ильин, 1930; Леонова, 1989). Считается, что в европейской части России естественно встречаются, по крайней мере, семь видов. Шесть из них принадлежат к секции *Chondrilla* подрода *Chondrilla* (*C. acantholepis* Boiss., *C. brevirostris* Fisch. et Mey, *C. canescens* Kat. et Kir., *C. graminea* Bieb., *C. juncea*, *C. latifolia* Bieb. и *C. laticoronata*) и один (*C. ambigua* Fisch.) – к подроду *Brachyrinchus* (Леонова, 1964). Для Нижнего Поволжья указывался также *C. pauciflora* Ledeb. (Леонова, 1989). Однако нами он на этой территории не был обнаружен.

В настоящее время нет однозначного представления о таксономической структуре рода. В частности, *C. juncea* и *C. graminea* одни авторы рассматривают как самостоятельные виды (Леонова, 1964, 1989; Маевский, 2014), другие объединяют в один вид *C. juncea*, включая также *C. latifolia*, *C. canescens* и *C. brevirostris* (Ильин, 1930; Еленевский и др., 2008; Flora..., 1976; Tuzlacı, 2006; Türkçe, 2007; Nasseh, Joharchi, 2008; Flann, 2011; Nasseh, 2010).

Ранее по результатам морфологического (Кашин и др., 2018) и молекулярно-генетического (Кашин и др., 2017; Kashin et al., 2019) анализов показано, что из таксонов, указанных для европейской части ареала, лишь *C. ambigua* хорошо обособлен морфологически и заслуживает признания в ранге вида. Менее очевидна видовая самостоятельность *C. brevirostris* и *C. laticoronata*. *C. juncea*, *C. latifolia*, *C. graminea*, *C. acantholepis* и *C. canescens* по морфологическим признакам, по ISSR маркерам и при таргетном секвенировании не разделяются и их следует считать синонимами *C. juncea*. Однако выявленная по результатам морфологического и молекулярно-генетического анализа структура рода в пределах Европейской России требует дальнейшего уточнения, в частности в отношении таксономической состоятельности *C. brevirostris* и *C. laticoronata* и возможных причин своеобразной морфологической изменчивости.

Основная цель данного исследования – выявление особенностей распределения морфологической изменчивости на уровне популяций, таксонов и всей исследованной выборки образцов в целом в пределах Европейской России и Северо-Западного Казахстана.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сбор материала проводился в 2022 г. в 28 популяциях восьми таксонов рода *Chondrilla* из Астраханской, Волгоградской, Ростовской, Саратовской областей, Республики Калмыкия и Северо-Западного Казахстана (рис. 1, табл. 1). По части из этих популяций для сравнительного анализа методами классической морфометрии использован материал, собранный в 2015 и 2016 гг.

Для оценки морфологической изменчивости на уровне популяций и таксонов, а также исследованной выборки таксонов в целом, в каждой популяции у 30 растений были измерены восемь количественных морфометрических параметров (рис. 2). Половина из них традиционно используется при определении видовой принадлежности растений. Представленный анализ, прежде всего, касается изменчивости именно таких морфологических признаков. Морфологические характеристики, с целью поддержания единообразия в оценке морфологических данных,

учитывались только у растений зрелого генеративного состояния (Sharma, Pandit, 2011).

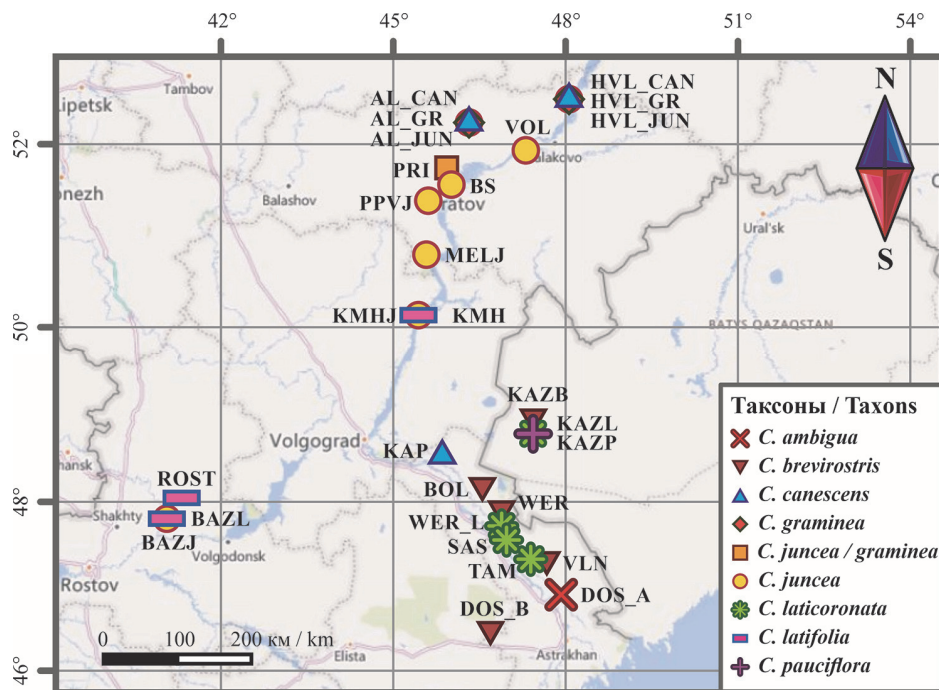


Рис. 1. Местоположение исследованных популяций таксонов *Chondrilla*. Условные сокращения см. табл. 1

Fig. 1. Location of the studied populations of *Chondrilla* taxa. Abbreviations are the same as in Table 1

Анализ изменчивости морфологических показателей, как внутри популяций и таксонов, так и между ними, проводили с использованием диаграмм размаха. Для проверки нормальности распределения значений признаков в популяционных выборках был проведен тест Шапиро – Уилка. С целью анализа многолетней динамики изменчивости морфометрических параметров исследуемых таксонов проведено сравнение выборок из 14 популяций пяти таксонов *Chondrilla* по наблюдениям в 2015, 2016 и 2022 гг. Анализ проводился по семи количественным показателям: длина ножек корзинок, число боковых побегов первого порядка, длина третьего снизу стеблевого листа, ширина третьего снизу стеблевого листа, густота щетинистого покрова стебля на вертикальном отрезке 6 мм, длина щетинок, диаметр нижнего бокового побега у основания. Для более детальной демонстрации закономерностей изменчивости каждая годовая выборка анализировалась отдельно. Для данных целей использовался анализ главных компонент (Principal component analysis, PCA), успешно использованный ранее авторами для разделения естественных и реинтродукционных популяций *Trapa natans* L. (Пархоменко и др., 2022).

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ В ПОПУЛЯЦИЯХ

Таблица 1. Исследованные популяции таксонов рода *Chondrilla*

Table 1. Studied populations of taxa from the genus *Chondrilla*

Таксон / Taxon	Обозначение / Name	Координаты / Coordinates		Местонахождение / Location
		Широта, °/ Latitude, °	Долгота, °/ Longitude, °	
1	2	3	4	5
Россия / Russia				
<i>C. ambigua</i>	DOS_A	46.909118	47.922671	Астраханская область, Красноярский район, окрестности пос. Досанг / Astrakhanskaya province, Krasnoyarskiy district, near the town of Dosang
<i>C. brevirostris</i>	BOL	47.989694	46.55075	Астраханская область, Ахтубинский район, окрестности с. Болхуны / Astrakhanskaya province, Akhtubinskiy district, near the village of Bolkhuny
	WER	47.718769	46.886275	Астраханская область, Ахтубинский район, окрестности пос. Верблюжий / Astrakhanskaya province, Akhtubinskiy district, near the town of Verbyuzhiy
	VLN	47.137073	47.67247	Астраханская область, Харабалинский район, окрестности с. Вольное / Astrakhanskaya province, Kharabalinskiy district, near the village of Vol'noe
	DOS_B	46.2898	46.6926	Республика Калмыкия, Яшкульский район, окрестности пос. Хулхута / Republic of Kalmykia, Yashkul'skiy district, near the town of Khulkhuta
<i>C. canescens</i>	HVL_CAN	52.478944	48.059056	Саратовская область, окрестности г. Хвалынска / Saratovskaya province, near the city of Khvalynsk
	AL_CAN	52.230361	46.318306	Саратовская область, Базарно-Карабулакский район, окрестности с. Алексеевка / Saratovskaya province, Bazarno-Karabulakskiy district, near the village of Alekseevka
	KAP	48.53619	45.85194	Астраханская область, Ахтубинский район, окрестности г. Капустин Яр / Astrakhanskaya province, Akhtubinskiy district, near the city of Kapustin Yar
<i>C. graminea</i>	HVL_GR	52.478944	48.059056	Саратовская область, окрестности г. Хвалынска / Saratovskaya province, near the city of Khvalynsk
	AL_GR	52.230361	46.318306	Саратовская область, Базарно-Карабулакский район, окрестности с. Алексеевка / Saratovskaya province, Bazarno-Karabulakskiy distr., near the village of Alekseevka
<i>C. juncea / graminea</i>	PRI	51.746472	45.929139	Саратовская область, Аткарский район, окрестности с. Приречное / Saratovskaya province, Atkarskiy district, near the village of Prirechnoe
<i>C. juncea</i>	BS	51.565806	46.011667	Саратовская область, г. Саратов, Ботанический сад Саратовского университета / Saratovskaya province, city of Saratov, Botanical Garden of Saratov State University
	VOL	51.934278	47.307167	Саратовская область, Марковский район, окрестности с. Волково / Saratovskaya province, Marksovskiy district, near the village of Volkovo
	HVL_JUN	52.478944	48.059056	Саратовская область, окрестности г. Хвалынска / Saratovskaya province, near the city of Khvalynsk
	AL	52.230361	46.318306	Саратовская область, Базарно-Карабулакский район, окрестности с. Алексеевка / Saratovskaya province, Bazarno-Karabulakskiy district, near the village of Alekseevka
	BAZJ	47.803538	41.057441	Ростовская область, Константиновский район, окрестности хут. Базки / Rostovskaya province, Konstantinovskiy district, near the village of Bazki
	KMHJ	50.134747	45.437472	Волгоградская область, окрестности г. Камышин / Volgogradskaya province, near the city of Kamyslin
	MELJ	50.803167	45.575639	Саратовская область, Красноармейский район, окрестности с. Меловое / Saratovskaya province, Красноarmeyskiy district, near the village of Melovoye
	PPVJ	51.391737	45.608944	Саратовская область, Саратовский район, окрестности с. Поповка / Saratovskaya province, Saratovskiy district, near the village of Popovka

Окончание табл. 1
Table 1. Continuation

1	2	3	4	5
<i>C. laticoronata</i>	WER_L	47.718769	46.886275	Астраханская область, Ахтубинский район, окрестности пос. Верблюжий / Astrakhanskaya province, Akhtubinskiy district, near the town of Verbylyuzhiy
	SAS	47.555917	46.969972	Астраханская область, Харабалинский район, окрестности с. Сасыколи / Astrakhanskaya province, Kharabalinskiy district, near the village of Sasykoli
	TAM	47.328861	47.39269	Астраханская область, Харабалинский район, окрестности с. Тамбовка / Astrakhanskaya province, Kharabalinskiy district, near the village of Tambovka
<i>C. latifolia</i>	BAZL	47.803538	41.057441	Ростовская область, Константиновский район, окрестности хут. Базки / Rostovskaya province, Konstantinovskiy district, near the village of Bazki
	ROST	48.045333	41.3151	Ростовская область, Тащинский район, окрестности хут. Верхнекольково / Rostovskaya province, Tatsinskiy district, near the village of Verkhnekol'tsov
	KMH	50.134747	45.437472	Волгоградская область, окрестности г. Камышин / Volgogradskaya province, near the city of Kamyshevo
Казахстан / Kazakhstan				
<i>C. brevirostris</i>	KAZB	48.784571	47.434652	Западно-Казахстанская область, Бокейординский район, окрестности с. Урда / West Kazakhstan region, Bokeyordinskiy district, near the village of Urda
<i>C. laticoronata</i>	KAZL	48.784571	47.434652	Западно-Казахстанская область, Бокейординский район, окрестности с. Урда / West Kazakhstan region, Bokeyordinskiy district, near the village of Urda
<i>C. pauciflora</i>	KAZP	48.784571	47.434652	Западно-Казахстанская область, Бокейординский район, окрестности с. Урда / West Kazakhstan region, Bokeyordinskiy district, near the village of Urda

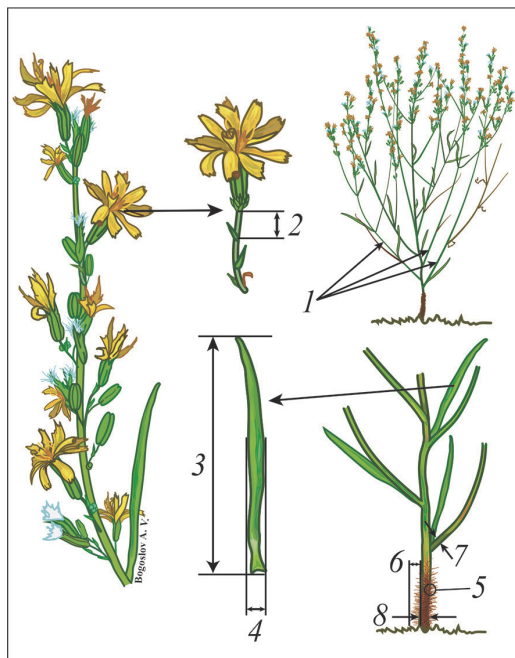


Рис. 2. Морфометрические признаки, измеряемые на растениях *Chondrilla*: 1 – количество боковых побегов первого порядка, шт.; 2 – длина ножек корзинок, мм; 3 – длина третьего снизу стеблевого листа, мм; 4 – ширина третьего снизу стеблевого листа, мм; 5 – густота щетиного покрова стебля на вертикальном отрезке 6 мм, шт.; 6 – длина щетинок, мм.; 7 – диаметр нижнего бокового побега у основания, мм; 8 – диаметр основного стебля у его основания, мм

Fig. 2. Morphometric parameters measured on *Chondrilla* plants: 1 – number of lateral shoots of the first order, pcs.; 2 – length of the anthodium pedicel, mm; 3 – length of the third cauline leaf from the bottom, mm; 4 – width of the third cauline leaf from the bottom, mm; 5 – density of the bristly stem cover on the vertical segment of 6 mm, pcs.; 6 – length of bristles, mm.; 7 – diameter of the lower lateral shoot at the base, mm; 8 – diameter of the main stem at its base, mm

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ В ПОПУЛЯЦИЯХ

Дополнительно была визуализирована взаимосвязь наблюдаемого паттерна морфологической изменчивости с наиболее биологически значимыми климатическими и топографическими факторами окружающей среды. Для этого был применен метод неметрического многомерного шкалирования (NMDS), реализованный в пакете *vegan* (Oksanen et al., 2020). Данный анализ проводился на выборке данных за 2022 г., так как она содержала наибольшее количество исследованных таксонов. Для каждой популяции *Chondrilla* были получены данные с пространственным разрешением 0.5 минуты (1 км) из открытой базы WorldClim ver. 2.0 (Fick, Hijmans, 2017), содержащие значения 19 биоклиматических характеристик и высоты над уровнем моря (табл. 2). Кроме того, учитывались значения географической широты и долготы мест произрастания популяций. Полученные параметры использовались в качестве переменных окружающей среды.

Таблица 2. Переменные окружающей среды, используемые в дополнении к анализу морфологической изменчивости методом NMDS

Table 2. Environmental variables used in addition to the NMDS analysis of morphological variability

Переменная / Variable	Условное обозначение / Symbol	Единицы измерения / Units	Тип переменных, источник данных / Variable type, data source
1	2	3	4
Среднегодовая температура / Annual mean temperature	bio1	°C	Биоклиматические и топографические переменные / Bioclimatic and topographic variables, WorldClim (http://www.worldclim.org)
Суточная амплитуда температуры / Mean diurnal range	bio2	°C	
Изотермальность / Isothermality	bio3	–	
Сезонность температуры / Temperature seasonality	bio4	°C	
Максимальная температура наиболее теплого месяца / Max temperature of warmest month	bio5	°C	
Минимальная температура наиболее холодного месяца / Min temperature of coldest month	bio6	°C	
Среднегодовая амплитуда колебания температуры / Temperature annual range	bio7	°C	
Средняя температура наиболее влажного квартала / Mean temperature of wettest quarter	bio8	°C	
Средняя температура наиболее сухого квартала / Mean temperature of driest quarter	bio9	°C	
Средняя температура наиболее теплого квартала / Mean temperature of warmest quarter	bio10	°C	
Средняя температура наиболее холодного квартала / Mean temperature of coldest quarter	bio11	°C	
Среднегодовое количество осадков / Annual precipitation	bio12	мм / mm	
Количество осадков самого влажного месяца / Precipitation of wettest month	bio13	мм / mm	
Количество осадков самого сухого месяца / Precipitation of driest month	bio14	мм / mm	
Сезонность выпадения осадков (коэффициент вариации) / Precipitation seasonality (coefficient of variation)	bio15	–	

Окончание табл. 2
Table 2. Continuation

1	2	3	4
Количество осадков наиболее влажного квартала / Precipitation of wettest quarter	bio16	мм / mm	Биоклиматические и топографические переменные / Bioclimatic and topographic variables, WorldClim (http://www.worldclim.org)
Количество осадков наиболее сухого квартала / Precipitation of driest quarter	bio17	мм / mm	
Количество осадков наиболее теплого квартала / Precipitation of warmest quarter	bio18	мм / mm	
Количество осадков наиболее холодного квартала / Precipitation of coldest quarter	bio19	мм / mm	
Высота над уровнем моря / Altitude	alt	м н.у.м. / m.a.s.l.	Полевые исследования / Field studies
Широта / Latitude	lat	десятичные координаты / decimal coordinates	
Долгота / Longitude	long	десятичные координаты / decimal coordinates	Полевые исследования / Field studies

Статистический анализ выполнялся в среде R ver. 4.1.2 (R Core Team, 2021) и STATISTICA ver. 10.0 (STATISTICA, 2022).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

По результатам анализа восьми линейных параметров у 794 образцов восьми таксонов *Chondrilla* в 2022 г. показано, что лимиты и доверительные интервалы среднего значения подавляющего большинства из рассматриваемых признаков у них перекрываются (рис. 3). Исключение составляет только ширина стеблевого листа у *C. latifolia* (см. рис. 3, з). Этот признак является одним из таксономически значимых. Для *C. brevirostris*, *C. juncea* и *C. graminea* ширина стеблевого листа в дихотомическом ключе для определения указана в диапазоне 0.5 – 3.0 (6.0) мм, а для *C. latifolia* и *C. canescens* – (5) 10.0 – 30 (40) мм (Леонова, 1989). Следовательно, в 2022 г. в совокупных выборках исследованных образцов значения признака у *C. canescens* перекрывались с совокупными выборками образцов таксонов *C. juncea* и *C. graminea*.

Из представленных на рис. 4 скрипичных диаграмм, очевидно, что картина изменчивости этого морфологического признака на межпопуляционном уровне в один год наблюдения ещё более размывает границы таксонов. Так, популяции *C. juncea* и *C. graminea*, с одной стороны, и *C. canescens* – с другой, располагающиеся вблизи друг от друга в окрестностях с. Алексеевка (Базарно-Карабулакский район, Саратовская область), по ширине стеблевого листа в значительной мере перекрываются, в то время как в популяции из окрестности г. Хвалынска (Саратовская область) это перекрывание имеет место в гораздо меньшей степени. При этом диапазон изменчивости параметра у самого *C. canescens* в популяции из Базарно-Карабулакского района значительно уступает таковому в популяциях из Хвалынского района и из окрестностей г. Капустин Яр (Астраханская область).

Характерно, что в последних двух популяциях он гораздо ближе, чем между популяциями из Базарно-Карабулакского и Хвалынского районов одной области, расстояние между которыми всего лишь около 100 км. При сравнении диапазонов межпопуляционной изменчивости по этому признаку также не разделяются совокупные выборки *C. latifolia*, с одной стороны, и совокупные выборки любого из остальных таксонов, включая *C. juncea* или *C. graminea* – с другой.

Таким образом, по результатам анализа изменчивости данного таксономически значимого параметра нет оснований считать его таковым. Уровень межпопуляционной изменчивости даже в один год мониторинга оказывается столь широким, что полностью перекрывает диапазоны изменчивости всех этих таксонов.

Сходный характер изменчивости популяций и таксонов рода имел место в 2022 г. и по другому таксономически значимому признаку – длине ножек корзинок. По Т. Г. Леоновой (1989) у *C. juncea* и *C. latifolia* корзинки сидячие, у *C. canescens* – на коротких ножках, а у *C. graminea* – на ножках длиной 8 – 30 мм. Однако, как следует из рис. 5, наблюдается ещё большее сходство в характере изменчивости этого параметра по всем исследованным популяциям всех четырёх таксонов, чем это имело место по признаку ширины стеблевого листа. Так, независимо от районов произрастания диапазон и характер изменчивости этого признака абсолютно сходен у *C. canescens* и *C. graminea*, в соответствии с ключом для определения должны быть по нему весьма различающимися. *C. latifolia* и, особенно, *C. juncea* на межпопуляционном уровне различались по этому признаку в большей степени, чем *C. canescens* и *C. graminea*. В ряде популяций они уступали последним, хотя частично и перекрываясь с ними (популяции *C. juncea* из Ростовской и Волгоградской областей, а также из окрестностей с. Меловое и Поповка из Саратовской области; обе популяции *C. latifolia* из Ростовской области). При этом в окрестностях хут. Базки расположенные рядом популяции *C. juncea* и *C. latifolia* имели фактически одинаковый диапазон изменчивости. В то же время популяция *C. juncea* из окрестностей г. Хвалынска Саратовской области значительно по размаху изменчивости превосходила ряд популяций этого таксона, приближаясь по параметру к популяциям *C. canescens* и *C. graminea*, произрастающим рядом с ней. Весьма сходный диапазон и характер изменчивости по этому признаку демонстрировали и популяции *C. juncea*, *C. canescens* и *C. graminea*, произрастающие рядом в окрестностях с. Алексеевка (Базарно-Карабулакский район, Саратовская область).

То есть, по признаку длины ножек корзинок, как и в целом ряде случаев с характером изменчивости популяций по ширине стеблевого листа, произрастающие рядом в близких условиях окружающей среды популяции разных таксонов демонстрировали сходный диапазон морфологической изменчивости. Интересно, что популяция *C. juncea*, расположенная на территории дендрария ботанического сада Саратовского университета имени Н. Г. Чернышевского, так же, как и в отношении параметра ширины стеблевого листа, была совершенно отличной по изменчивости длины ножек корзинок от всех остальных популяций этого таксона и от популяций *C. canescens*. Более того, она превосходила по диапазону изменчивости и максимальным значениям признака как *C. latifolia*, так и *C. graminea*, что уж совсем никак не согласуется с сутью тез, представленных в дихотомическом ключе для определения по данному признаку.

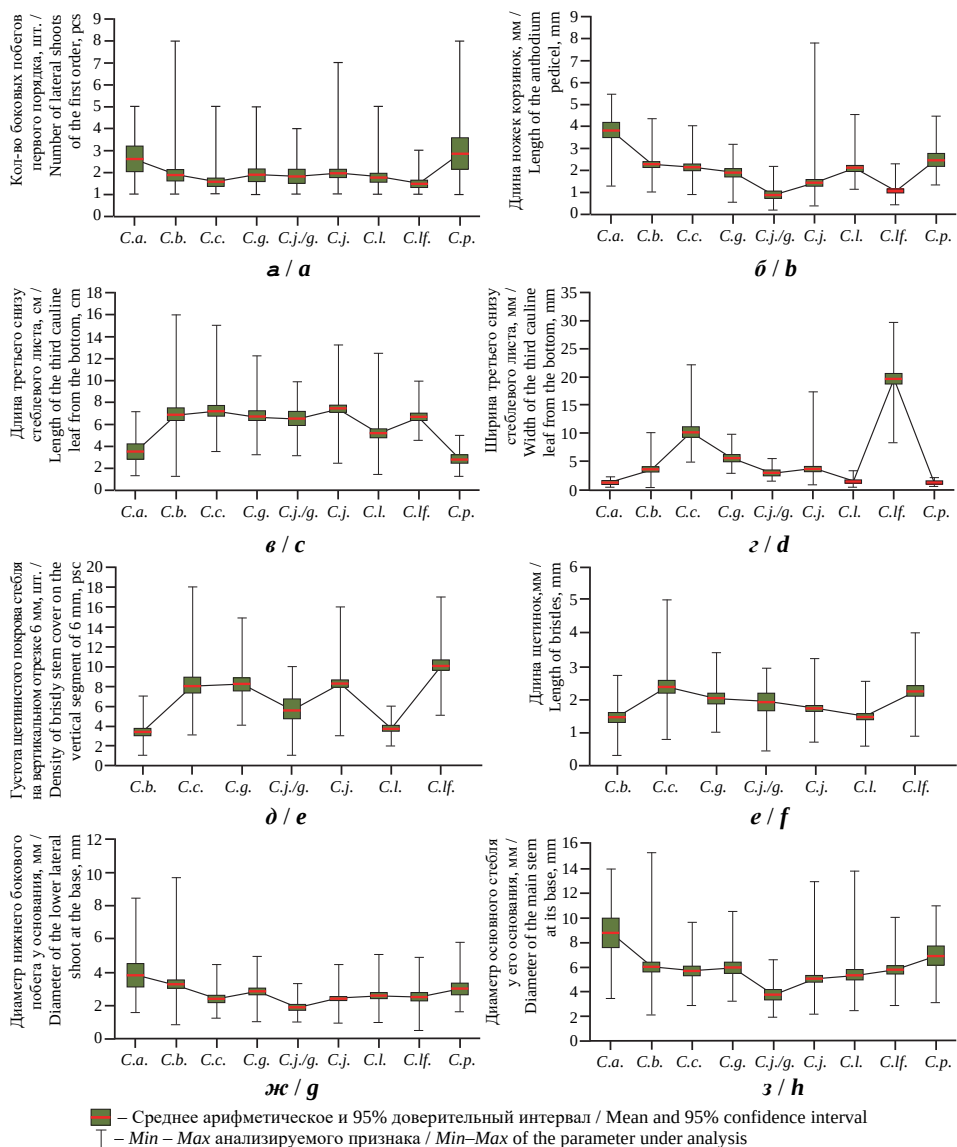


Рис. 3. Диаграммы размаха морфометрических признаков растений таксонов *Chondrilla* по результатам исследования 2022 г.: C.a. – *C. ambigua*, C.b. – *C. brevirostris*, C.c. – *C. canescens*, C.g. – *C. graminea*, C.j./g. – *C. juncea* / *graminea*, C.j. – *C. juncea*, C.l. – *C. laticoronata*, C.lf. – *C. latifolia*, C.p. – *C. pauciflora*

Fig. 3. Box plots of the morphometric parameters of plants of *Chondrilla* taxa based on the results of our 2022 study: C.a. – *C. ambigua*, C.b. – *C. brevirostris*, C.c. – *C. canescens*, C.g. – *C. graminea*, C.j./g. – *C. juncea* / *graminea*, C.j. – *C. juncea*, C.l. – *C. laticoronata*, C.lf. – *C. latifolia*, C.p. – *C. pauciflora*

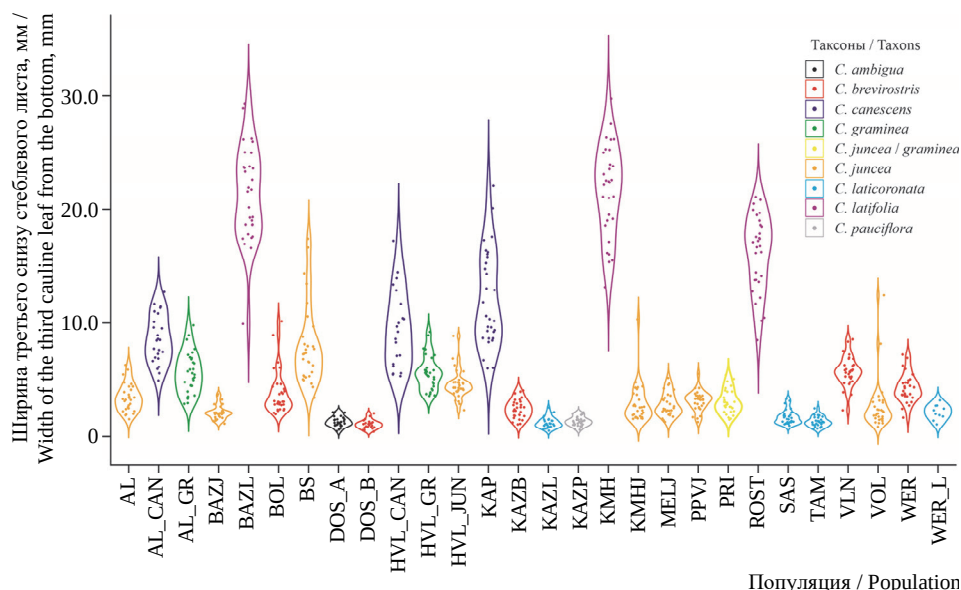


Рис. 4. Диаграммы изменчивости популяций исследованных таксонов *Chondrilla* по параметру ширины третьего снизу стеблевого листа. Условные обозначения популяций см. табл. 1. Каждой точке соответствует значение параметра одного образца

Fig. 4. Variability diagrams of the populations of the studied *Chondrilla* taxa by the parameter of the width of the third cauline leaf from the bottom. Shorthands are the same as in Table 1. Each point corresponds to the value of the parameter of one sample

По густоте щетинистого покрова стебля и длине щетинок – признакам, являющимся таксономически значимыми (Леонова, 1989), – наблюдалась та же картина изменчивости (не показано).

По результатам сравнительного анализа межгодовой (2015, 2016 и 2022 гг.) морфологической изменчивости по семи количественным признакам в 14 популяциях пяти таксонов *Chondrilla* показано, что первые две главные компоненты изменчивости морфометрических параметров выборки 2015 г. объясняют 43% дисперсии (рис. 6, а). Параметры боковых побегов оказались ведущими факторами изменчивости вдоль первой главной компоненты, объясняющей 24% вариации. При этом наибольшие значения по данным параметрам наблюдаются у части образцов *C. latifolia* и *C. graminea*, однако и диапазон значений внутри этих таксонов можно назвать довольно широким. Ширина стеблевого листа в данном анализе имеет более низкую корреляцию с первой главной компонентой (PC1), чем в выборках 2016 и 2022 гг., т.е. не является ведущим фактором изменчивости. Вдоль второй главной компоненты (PC2), объясняющей 19% вариации, наблюдается обособление образцов *C. graminea* в нижней части области ординации. Признаками, ответственными за это обособление, являются длина ножек корзинок и длина стеблевого листа. Для образцов последнего таксона характерны более длинные ножки корзинок и более короткие стеблевые листья, по сравнению с образцами

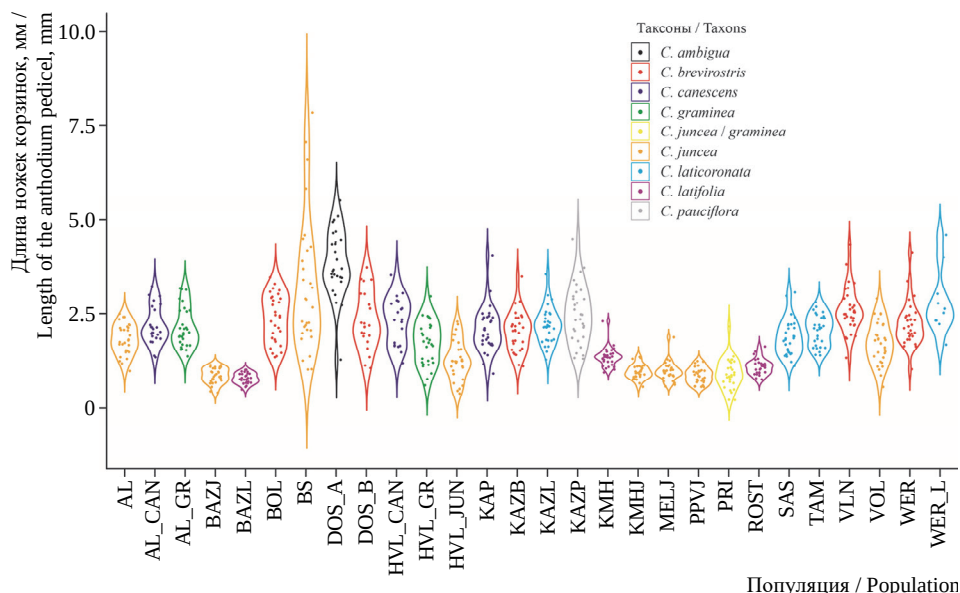


Рис. 5. Диаграммы изменчивости популяций исследованных таксонов *Chondrilla* по параметру длины ножки корзинки. Условные обозначения популяций см. табл. 1. Каждой точке соответствует значение параметра одного образца

Fig. 5. Variability diagrams of the populations of the studied *Chondrilla* taxa by the anthodium pedicle length. Shorthands are the same as in Table 1. Each point corresponds to the value of the parameter of one sample

других таксонов. По результатам анализа напрашивается вывод о том, что в данный год наблюдения различия между таксонами в большей степени связаны с признаками, не имеющими таксономического значения, – количеством боковых побегов первого порядка и диаметром нижнего бокового побега у основания. При этом различия по таксономически значимым признакам между таксонами в более яркой форме были выражены по признакам длины ножек корзинок, но в меньшей мере – по признаку ширины стеблевого листа.

В выборке 2022 г. первые две главные компоненты объясняют 38% вариации количественных морфометрических параметров (см. рис. 6, в). На долю первой главной компоненты (PC1) выпадает 21% объясненной дисперсии. Наиболее скоррелированными признаками с PC1 являются длина щетинок на стебле и ширина стеблевого листа. Вдоль данного направления изменчивости наиболее заметно обособляются популяции *C. latifolia* и *C. canescens*, образцы которых имеют более длинные щетинки на стебле и отличаются большей шириной стеблевого листа по сравнению с популяциями других таксонов. При этом образцы *C. latifolia* образуют довольно компактное облако рассеяния, что говорит о сравнительно большей однородности внутри таксона по исследованным морфометрическим показателям. Вторая главная компонента (PC2) объясняет 17% общей дисперсии и наиболее

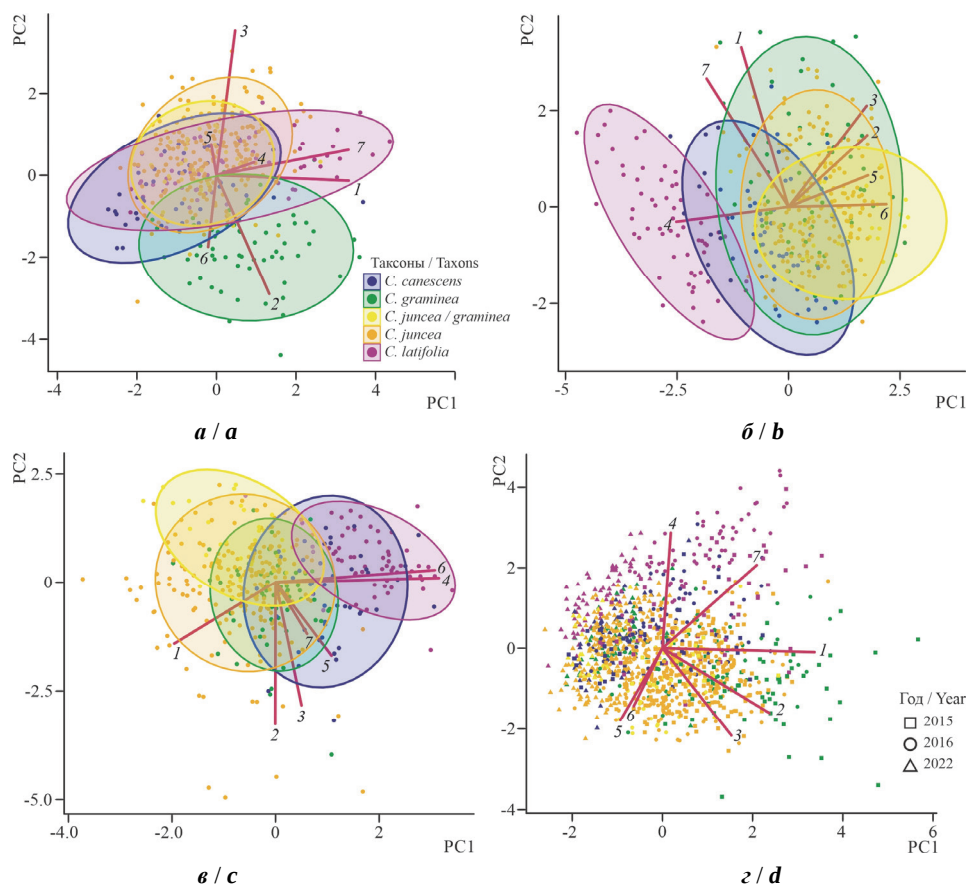


Рис. 6. Анализ главных компонент изменчивости семи линейных морфометрических признаков пяти таксонов *Chondrilla* по различным годам наблюдения: *a* – 2015 г., *б* – 2016 г., *в* – 2022 г., *г* – совокупно по трём годам наблюдения; 1 – количество боковых побегов первого порядка, шт.; 2 – длина ножек корзинок, мм; 3 – длина третьего снизу стеблевого листа, мм; 4 – ширина третьего снизу стеблевого листа, мм; 5 – густота щетинистого покрова стебля на вертикальном отрезке 6 мм, шт.; 6 – длина щетинок, мм; 7 – диаметр нижнего бокового побега у основания, мм

Fig. 6. Principal components analysis of the variability of seven linear morphometric parameters of five *Chondrilla* taxa in the years of observation: *a* – 2015, *b* – 2016, *c* – 2022, *d* – cumulatively over three years of observation; 1 – number of lateral shoots of the first order, pcs.; 2 – length of the anthodium pedicle, mm; 3 – length of the third cauline leaf from the bottom, mm; 4 – width of the third cauline leaf from the bottom, mm; 5 – density of the bristly stem cover on the vertical segment of 6 mm, pcs.; 6 – length of bristles, mm; 7 – diameter of the lower lateral shoot at the base, mm

связана с показателями длины ножек корзинок и длины стеблевого листа. По данному направлению изменчивости нет четкого обособления тех или иных таксонов.

Однако образцы *C. juncea*, *C. graminea* и *C. canescens* имеют довольно широкий разброс значений, в то время как большая часть образцов из популяций *C. latifolia* и *C. juncea* / *C. graminea* расположились относительно компактно в области положительных значений PC2, т.е. характеризуются меньшей длиной ножек корзинок и стеблевого листа, а также отличаются большей однородностью по данным параметрам.

При анализе выборки 2016 г. установлено, что первые две главные компоненты объясняют 50% вариации количественных морфометрических параметров (см. рис. 6, б). Наибольшую корреляцию с первой главной компонентой (PC1), объясняющей 30% вариации, имеют параметры ширины стеблевого листа и длины щетинок на стебле. По данному направлению наиболее заметно от других обособляются два таксона – *C. latifolia* и *C. canescens*. По ширине стеблевого листа закономерность изменения остается сходной с таковой в 2022 г. – особи этих таксонов превосходят особей *C. juncea* и *C. graminea*. Однако по длине щетинок наблюдается противоположная картина, в выборке 2016 г. образцы из популяций *C. latifolia* и *C. canescens* имеют наименьшие показатели среди всей выборки. Вторая главная компонента (PC2) объясняет 20% вариации морфометрических параметров и наиболее скоррелирована с показателями бокового побега. По данному направлению наблюдается широкий внутривидовой полиморфизм по этим параметрам у всех таксонов.

При анализе всей генеральной совокупности образцов за все три года мониторинга первые две главные компоненты объясняют 41% вариации морфометрических параметров (см. рис. 6, в). Первая главная компонента (PC1) объясняет 23% вариации и наиболее скоррелирована с числом боковых побегов, длиной ножек корзинок, длиной стеблевого листа и диаметром нижнего бокового побега у основания. Большая часть образцов *C. latifolia* и *C. canescens* расположилась в области отрицательных значений PC1 и характеризуется меньшими значениями этих параметров. Однако выборка *C. latifolia* 2022 г. отличается большей однородностью, а выборки 2015 и 2016 гг. имеют гораздо более широкий разброс вдоль оси. К данной группе образцов видов *C. latifolia* и *C. canescens* присоединяются также довольно большое количество образцов *C. graminea* и *C. juncea* из выборки 2022 г., обособившись от образцов выборок этих таксонов 2015 и 2016 гг., в которые они имели большие значения параметров, скоррелированных с PC1, в частности длины стеблевого листа и ножек корзинок. Вторая главная компонента (PC2) объясняет 16% вариации. Ведущими параметрами изменчивости вдоль данной оси является ширина стеблевого листа и в меньшей степени – длина щетинок и густота щетинистого покрова стебля. Наиболее отчетливо здесь выделяются только образцы *C. latifolia*, практически полностью сосредоточенные в верхней части пространства ординации, т.е. имеющие более широкие стеблевые листья и меньшую густоту и длину щетинок. Образцы других таксонов довольно хаотично рассредоточены вдоль второй оси, что не позволяет говорить о какой-либо закономерности в их размещении. В целом анализ, проведенный по всем трем годам наблюдения, дает более размытую картину изменчивости между таксонами, прежде всего, из-за высокой вариабельности параметров *C. graminea* и *C. juncea* по годам.

Таким образом, по структуре морфологической изменчивости выборка популяций пяти таксонов *Chondrilla* в 2015 г. существенно отличается от таковой 2016 и 2020 гг. В данный год мониторинга различия между таксонами в большей степени связаны с признаками, не имеющими таксономического значения, в то время как в 2016 и 2022 гг. они связаны с таксономически значимыми признаками. Однако и в этом случае, если в оба года наблюдения по признаку ширины стеблевого листа закономерность распределения полиморфизма остается сходной, то по длине щетинок наблюдается разнонаправленная картина изменчивости. В выборке 2016 г. образцы из популяций *C. latifolia* и *C. canescens* имеют наименьшие показатели среди всей выборки по признаку длины щетинок, в то время как в 2022 г. особи данных таксонов превосходят по этому показателю остальные таксоны.

Анализ методом неметрического многомерного шкалирования показал, что с основным направлением изменчивости вдоль первой оси наиболее скоррелированы факторы увлажнения (положительная корреляция) (bio16, bio18, bio12, bio13, bio19, bio14, bio17), а также два температурных показателя (отрицательная корреляция) (bio2 и bio5) (рис. 7). Именно по данному направлению происходит обособление большей части, но далеко не всех, образцов из популяций таксонов *C. latifolia* и *C. canescens* в правой части области ординации, соответствующей наибольшим показателям увлажнения мест обитания от таксонов, четко не разделяющихся между собой

(*C. brevirostris*, *C. graminea*, *C. juncea*, *C. laticoronata*), а также от образцов *C. ambigua* и *C. pauciflora*, сосредоточенных в левой части области ординации, соответствующей минимальным значениям показателей увлажнения, более высокой суточной температурной амплитуде и максимальной температуре самого теплого месяца. Характерно, что географические переменные (географическая широта и географическая долгота) в гораздо меньшей мере определяют изменчивость анализируемых морфологических параметров, чем указанные биоклиматические факторы.

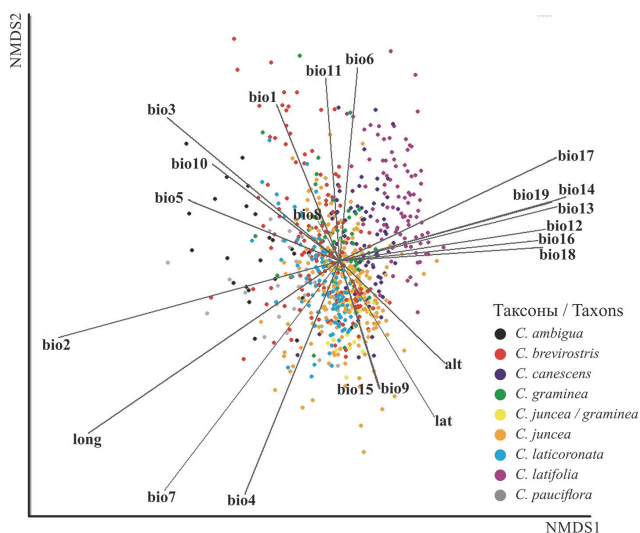


Рис. 7. Неметрическое многомерное шкалирование количественных морфометрических признаков образцов популяций восьми таксонов *Chondrilla*. Условные обозначения переменных окружающей среды см. табл. 2

Fig. 7. Non-metric multidimensional scaling of quantitative morphological parameters of specimens from populations of eight *Chondrilla* taxa. Environmental variable symbols are the same as in Table 2

Таким образом, градиент изменчивости по исследуемым параметрам, в том числе и по таксономически значимым, имеет место в направлении от условий минимального увлажнения и максимальных температур к условиям максимальной влажности и минимальной температуры. В этом направлении значения морфологических признаков, в особенности таких, как длина и ширина стеблевого листа, длина ножек корзинок, длина щетинок, в большинстве случаев возрастают.

Указанные биоклиматические факторы в пределах исследованной части ареала рода изменяются в направлении с северо-запада на юго-восток, – показатели увлажнения уменьшаются, а температуры – растут в этом направлении. Однако результаты анализа показывают, что локальные условия произрастания в конкретных местообитаниях популяций существенно сказываются на значениях морфологических параметров, чем географический градиент увлажнения и температуры. В пользу этого говорит относительно слабая зависимость их от географических координат мест произрастания. Их изменчивость в большей степени связана именно с показателями увлажнения и температуры в конкретных местах произрастания популяций и, возможно, с гибридизацией, однако в меньшей мере определяется таксономической принадлежностью. Структура генетической изменчивости в популяциях этих таксонов, выявленная нами ранее (Кашин и др., 2017; Kashin et al., 2019), говорит о том же.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Показано, что лимиты и доверительные интервалы среднего значения восьми исследованных в 2022 г. линейных параметров, четыре из которых являются таксономически значимыми, в выборке из 794 образцов восьми таксонов *Chondrilla* Европейской России и Северо-Западного Казахстана перекрываются. При сравнении популяционных выборок всех восьми таксонов по этим морфологическим признакам показано, что в один год мониторинга границы изменчивости таксонов ещё более размываются. При этом уровень её оказывается столь широким, что полностью перекрывает принятые границы анализируемых морфологических параметров всех исследованных таксонов. Популяции разных таксонов, произрастающие рядом в сходных условиях окружающей среды, демонстрировали весьма сходный (в ряде случаев фактически одинаковый) диапазон морфологической изменчивости. Причинами этой очень динамичной и своеобразной изменчивости признаков, скорее всего, являются локальные условия произрастания популяций в конкретный год мониторинга. Сравнительный анализ показал её существенную динамику и по годам.

Методом неметрического многомерного шкалирования количественных морфометрических параметров показано, что имеет место градиент их изменчивости в направлении от условий минимального увлажнения и максимальной температуры к условиям максимальной влажности и минимальной температуры. В этом направлении преимущественно с северо-запада на юго-восток значения морфологических признаков, в особенности таких, как ширина и длина стеблевого листа, длина ножек корзинок, длина щетинок, в большинстве случаев возрастают. Однако локальные условия произрастания в конкретных местообитаниях популяций

существенно сказываются на значениях морфологических параметров. В пользу этого говорит относительно слабая зависимость значений признаков от географических координат мест произрастания. Их изменчивость связана в большей степени именно с условиями произрастания и, возможно, с гибридизацией, но в меньшей мере определяется таксономической принадлежностью.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Еленевский А. Г., Буланый Ю. И., Радыгина В. И. Определитель сосудистых растений Саратовской области. Саратов: ИП Баженов, 2008. 248 с.
- Ильин М. М. Критический обзор рода *Chondrilla* L. М.: Гостехиздат, 1930. 61 с.
- Ильин М. М. Хондрилла (*Chondrilla* L.) // Каучук и каучуконосы. М.: Изд-во АН СССР, 1953. Т. II. С. 598 – 636.
- Кашин А. С. Геномная изменчивость, гибридизация и возможности хромосомного видообразования при гаметофитном апомиксисе // Успехи современной биологии. 2000. Т. 120, № 1. С. 502 – 512.
- Кашин А. С., Чернышова М. П., Сенников А. Н., Отъкало О. В., Титовец В. В. Потенциал формообразования агамного комплекса *Pilosella* (Asteraceae). 1. Базовые виды // Ботанический журнал. 1999. Т. 84, № 4. С. 25 – 38.
- Кашин А. С., Залесная С. В., Титовец В. В., Киреев Е. А. Потенциал формообразования агамного комплекса *Pilosella* (Asteraceae). 2. Естественная межвидовая гибридизация // Ботанический журнал. 2000а. Т. 85, № 3. С. 1 – 13.
- Кашин А. С., Залесная С. В., Титовец В. В. Потенциал формообразования агамного комплекса *Pilosella*. 3. Геномная изменчивость в популяциях и потомстве отдельных растений // Ботанический журнал. 2000б. Т. 85, № 12. С. 13 – 28.
- Кашин А. С., Крицкая Т. А., Попова А. О., Пархоменко А. С. Генетическая дифференциация видов *Chondrilla* (Asteraceae) европейской части России по данным ISSR-маркирования // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. 2017. Т. 122, № 1. С. 60 – 70.
- Кашин А. С., Петрова Н. А., Шанцер И. А., Кондратьева А. О., Шилова И. В., Пархоменко А. С. Изменчивость морфологических параметров некоторых таксонов *Chondrilla* (Asteraceae) Европейской России в связи с их систематикой // Ботанический журнал. 2018. Т. 103, № 11. С. 1407 – 1436. <https://doi.org/10.7868/S0006813618110030>
- Кулуев Б. Р., Гарафутдинов Р. Р., Максимов И. В., Сагитов А. М., Чемерис Д. А., Князев А. В., Вершинина З. Р., Баймиев Ан. Х., Мулдашев А. А., Баймиев Ал. Х., Чемерис А. В. Натуральный каучук, его источники и составные части // Биомика. 2015. Т. 7, № 4. С. 224 – 283.
- Лапин А. К. Культура каучуконосов // Сельское хозяйство СССР. Ежегодник. М.: Сельхозгиз, 1935. С. 65 – 73.
- Леонова Т. Г. Род Хондрилла – *Chondrilla* L. // Флора СССР. Л.: Наука. Ленингр. отделение, 1964. Т. 29. С. 560 – 586.
- Леонова Т. Г. Хондрилла – *Chondrilla* L. // Флора европейской части СССР. Л.: Наука. Ленингр. отделение, 1989. Т. 8. С. 57 – 61.
- Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части России. 11-е изд. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. 635 с.
- Пархоменко А. С., Кашин А. С., Шилова И. В., Гребенюк Л. В., Богослов А. В., Денисов А. А., Кондратьева А. О., Пархоменко В. М. Изменчивость морфологических параметров *Trapa natans* (Trapaceae, Magnoliópsida) при реинтродукции в водоемы Саратовской области из водоемов Воронежской области // Поволжский экологический журнал. 2022. № 1. С. 55 – 78. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2022-1-55-78>

Dijk van P. J. Ecological and evolutionary opportunities of apomixis: insights from *Taraxacum* and *Chondrilla* // Philosophical Transactions of The Royal Society B: Biological Sciences. 2003. Vol. 358, iss. 1434. P. 1113 – 1121. <https://doi.org/10.1098/rstb.2003.1302>

Fick S. E., Hijmans R. J. WorldClim 2: New 1 km spatial resolution climate surfaces for global land areas // International Journal of Climatology. 2017. Vol. 37, iss. 12. P. 4302 – 4315. <https://doi.org/10.1002/joc.5086>

Flann C. Global Compositae Checklist. 2011. Available at: <https://demo.gbif.org> (accessed October 7, 2022).

Flora Europaea: Plantaginaceae to Compositae (and Rubiaceae). Cambridge: Cambridge University Press, 1976. Vol. 4. 534 p.

Gaskin J. F., Schwarzländer M., Kinter C. L., Smith J. F., Novak S. J. Propagule pressure, genetic structure, and geographic origins of *Chondrilla juncea* (Asteraceae): an apomictic invader on three continents // American Journal of Botany. 2013. Vol. 100, iss. 9. P. 1871 – 1882. <https://doi.org/10.3732/ajb.120062>

Kashin A. S., Kritskaya T. A., Parkhomenko A. S., Schanzer I. A. Genetic polymorphism in *Chondrilla* (Asteraceae) in southern European Russia and the nature of *Chondrilla juncea* L. // Nordic Journal of Botany. 2019. Vol. 37, iss. 11. P. 402 – 420. <https://doi.org/10.1111/njb.02420>

Nasseh Y. A revision on the genera *Chondrilla* and *Heteroderis* (Asteraceae) in Iran // Iranian Journal of Botany. 2010. Vol. 16, iss. 1. P. 92 – 95.

Nasseh Y., Joharchi M. A. Revision the genus *Chondrilla* (Asteraceae) in Iran // Proceedings of the 15th National & 3rd International Conference of Biology. Tehran: University of Tehran, 2008. P. 178 – 179.

Oksanen J., Blanchet F. G., Friendly M., Kindt R., Legendre P., McGlinn D., Minchin P. R., O'Hara R. B., Simpson G. L., Solymos P., Stevens M. H. H., Szoecs E., Wagner H. Vegan: Community Ecology Package. R package version 2.5-7. 2020. Available at: <https://CRAN.R-project.org/package=vegan> (accessed October 15, 2022).

R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. 2021. Available at: <http://www.R-project.org/> (accessed October 15, 2022).

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. <https://doi.org/10.1007/s00606-011-0501-8>

STATISTICA (data analysis software system). 2022. Available at: <http://statsoft.ru> (accessed October 15, 2022).

Türkçe T. Bitki Adları Sözlüğü. Ankara: Türk Dil Kurumu, 2007. 512 p.

Tuzlacı E. Türkiye Bitkileri Sözlüğü. İstanbul: Alfa Yayınları, 2006. 354 p.

Morphological variability in *Chondrilla* taxon populations in European Russia and adjacent territories

A. S. Parkhomenko , A. O. Kondratieva, A. V. Bogoslov,
I. V. Shilova, A. S. Kashin

Saratov State University
83 Astrakhanskaya St., Saratov 410012, Russia

Received: April 29, 2023 / revised: June 14, 2023 / accepted: June 14, 2023 / published: September 22, 2023

Abstract. The morphological variability in populations of *Chondrilla* taxa is poorly studied, and features of its distribution, both spatially and between taxa, are not obvious. The article presents the results of our comparative analysis of the nature of this variability on the example of 28 populations of eight taxa of the genus in the southeastern European Russia and northwestern Kazakhstan. The variability of eight morphological traits, most of which are still used to determine the species of plants, was analyzed. It is shown that the variability level of these characters, four of which are taxonomically significant, in one year of monitoring is so wide that it completely overlaps the boundaries of their variability of all Eastern European taxa. At the same time, populations of different taxa growing side by side in similar environmental conditions demonstrated a very similar (just identical in some cases) range of morphological variability. It was concluded that the causes of this very dynamic and peculiar variability of traits are most likely the local conditions of population growth in a particular year of monitoring. Our comparative analysis of the interannual (2015, 2016 and 2022) variability of these quantitative traits in 14 populations of five *Chondrilla* taxa showed its significant dynamics over years as well. Using the method of non-metric multidimensional scaling of quantitative morphometric parameters, it is shown that the gradient of their variability takes place in the direction from the conditions of minimum moisture and maximum temperature to that of increasing humidity and decreasing temperature. At the same time, the combinations of these climatic factors in specific habitats of populations affect the values of morphological parameters to a greater extent than their geographical gradients or taxonomic affiliation.

Keywords: *Chondrilla*, Asteraceae, numerical analysis, non-metric multidimensional scaling

Funding: The study was supported by a grant from the Russian Science Foundation (Project number 22-24-00340).

For citation: Parkhomenko A. S., Kondratieva A. O., Bogoslov A. V., Shilova I. V., Kashin A. S. Morphological variability in *Chondrilla* taxon populations in European Russia and adjacent territories. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2023, no. 3, pp. 331–351 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2023-3-331-351>

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

ORCID and e-mail addresses: Alena S. Parkhomenko: <https://orcid.org/0000-0002-9948-7298>, parkhomenko_as@mail.ru; Anna O. Kondratieva: <https://orcid.org/0000-0001-5000-8914>, popova.ao@mail.ru; 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; Alexandr S. Kashin: <https://orcid.org/0000-0002-2342-2172>, kashinas2@yandex.ru.

REFERENCES

- Elenevskiy A. G., Bulaniy Y. I., Radygina V. I. *Opredelitel' sosudistyykh rasteniy Saratovskoy oblasti* [Determination Key to Vascular Plants of the Saratov Region]. Saratov, IP Bazhenov, 2008. 248 p. (in Russian).
- Il'in M. M. *Kriticheskiy obzor roda Chondrilla L.* [Critical Review of the Genus *Chondrilla* L.]. Moscow, Gostekhizdat, 1930. 61 p. (in Russian).
- Il'in M. M. *Chondrilla* – *Chondrilla* L. In: *Kauchuk i kauchukonosy* [Rubber and Rubber Plants]. Moscow, Izdatel'stvo AN SSSR, 1953, vol. 2, pp. 598–636 (in Russian).
- Kashin A. S. Genome variability, hybridogenesis and potentialities of chromosome speciation in gametophytic apomixis. *Uspekhi sovremennoy biologii*, 2000, vol. 120, no. 1, pp. 502–512 (in Russian).
- Kashin A. S., Chernishova M. P., Sennikov A. N., Otkalo O. V., Titovets V. V. Speciation potential of the *Pilosella* (Asteraceae) agamic complex. 1. Base species. *Botanicheskii zhurnal*, 1999, vol. 84, no. 4, pp. 25–38 (in Russian).
- Kashin A. S., Zalesnaja S. V., Titovets V. V., Kireev E. A. Speciation potential of the *Pilosella* (Asteraceae) agamic complex. 2. Natural interspecies hybridization. *Botanicheskii zhurnal*, 2000a, vol. 85, no. 3, pp. 1–13 (in Russian).
- Kashin A. S., Zalesnaya S. V., Titovets V. V. Speciation potential of the *Pilosella* agamic complex. 3. Genomic variability in populations and in separate plant progenies. *Botanicheskii zhurnal*, 2000b, vol. 85, no. 12, pp. 13–28 (in Russian).
- Kashin A. S., Kritskaya T. A., Popova A. O., Parkhomenko A. S. ISSR analysis of genetic diversity of *Chondrilla* species (Asteraceae) in European part of Russia. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists, Biological Series*, 2017, vol. 122, no. 1, pp. 60–70 (in Russian).
- Kashin A. S., Petrova N. A., Shanzer I. A., Kondratieva A. O., Shilova I. V., Parkhomenko A. S. Variability of morphological parameters of some *Chondrilla* (Asteraceae) taxa in European Russia in context of their taxonomy. *Botanicheskii zhurnal*, 2018, vol. 103, no. 11, pp. 1407–1436 (in Russian). <https://doi.org/10.7868/S0006813618110030>
- Kuluev B. R., Garafutdinov R. R., Maksimov I. V., Sagitov A. M., Chemeris D. A., Knyazev A. V., Vershinina Z. R., Baymiev An. K., Muldashev A. A., Baymiev Al. K., Chemeris A. V. Natural rubber, its sources and components. *Biomics*, 2015, vol. 7, no 4, pp. 224–283 (in Russian).
- Lapin A. K. Rubber culture. In: *Sel'skoye khozyaystvo SSSR. Yezhegodnik* [Agriculture of the USSR. Yearbook]. Moscow, Sel'khozgiz, 1935, pp. 65–73 (in Russian).
- Leonova T. G. Genus *Chondrilla* – *Chondrilla* L. *Flora SSSR*. Leningrad, Nauka, 1964, vol. 29, pp. 560–586 (in Russian).
- Leonova T. G. *Chondrilla* – *Chondrilla* L. *Flora Partis Europaeae URSS*. Leningrad, Nauka, 1989, vol. 8, pp. 57–61 (in Russian).
- Maevskiy P. F. *Flora of the Middle Zone of the European Part of Russia*. 11 ed. Moscow, KMK Scientific Press, 2014. 635 p. (in Russian).
- Parkhomenko A. S., Kashin A. S., Shilova I. V., Grebenyuk L. V., Bogoslov A. V., Denisov A. A., Kondratyeva A. O., Parkhomenko V. M. Variability of morphological parameters of *Trapa natans* (Trapaceae, Magnoliópsida) during reintroduction into water bodies of the Saratov region from those of the Voronezh region. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2022, no. 1, pp. 55–78 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2022-1-55-78>
- Dijk van P. J. Ecological and evolutionary opportunities of apomixis: insights from *Taraxacum* and *Chondrilla*. *Philosophical Transactions of The Royal Society B: Biological Sciences*, 2003, vol. 358, iss. 1434, pp. 1113–1121. <https://doi.org/10.1098/rstb.2003.1302>
- Fick S. E., Hijmans R. J. WorldClim 2: New 1 km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 2017, vol. 37, iss. 12, pp. 4302–4315. <https://doi.org/10.1002/joc.5086>

Flann C. *Global Compositae Checklist*. 2011. Available at: <https://demo.gbif.org> (accessed October 7, 2022).

Flora Europaea: Plantaginaceae to Compositae (and Rubiaceae). Cambridge, Cambridge University Press, 1976. Vol. 4. 534 p.

Gaskin J. F., Schwarzländer M., Kinter C. L., Smith J. F., Novak S. J. Propagule pressure, genetic structure, and geographic origins of *Chondrilla juncea* (Asteraceae): an apomictic invader on three continents. *American Journal of Botany*, 2013, vol. 100, iss. 9, pp. 1871–1882. <https://doi.org/10.3732/ajb.120062>

Kashin A. S., Kritskaya T. A., Parkhomenko A. S., Schanzer I. A. Genetic polymorphism in *Chondrilla* (Asteraceae) in southern European Russia and the nature of *Chondrilla juncea* L. *Nordic Journal of Botany*, 2019, vol. 37, iss. 11, pp. 402–420. <https://doi.org/10.1111/njb.02420>

Nasseh Y. A revision on the genera *Chondrilla* and *Heteroderis* (Asteraceae) in Iran. *Iranian Journal of Botany*, 2010, vol. 16, iss. 1, pp. 92–95.

Nasseh Y., Joharchi M. A. Revision the genus *Chondrilla* (Asteraceae) in Iran. *Proceedings of the 15th National & 3rd International Conference of Biology*. Tehran, University of Tehran, 2008, pp. 178–179.

Oksanen J., Blanchet F. G., Friendly M., Kindt R., Legendre P., McGlinn D., Minchin P. R., O'Hara R. B., Simpson G. L., Solymos P., Stevens M. H. H., Szoecs E., Wagner H. *Vegan: Community Ecology Package. R package version 2.5-7*. 2020. Available at: <https://CRAN.R-project.org/package=vegan> (accessed October 15, 2022).

R Core Team. *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria, R Foundation for Statistical Computing, 2021. Available at: <http://www.R-project.org/> (accessed October 15, 2022).

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. <https://doi.org/10.1007/s00606-011-0501-8>

STATISTICA (data analysis software system). 2022. Available at: <http://statsoft.ru> (accessed October 15, 2022).

Türkçe T. *Bitki Adları Sözlüğü*. Ankara, Türk Dil Kurumu, 2007. 512 p.

Tuzlacı E. *Türkiye Bitkileri Sözlüğü*. İstanbul, Alfa Yayınları, 2006. 354 p.