

Оригинальная статья

УДК 581.55+519.24

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2025-3-300-317>

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ *COLCHICUM* S. L. (COLCHICACEAE, LILIOPSIDA) В ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

А. С. Кашин^{1✉}, В. С. Епифанов¹, И. В. Шилова¹,
С. Ф. Ефименко¹, Р. А. Муртазалиев², А. О. Кондратьева¹

¹ Саратовский национальный исследовательский государственный
университет имени Н. Г. Чернышевского

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

² Прикаспийский институт биологических ресурсов

Дагестанского федерального исследовательского центра РАН

Россия, 367000, г. Махачкала, ул. М. Гаджиева, д. 45

Поступила в редакцию 28.12.2024 г., после доработки 24.01.2025 г., принята 27.01.2025 г., опубликована 15.10.2025 г.

Аннотация. Анализ пространственной структуры проведён в 2021 – 2024 гг. в 43 популяциях пяти видов геофитных эфемероидов *Colchicum* s. l. Европейской России. Схемы распределения особей, отображаемые функцией Рипли $L(r)$ - r , были реализованы в пакете spatstat для языка программирования R. В пределах ареала рода с севера на юг частота встречаемости популяций со случайным типом распределения возрастала. У *C. laetum* и *C. bulbocodium* subsp. *versicolor*, имеющих протяжённые вдоль географической долготы ареалы на Русской равнине, популяции с контагиозным типом распределения особей располагались исключительно по их северным и южным границам. У видов, произрастающих на Северном Кавказе и в Крыму, подобной закономерности не наблюдалось. Показано, что и у геофитных эфемероидов случайный тип распределения особей в пространстве указывает на однородность и оптимальность условий произрастания, а любые отклонения от него возникают в результате неблагоприятного воздействия различных факторов окружающей среды. По крайней мере, у видов *Colchicum* на Русской равнине не столько микрорельеф, микроклимат или другие локальные по проявлению экологические факторы, а именно глобальные градиенты природно-климатических условий по ареалу вида являются доминирующими в определении типа распределения особей в популяциях. У видов рода, ареал которых охватывает преимущественно горы и предгорья, вероятно, напротив, в большей мере локальные условия окружающей среды определяют тип распределения особей в пространстве. Высота над уровнем моря не является лимитирующим фактором для типа распределения особей в популяциях видов *Colchicum*.

Ключевые слова: пространственная структура популяций, лимитирующие факторы, *Colchicum* s. l., Европейская Россия

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

ORCID и e-mail адреса: Кашин Александр Степанович: <https://orcid.org/0000-0002-2342-2172>, kashinas2@yandex.ru; Епифанов Владимир Сергеевич: <https://orcid.org/0009-0007-5229-8151>, epifanov.v2015@yandex.ru; Шилова Ирина Васильевна: <https://orcid.org/0000-0002-9828-4229>, schiva1952@yandex.ru; Ефименко Савелий Фёдорович: <https://orcid.org/0009-0007-7828-9499>, savchik.efimenko@mail.ru; Муртазалиев Рамазан Алибекович: <https://orcid.org/0000-0002-2895-213X>, murtazaliev.ra@yandex.ru; Кондратьева Анна Олеговна: <https://orcid.org/0000-0001-5000-8914>, porpova.ao@mail.ru.

© Кашин А. С., Епифанов В. С., Шилова И. В., Ефименко С. Ф., Муртазалиев Р. А., Кондратьева А. О., 2025

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ *COLCHICUM*

Соблюдение этических норм. В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Для цитирования. Кашин А. С., Епифанов В. С., Шилова И. В., Ефименко С. Ф., Муртаза-лиев Р. А., Кондратьева А. О. Пространственная структура популяций *Colchicum* s. l. (Colchicaceae, Liliopsida) в Европейской России // Поволжский экологический журнал. 2025. № 3. С. 300 – 317. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2025-3-300-317>

ВВЕДЕНИЕ

Мониторинг популяций играет ключевую роль в их сохранении, поскольку выявляет сведения о состоянии и изменениях в численности видов, а также указывает на необходимость вмешательства для их защиты. Для мониторинга состояния популяций редких видов растений применяют методы популяционной экологии, включающие в себя определение численности, плотности, возрастной и пространственной структур. Однако геофиты, которыми и являются объекты данного исследования, могут быть легко упущены в процессе обследования растительности из-за особенностей их жизненного цикла (Gauthier et al., 2017; Endress et al., 2022).

Пространственная структура популяции представляет собой сложный, комплексный параметр, характеризующий размещение особей и их группировок в пространстве. При этом выявляемые закономерности могут отражать как особенности локальных местообитаний популяций, так и биологические особенности той или иной таксономической единицы: жизненную форму, тип размножения, способ распространения семян, вегетативную подвижность и др. Тип пространственной структуры, являющийся характерным для популяции вида, способствует ее стабильному и долговременному существованию в конкретном биоценозе.

Метод выявления пространственной структуры популяций наиболее часто используется при анализе древесных и кустарниковых форм растительности, так как у них гораздо больше вероятность ежегодного обнаружения, а соответственно и мониторинга состояния популяций (Fardeeva et al., 2010, 2014; Wang et al., 2014; Schneider et al., 2016; Zenkina, Ilina, 2017; Gu et al., 2017; Martins et al., 2017; Batista et al., 2019; Elizeário dos Santos et al., 2019; Fernández-Habas et al., 2019; Zhou et al., 2019; Maciel-Najera et al., 2020; Zenkina, Bushueva, 2020). У трав, тем более у эфемероидных геофитов, число особей на местности от года к году может отличаться из-за климатических условий конкретного года или химического состава почвы, недостаточных для полноценной вегетации и генеративного развития. Как следствие, растения в течение длительного времени могут находиться в состоянии покоя, но, тем не менее, присутствовать в той или иной популяции (Kashin et al., 2016; Kiss et al., 2024). Для многолетних растений этот метод в последнее время также начал использоваться (Fardeeva, 2013, 2018; Dumacheva, Cherniavskih, 2014; Zenkina, Ilina, 2019; Kondratieva et al., 2021). Пространственная структура ранее исследовалась Л. П. Вахрушевой (Vakhrusheva, 2011) и в одной ценопопуляции эфемероидного геофита *Colchicum ancyrense* B. L. Burt.

Филогения *Colchicum* до сих пор во многом остается не до конца понятной. По представлениям разных авторов, род *Colchicum* sensu lato включает около 160 видов, а sensu stricto около 80 (Oganezova, 2019). Согласно последним исследованиям, основанным на молекулярно-генетических, морфологических и цитологических данных (Persson et al., 2011), *Colchicum*, *Merendera*, *Bulbocodium* и *Androcymbium*, ранее выделяемые в качестве самостоятельных родов, объединены в один род с приоритетным названием *Colchicum*. Однако подобные представления продолжают подвергаться критике, исходя из понимания того, что данные по многим видам зачастую недостаточны или вовсе отсутствуют (Oganezova, 2019). Поэтому результаты каких-либо исследований, не охватывающих в полной мере все разнообразие той или иной таксономической единицы, следует считать предварительными и требующими дополнения и пересмотра. В данной статье мы следуем представлению Persson et al. (2011) об объёме рода *Colchicum*.

Для уточнения таксономического статуса, помимо проведения исследований, выявляющих генетическое и морфологическое сходство/различие тех или иных таксономических единиц, необходимо также учитывать особенности их популяционной структуры, в том числе и пространственной.

Местами произрастания *Colchicum*, клубнелуковичного эфемероида, являются равнины и горы, высотой до 3 тыс. м н. у. м., степи, кустарниковые средиземноморские формации в лесах и на лугах. Представители рода встречаются в Средиземноморье, Азии, на Кавказе, в Западной Европе и в южных районах европейской части бывшего СССР (The Red Data Book..., 2024).

Интересной особенностью многих представителей рода, например *C. laetum*, является жизненный цикл, при котором цветение происходит осенью в безлистном состоянии, а плодоношение – весной следующего года при хорошо развитых листьях.

Цель работы –определение пространственной структуры популяций эфемероидных геофитов *Colchicum* на большей части ареалов видов в пределах Европейской России.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводились в популяциях двух видов рода *Colchicum* s. str. (*C. laetum* Steven из Волгоградской, Ростовской областей, Ставропольского края, Республик Калмыкия и Дагестан и *C. ancurense* из Республики Крым). Кроме того, исследованы популяции трёх видов рода *Colchicum* s. l., ранее относимых к самостоятельным родам – *Bulbocodium* (*C. bulbocodium* subsp. *versicolor* (Ker Gawl.) K. Perss.) из Волгоградской, Воронежской, Саратовской, Тамбовской областей) и *Merendera* (*C. trigynum* (Steven ex Adams) Stearn и *C. eichleri* (Regel) K. Perss.) из Ставропольского края, Республик Дагестан, Карачаево-Черкесия и Кабардино-Балкария (рис. 1, таблица). Последние два вида некоторые авторы объединяют в один вид *C. trigynum* (Brickell, 1984).

Исследование проводили в 2021 – 2024 гг. В каждой популяции закладывалась 1 площадка размером 1×4 м. Результаты картирования расположения особей на пробных участках обрабатывались с учетом их онтогенетического состояния.

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ *COLCHICUM*

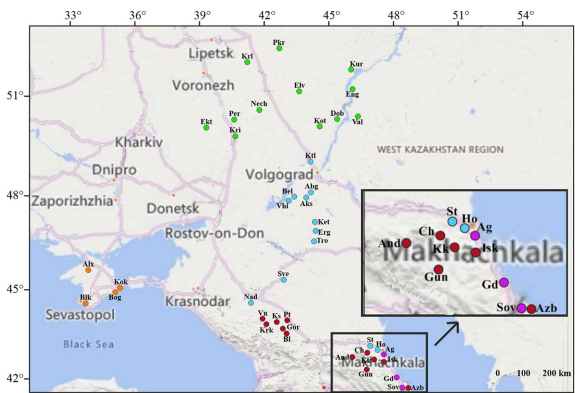


Рис. 1. Места произрастания изученных популяций *C. laetum* (●), *C. ancerense* (●), *C. bulbocodium* subsp. *versicolor* (●), *C. trigynum* (●) и *C. eichleri* (●). Условные сокращения см. таблицы

Fig. 1. Locations of the studied populations of *C. laetum* (●), *C. ancerense* (●), *C. bulbocodium* subsp. *versicolor* (●), *C. trigynum* (●), and *C. eichleri* (●). Abbreviations are the same as in Table

две группы – прегенеративную и генеративную. Постгенеративные особи в исследованных популяциях отсутствовали. Анализ парных пространственных взаимодействий между разными возрастными группами проводился с использованием функций $\hat{J}(r)$ - $\hat{J}_i(r)$.

Исследованные популяции *Colchicum* s. l. Европейской России

Table. Studied *Colchicum* s. l. populations in European Russia

Условное обозначение популяции / Population symbol	Координаты / Coordinates			Географическое расположение / Geographical location
	Северная широта, ° / Northern latitude, °	Восточная долгота, ° / Eastern longitude, °	Высота н.у.м., м / Height above sea level, m	
1	2	3	4	5
<i>C. bulbocodium</i> subsp. <i>versicolor</i>				
Dob	50.38334	45.45577	144	Волгоградская область, Камышинский район, окрестности с. Верхняя Добринка / Volgograd region, Kamyshinsky district, near the village of Verkhnyaya Dobrinka
Kot	50.18816	44.53865	174	Волгоградская область, Котовский район, окр. хут. Попки / Volgograd region, Kotovsky district, near the village of Popki
Nech	50.36596	41.7291	194	Волгоградская область, Нехаевский район, окрестности ст. Нехаевская / Volgograd region, Nekhaevsky district, near the village of Nekhaevskaya
Val	50.37181	46.40454	15	Волгоградская область, Старополтавский район, окрестности с. Валуевка / Volgograd region, Staropoltavsky district, near the village of Valuevka
Ekt	50.10709	39.32205	100	Воронежская область, Россошанский район, окрестности с. Екатериновка / Voronezh region, Rossoshansky district, near the village of Yekaterinovka

Карты-схемы преобразовывались в электронный формат для дальнейшего анализа. Полученные координаты легли в основу анализа пространственной структуры популяций. Построение схем распределения особей, а также расчёт функции Рипли $L(r)$ - r осуществлялись с использованием пакета spatstat (Baddeley et al., 2015) для языка программирования R (R Core Team, 2024). В популяциях, в которых особи образуют агрегации, дополнительно анализировалось расположение особей разных онтогенетических состояний для оценки их влияния друг на друга. Для оптимизации анализа особи в популяции были поделены на

Продолжение таблицы
Table. Continuation

1	2	3	4	5
Kri	49.71678	40.60508	173	Воронежская область, Богучарский район, окрестности с. Криница / Voronezh region, Bogucharsky district, near the village of Krinita
Per	50.31216	40.69651	178	Воронежская область, Калачеевский район, окрестности с. Переволочное / Voronezh region, Kalacheyevsky district, near the village of Perevolochnoye
Elv	51.09143	43.66314	119	Саратовская область, Самойловский район, окрестности с. Еловатка / Saratov region, Samoilovsky district, near the village of Yelovatka
Eng	51.19001	46.06225	46	Саратовская область, Энгельсский район, окрестности с. Красноармейское / Saratov region, Engels district, near the village of Krasnoarmeyskoye
Kur	51.68612	45.76315	132	Саратовская область, Татищевский район, окрестности ж.-д. ст. Курдюм / Saratov region, Tatishchevsky district, near the railway station of Kurdyum
Krl	52.00021	41.26578	168	Тамбовская область, Токаревский район, окрестности дер. Красные Лужки / Tambov region, Tokarevsky district, near the village of Krasnye Luzhki
Pkr	52.38308	42.71713	123	Тамбовская область, Инжавинский район, окрестности дер. Покровка / Tambov region, Injavinsky district, near the village of Pokrovka
<i>C. laetum</i>				
Ktl	49.01559	44.19995	65	Волгоградская область, Городищенский район, окрестности с. Котлубань / Volgograd region, Gorodishchenskiy district, near the village of Kotluban
Bel	48.38049	43.64795	56	Волгоградская область, Калачёвский район, окрестности хут. Белоглинский / Volgograd region, Kalachevsky district, near the village of Beloglinsky
Aks	47.92638	43.89695	64	Волгоградская область, Октябрьский район, окрестности с. Аксай / Volgograd region, Oktyabrsky district, near the village of Aksai
Abg	48.05287	44.15841	85	Волгоградская область, Октябрьский район, окрестности с. Абганерово / Volgograd region, Oktyabrsky district, near the village of Abganerovo
Vhi	47.83031	43.20133	66	Волгоградская область, Котельниковский район, окрестности хут. Верхнеяблочный / Volgograd region, Kotelnikovskiy district, near the village of Verkhneyablochny
Erg	46.98703	44.37356	128	Республика Калмыкия, Кетченеровский район, окрестности пос. Ергенинский / Republic of Kalmykia, Ketchenerovskiy district, near the town of Ergenskiy
Ket	47.29940	44.569559	43	Республика Калмыкия, Кетченеровский район, окрестности с. Кетченеры / Republic of Kalmykia Ketchenerovskiy district, near the village of Ketchenery
Tro	46.55786	44.27310	170	Республика Калмыкия, Целинный район, окрестности с. Троицкое / Republic of Kalmykia Tselinny district, near the village of Troitskoye
Nad	44.89949	41.697042	331	Ставропольский край, Кочубеевский район, окрестности с. Надзорное / Stavropol territory, Kochubeevsky district, near the village of Nadzornoe
Sve	45.31200	42.90948	222	Ставропольский край, Петровский район, окрестности г. Светлогора / Stavropol territory, Petrovsky district, near the city of Svetlograd
St	43.17309	46.939941	195	Республика Дагестан, Кизилюртский район, окрестности с. Стальское / Republic of Dagestan, Kizilyurt district, near the village of Stalskoye
Ho	42.99488	47.228758	93	Республика Дагестан, окрестности Бархана Сарыкум / Republic of Dagestan, near the dune of Sarykum
<i>C. trigynum</i>				
Vn	44.00614	41.968731	712	Республика Карачаево-Черкесия, Усть-Джегутинский район, окрестности с. Важное / Republic of Karachay-Cherkessia, Ust-Dzhegutinsky district, near the village of Vazhnoe

Окончание таблицы
 Table. Continuation

1	2	3	4	5
Krk	43.91935	42.060031	1274	Республика Карачаево-Черкесия, Малокарачаевский район, окрестности пос. Красный Курган / Republic of Karachay-Cherkessia, Malokarachayevsky district, near the town of Krasny Kurgan
Ks	43.94523	42.690339	913	Ставропольский край, окрестности г. Кисловодск / Stavropol territory, near the city of Kislovodsk
Pt	44.00984	43.030117	657	Ставропольский край, окрестности г. Пятигорск / Stavropol territory, near the city of Pyatigorsk
Gor	43.95168	42.854544	942	Ставропольский край, Предгорный район, пос. Горный / Stavropol territory, Predgorny district, near the town of Gorny
Bl	43.49026	43.089142	974	Республика Кабардино-Балкария, Эльбрусский район окрестности с. Былым / Republic of Kabardino-Balkaria, Elbrus district, near the village of Bylym
Azb	41.51434	48.145959	704	Республика Дагестан, Магарамкентский район, вблизи государственной границы с Азербайджаном / Republic of Dagestan, Magaramkent district, near the state border with Azerbaijan
Kk	42.69843	47.102295	1227	Республика Дагестан, Карабудахкентский район, окрестности с. Какашура / Republic of Dagestan, Karabudakhkent district, near the village of Kakashura
Ch	42.99924	46.851494	607	Республика Дагестан, окрестности Чиркейского водохранилища / Republic Dagestan, near the Chirkeysky reservoir
And	42.79942	46.203161	2271	Республика Дагестан, Ботлихский район, окрестности пос. Анди / Republic of Dagestan, Botlikhsky district, near the town of Andy
Gun	42.39721	46.898923	1998	Республика Дагестан, Гунибский район, окрестности Гунибского ботанического сада / Republic of Dagestan, Gunibsky district, near the Gunib Botanical Garden
Isk	42.61643	47.666804	193	Республика Дагестан, Карабудахкентский район, окрестности хут. Искири / Republic of Dagestan, Karabudakhkent district, near the village of Iskiri
<i>C. eichleri</i>				
Sov	41.71939	48.306349	313	Республика Дагестан, Сулейман-Стальский район, окрестности с. Советское / Republic of Dagestan, Suleiman-Stalsky district, near the village of Sovetskoe
Gd	42.10867	48.008704	158	Республика Дагестан, Дербентский район, окрестности с. Геджух / Republic of Dagestan, Derbent district, near the village of Gedzhukh
Ag	42.90786	47.487096	147	Республика Дагестан, окрестности пос. Агачаул (г. Махачкала) / Republic of Dagestan, near the town of Agachaul (city of Makhachkala)
<i>C. ancyrense</i>				
Alx	45.63005	33.70740	45	Республика Крым, Первомайский район, окрестности с. Алексеевка / Republic of Crimea, Pervomaisky district, near the village of Alekseevka
Blk	44.49674	33.60584	159	Республика Крым, Севастопольский район, окрестности г. Балаклава / Republic of Crimea, Sevastopol district, near the city of Balaklava
Bog	44.85584	35.06432	76	Республика Крым, Судакский район, окрестности с. Богатовка / Republic of Crimea, Sudaksky district, near the village of Bogatovka
Kok	44.96260	35.20385	120	Республика Крым, окрестности г. Коктебель / Republic of Crimea, near the city of Koktebel

Для оценки значимости отклонений эмпирических функций от теоретических значений (полная пространственная случайность, Completely Spatial Randomness, CSR) применялся метод Монте-Карло (Besag, Diggle, 1977). Этот метод позволяет выявить доверительный интервал для полученных значений функции, так называемый «коридор» принятия нулевой гипотезы о полностью случайном распределе-

нии. Если эмпирическая кривая функции $L(r)$ - r находится ниже данного коридора, это указывает на регулярность в наблюдаемом паттерне, тогда как превышение функции над доверительным интервалом свидетельствует об агрегациях. Если эмпирическая кривая функции $L(r)$ - r находится в пределах данного коридора, тип распределения принимается за случайный. Для функции $\hat{J}(r)$ - $\hat{J}_i(r)$ прохождение ниже «коридора» говорит о высокой вероятности совместного расположения особей разных возрастных состояний, а превышение кривой над доверительным интервалом указывает на разреженное взаиморасположение особей различных онтогенетических групп (Saveliev et al., 2014).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

При исследовании пространственного распределения особей в популяциях *C. bulbocodium* subsp. *versicolor*, произрастающих в северной части ареала рода в Европейской России (см. рис. 1), установлено, что только для четырёх из 12 (т.е. для трети) исследованных популяций характерно случайное распределение особей. На графиках поведения функции $L(r)$ - r , рассчитанной для этих популяций, полученная линия не выходит за доверительный интервал (рис. 2, $a - z$). Примечательно, что по географической долготе эти популяции находятся в центральной части ареала вида: в центральной (Kur и Eng) и западной (Elv) части Саратовской области и на западе Волгоградской области (Nech). В одной популяции отмечена тенденция к распределению особей по типу регулярности: на графике кривая функции не значительно, но выходит за нижний предел доверительного интервала (см. рис. 2, κ). Географически данная популяция находится в Левобережье Волгоградской области на крайнем юго-востоке ареала вида. Это – самая многочисленная популяция из исследованных с максимальной плотностью особей. Вероятно, это и послужило причиной регулярного распределения, по сути близкого к случайному, но в силу высокой плотности особей более-менее равномерного. Таким образом, в центре и на востоке исследованной части ареала вида в популяциях *C. bulbocodium* subsp. *versicolor* имеет место случайное или близкое к нему распределение особей в пространстве.

Ещё в семи популяциях вида, составляющих около 60% от числа исследованных, особи образуют заметные скопления. Это видно из того, что на графике кривая функции выходит за нижний предел доверительного интервала (см. рис. 2, $\delta - \eta$). Особенно сильно агрегация особей выражена в популяциях Kot, Per и Krl. В целом популяции с таким пространственным распределением особей вида расположены по южной (Kot, Dob – Правобережье Волгоградской области), западной (Ekt, Per, Kri – в Воронежской области) и северной (Krl, Pkr – в Тамбовской области) границам ареала вида.

Таким образом, в большинстве исследованных популяций *C. bulbocodium* subsp. *versicolor* выявлено контагиозное распределение особей в пространстве. Эти популяции расположены в основном по северной и южной границе ареала вида, в то время как в центральной его части обнаружено распределение особей по случайному, редко по регулярному (равномерному) типу.

При анализе пространственного распределения особей *C. laetum* в восьми из двенадцати, т.е. в 2/3, исследованных популяций выявлено случайное их распре-

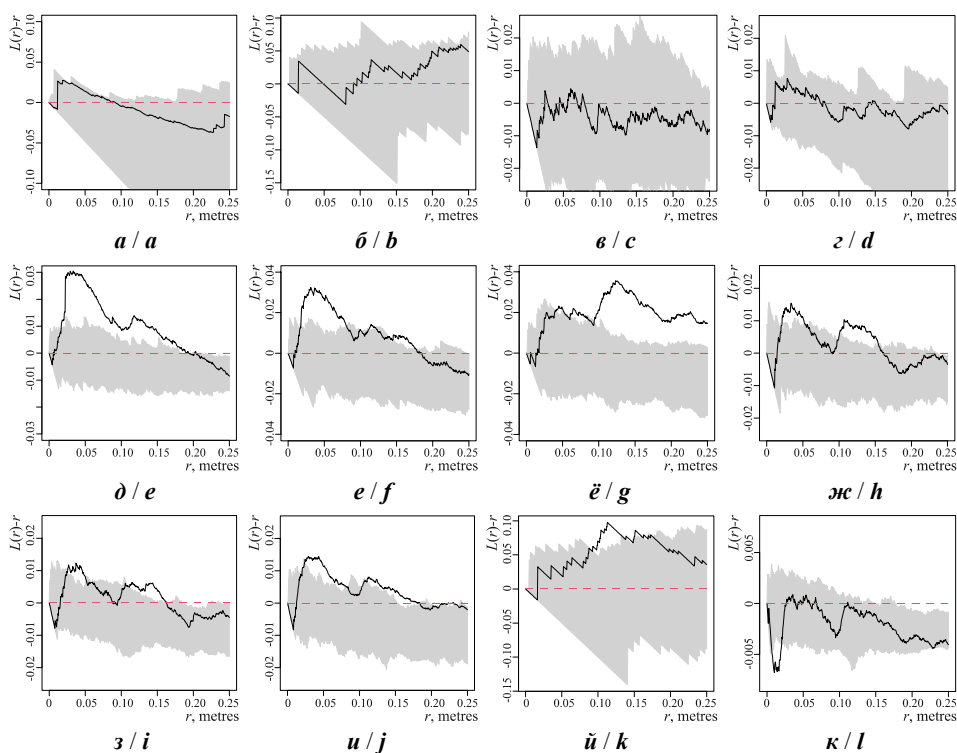


Рис. 2. Пространственное распределение особей в популяциях *C. bulbocodium* subsp. *versicolor*, установленное по поведению функции $L(r)-r$: случайное (а – Kur, б – Nech, в – Eif, г – Eng); контактное (д – Kot, е – Per, ж – Krl, з – Dob, и – Ekt, к – Kri, л – Pkr, м – Val); регулярное (н – Val). Сплошная черная линия – оценка эмпирической функции, пунктирная линия – оценка теоретической функции в случае CSR, серой заливкой отмечен «коридор» принятия гипотезы о CSR

Fig. 2. Spatial distribution of individuals in the populations of *C. bulbocodium* subsp. *versicolor*, determined by the behavior of the $L(r)-r$ function: random (a – Kur, b – Nech, c – Eif, d – Eng); contagious (e – Kot, f – Per, g – Krl, h – Dob, i – Ekt, j – Kri, k – Pkr, l – Val); regular (l – Val). The solid line is the estimate of the empirical function; the dotted line is the estimate of the theoretical function in the case of CSR; the gray fill marks the corridor of accepting the CSR hypothesis

деление. Они располагаются фактически по всему ареалу вида за исключением районов, прилегающих к северной и южной его границам. Это две популяции из Ставропольского края (Sve, Nad), две популяции юга Волгоградского Правобережья (Aks, Vhi), все три популяции из Республики Калмыкия (Erg, Ket, Tro) и одна из двух (более северная) популяций из Республики Дагестан (St). В остальных четырех популяциях вида отмечена очень слабая тенденция к агрегированию особей (рис. 3, а – ж). Она существенно уступала таковой в соответствующих популяциях *C. bulbocodium* subsp. *versicolor*. Во-первых, доля таких популяций у данного вида была фактически в два раза ниже по сравнению с *C. laetum* (33 против 58% соот-

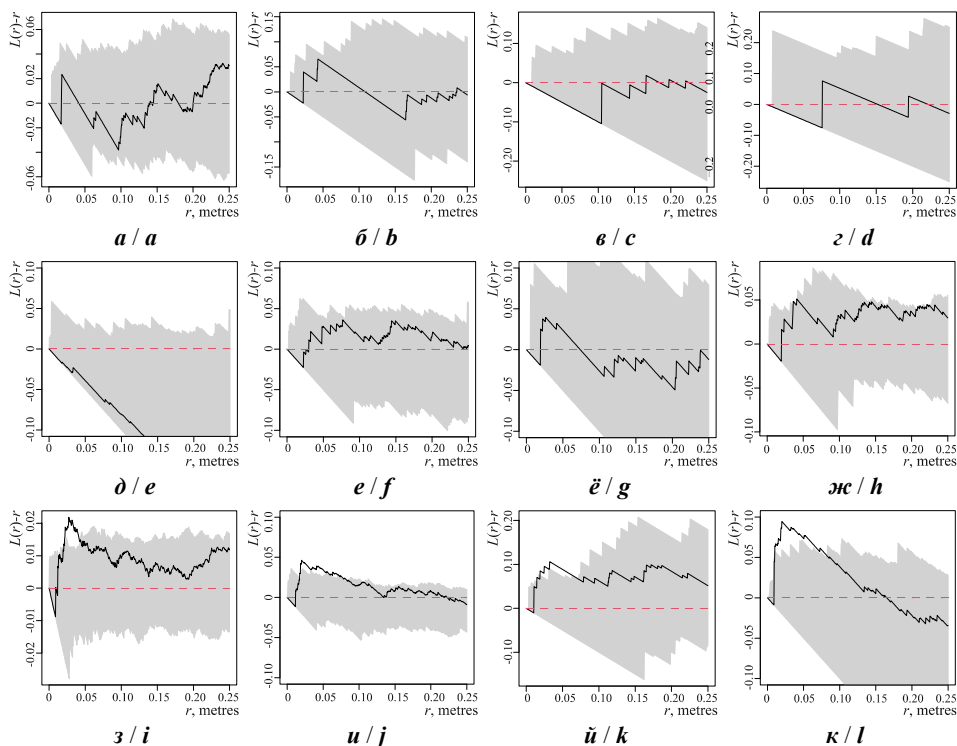


Рис. 3. Пространственное распределение особей в популяциях *C. laetum*, установленное по поведению функции $L(r)-r$: случайное (а – Svc, б – Aks, в – Erg, з – Ket, д – Nad, е – Vhi, ё – St, ж – Tro); contagiousное (з – Abg, u – Bel, й – Ktl, κ – Ho). Условные обозначения см. рис. 2

Fig. 3. Spatial distribution of individuals in the *C. laetum* populations, determined by the behavior of the $L(r)-r$ function: random (a – Svc, b – Aks, c – Erg, d – Ket, e – Nad, f – Vhi, g – St, h – Tro); contagious (i – Abg, j – Bel, k – Ktl, l – Ho). See Fig. 2 for designations

ответственно), во-вторых, на графиках поведения функции $L(r)-r$ эмпирическая линия, рассчитанная для этих популяций, лишь незначительно выходила за доверительный интервал в области положительных значений, особенно в популяциях Bel и Ktl. Характерно, что все эти четыре популяции в пределах ареала вида занимают пограничное положение на севере (Abg, Bel, Ktl) и юге (Ho) ареала.

Таким образом, в отличие от *C. bulbocodium* subsp. *versicolor*, в большинстве исследованных популяций *C. laetum* выявлено случайное распределение особей в пространстве. Контагиозное распределение особей встречается редко и имеет гораздо более слабо выраженный характер. Однако, как и в случае с *C. bulbocodium* subsp. *versicolor*, такие популяции расположены в основном по границе (на юге и севере) ареала *C. laetum*, в то время как в центральной части выявлено распределение особей только по случайному типу.

При определении пространственного распределения особей в популяциях *C. triginum* случайный тип размещения особей в пространстве установлен в семи,

что составляет 41.7 % от числа исследованных (рис. 4, *a – ё*). В остальных пяти популяциях распределение особей было контактиозным, причём выраженное в столь же незначительной степени, что и в соответствующих популяциях *C. laetum* (см. рис. 4, *ж – к*).

Никакой видимой связи с пограничным положением этих популяций или высотой над уровнем моря не выявлено. Ареал *C. triginum* в Европейской России ограничен только предгорьями и высокогорьем Северного Кавказа и вытянут в широтном направлении от района Кавказских Минеральных Вод до границы Республики Дагестан с Азербайджаном в отличие от ареалов двух предыдущих видов, имеющих явно выраженную протяжённость в долготном направлении.

Популяции *C. eichleri*, как правило, симпатрические с популяциями *C. triginum*. Как уже указывалось, ряд авторов обоснованно объединяют этот вид с *C. triginum*. Он имеет весьма несущественные морфологические отличия от последнего. Из трёх исследованных популяций две имели случайный тип размещения особей

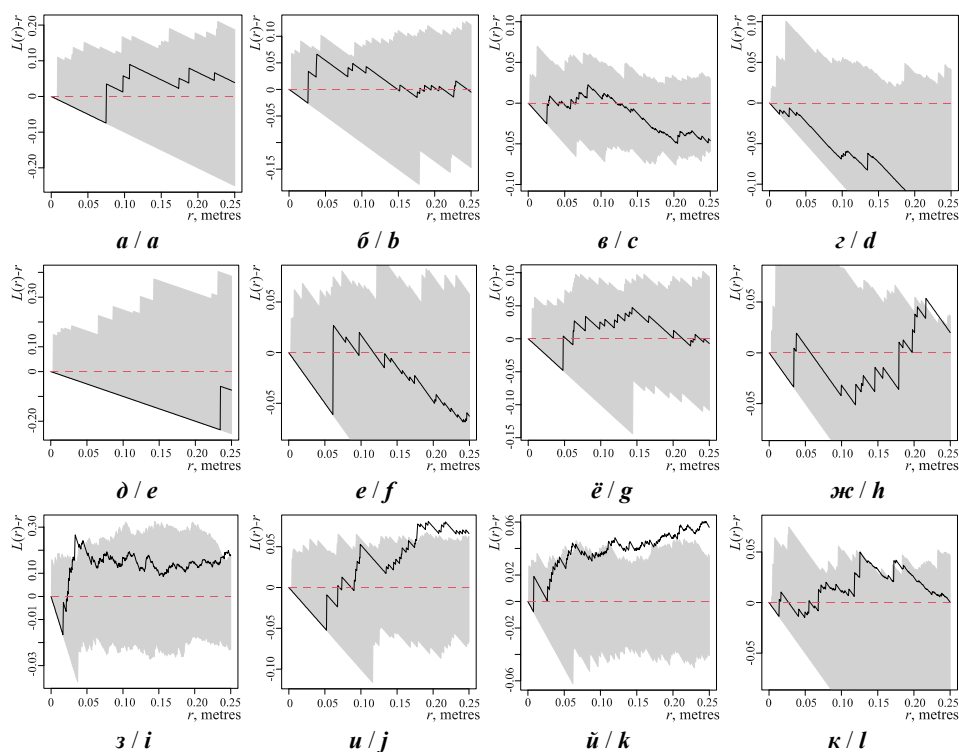


Рис. 4. Пространственное распределение особей в популяциях *C. triginum*, установленное по поведению функции $L(r)-r$: случайное (*a – Ks, б – Pt, в – Azb, з – Kk, д – And, e – Krk, ё – Isk*); контактиозное (*ж – Gun, з – Bl, u – Ch, й – Vn, κ – Gor*). Условные обозначения см. рис. 2

Fig. 4. Spatial distribution of individuals in the *C. triginum* populations, determined by the behavior of the function $L(r)-r$: random (*a – Ks, б – Pt, в – Azb, д – Kk, e – And, f – Krk, g – Isk*); contagious (*h – Gun, i – Bl, j – Ch, k – Vn, l – Gor*). See Fig. 2 for designations

(Ag, Gd) (рис. 5, *д*, *е*), третья – очень слабую выраженность контагиозного типа распределения особей в пространстве (Sov) (см. рис. 5, *ё*).

Из четырёх исследованных популяций *C. ancycruse*, произрастающих в Республике Крым, три популяции из горной его части (Blk, Bog, Kok) имели случайный тип (см. рис. 5, *а* – *в*), а четвёртая из петрофитной степи равнинной части Крыма (Alx) – контагиозный тип распределения особей (см. рис. 5, *з*). Ранее Л. П. Вахрушева (Vakhrusheva, 2011), используя иную методику (по параметрам отграниченности скоплений особей друг от друга (*DM*) и степени отдалённости скоплений (*DL*)) (Uranov et al., 1977) в исследованной ею ценопопуляции *C. ancycruse* выявила контагиозный тип пространственного распределения особей. Это равнинная популяция в Красногвардейском районе Республики Крым, также произрастающая в условиях петрофитной степи на расстоянии менее 50 км от исследованной нами популяции Alx. Как известно, петрофитные степи отличаются малой плодородностью, а в условиях равнинной части Крыма ещё и крайней засушливостью. При этом существенную роль в пространственном распределении видов растений в петрофитных степях играет градиент увлажнения (Korolyuk et al., 2020).

Таким образом, популяции *C. ancycruse* в Крыму по типу пространственного распределения особей подразделились на две группы в соответствии с их географическим размещением. В равнинных популяциях, произрастающих на бедных, эродированных каменистых почвах в условиях засушливого климата равнинной части Крыма, наблюдается тенденция к агрегированности в распределении особей, в то время как в более оптимальных по влажности местообитаний и на более богатых почвах Горного Крыма наблюдается случайное распределение особей.

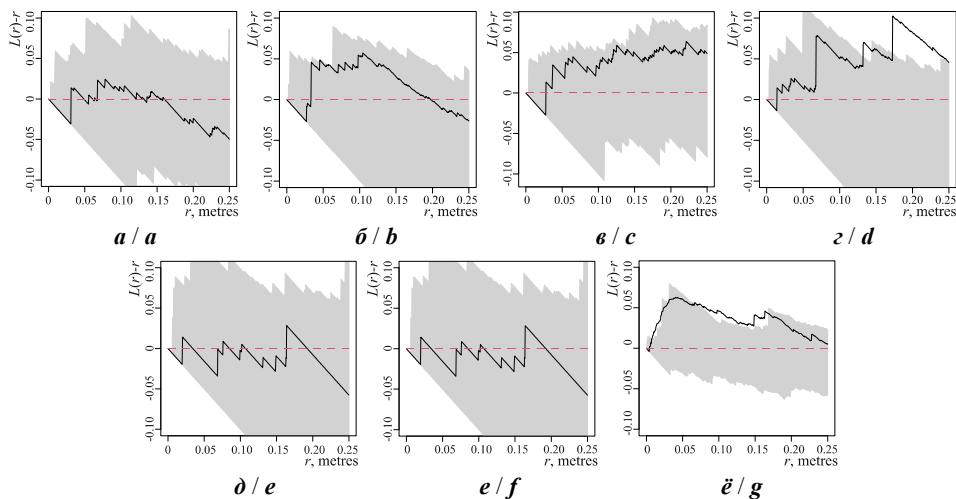


Рис. 5. Пространственное распределение особей в популяциях *C. ancycruse* (*а* – *з*) и *C. eichleri* (*д* – *ё*), установленное по поведению функции $L(r)-r$: случайное (*а* – Blk, *б* – Bog, *в* – Kok, *д* – Ag, *е* – Gd); контагиозное (*з* – Alx, *ё* – Sov). Условные обозначения см. рис. 2

Fig. 5. Spatial distribution of individuals in the populations of *C. ancycruse* (*a*–*d*) and *C. eichleri* (*e*–*g*), established by the behavior of the function $L(r)-r$: random (*a* – Blk, *b* – Bog, *c* – Kok, *e* – Ag, *f* – Gd); contagious (*d* – Alx, *g* – Sov). See Fig. 2 for designations

Из вышеизложенного следует, что среди общего числа популяций всех исследованных видов примерно в равном количестве отмечено случайное и контагиозное распределение особей. Эти особенности нельзя объяснить своеобразием биологии видов, выражающимся в различиях в циклах развития растений, так как оба типа распределения имеют место при обоих вариантах цикла развития. А именно, как среди популяций *C. bulbocodium* subsp. *versicolor*, *C. triginum*, *C. eichleri*, *C. ancycyrense*, у которых цветение и плодоношение происходит в течение весны – лета одного года, так и среди популяций *C. laetum*, у которого цветение происходит осенью, а плодоношение – весной следующего года. При этом доля популяций со случайным типом распределения особей у *C. triginum*, *C. eichleri* и *C. ancycyrense* фактически такая же, как у *C. laetum*, у которого иной цикл развития, и фактически в два раза выше, чем у *C. bulbocodium* subsp. *versicolor*, имеющего тот же цикл развития, что и эти виды.

Принято считать, что случайный тип распределения особей в пространстве указывает на однородность и оптимальность условий произрастания, а любые отклонения от него возникают в результате неблагоприятного воздействия различных факторов окружающей среды (Uranov et al., 1977; Ipatov, Kirikova, 1997; Mirkin et al., 2001). Из этого следует, что *C. bulbocodium* subsp. *versicolor*, у которого выявлена минимальная доля популяций со случайным типом распределения особей (около 40%, что почти в два раза ниже, чем среди популяций остальных видов), произрастает в большинстве своём в достаточно неблагоприятных условиях. При этом у данного вида агрегированность особей в популяциях выражена в гораздо большей мере, чем в популяциях других видов. Кроме того, прослеживается некоторая закономерность в местоположении популяций с тем или иным типом распределения особей по ареалу вида. По северной и южной границам ареала *C. bulbocodium* subsp. *versicolor* сосредоточены все популяции с контагиозным распределением особей, в то время как в центральной части ареала представлены исключительно популяции со случайным типом распределения. Сходная картина наблюдается и в пределах ареала *C. laetum*. Оба этих вида в гораздо большей мере, чем остальные исследованные виды, имеют ареалы, протяжённые по долготному градиенту на значительной части Русской равнины. Имея, вероятно, достаточно узкую экологическую нишу в пределах своих ареалов, значительно протяжённых по географической долготе, а значит, и с ярко выраженным градиентом природно-климатических условий (Romanova et al., 2014), они демонстрируют разные состояния. В более благоприятных условиях центральных частей своих ареалов, к которым они больше адаптированы, это находит выражение в случайном типе, а в менее благоприятных по границам ареалов, где условия существования пограничные для их экологической ниши – в контагиозном типе распределения особей. В горных и предгорных районах, к которым приурочены ареалы остальных исследованных видов, имеющих совершенно иной тип распределения природно-климатических условий, эта закономерность не проявляется. Здесь локальные условия произрастания популяций в большей мере определяют тип распределения особей.

Характерно, что доля популяций с контагиозным типом распределения особей и степень выраженности агрегированности в них выше у вида, ареал которого является самым северным по расположению в пределах ареала рода. Это также ука-

зывает на то, что именно неблагоприятные условия существования популяций являются причиной их «стремления» к агрегированному типу распределения особей.

Из таблицы очевидно, что высота над уровнем моря не является лимитирующим фактором для типа распределения особей в популяциях ни в пределах равнинной части родового ареала, ни в горной его части.

Исходя из того, что у видов на Русской равнине расположение популяций с контагиозным типом распределения особей тяготеет к северной и южной границам ареала, а в центральной его части популяции имеют случайный тип распределения, обоснованно говорить, что не столько микрорельеф или другие локальные по проявлению экологические факторы, а именно глобальные градиенты природно-климатических условий по ареалу вида являются доминирующими в определении типа распределения особей в популяциях этих видов

Анализ межгруппового размещения особей по их онтогенетическому состоянию показал, что вероятность обнаружения прегенеративных особей вблизи генеративных в большинстве популяций была низкой, о чем свидетельствует нахождение функции $\hat{J}_i(r) - \hat{J}(r)$ в пределах доверительного интервала (см. примеры на рис. 6, а – д). Это означает, что семена в таких популяциях разносятся относительно равномерно и дают дочерние особи при случайном их распределении в пространстве.

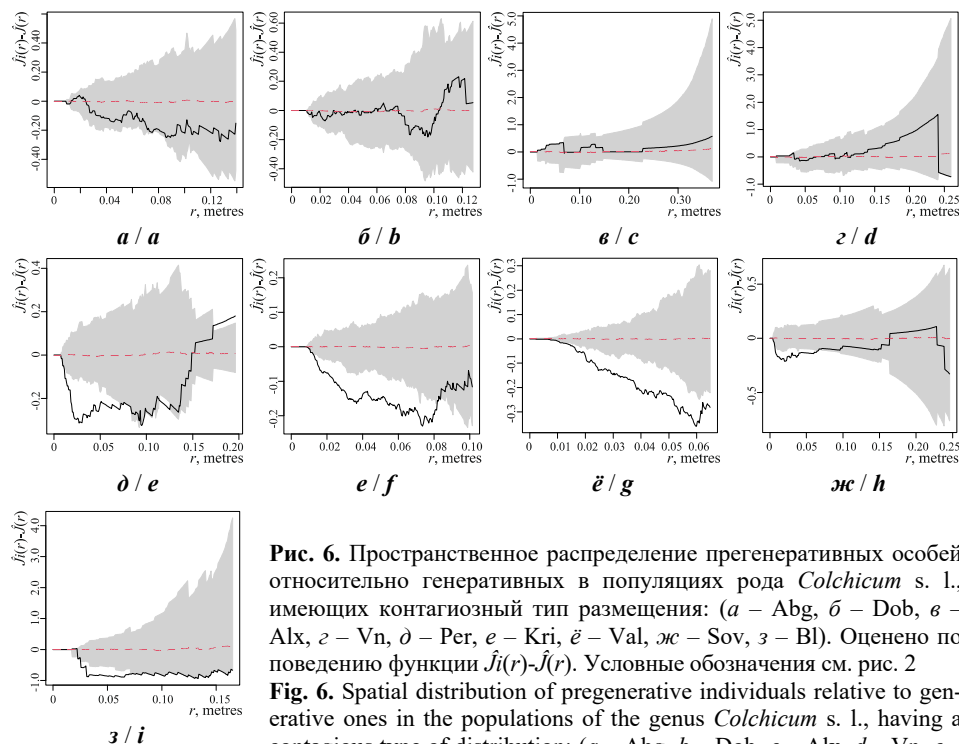


Рис. 6. Пространственное распределение прегенеративных особей относительно генеративных в популяциях рода *Colchicum* s. l., имеющих контагиозный тип размещения: (а – Abg, б – Dob, в – Alx, г – Vn, д – Per, е – Kri, ж – Val, з – Sov, 3 – Bl). Оценено по поведению функции $\hat{J}_i(r) - \hat{J}(r)$. Условные обозначения см. рис. 2

Fig. 6. Spatial distribution of pregenerative individuals relative to generative ones in the populations of the genus *Colchicum* s. l., having a contagious type of distribution: (а – Abg, б – Dob, в – Alx, д – Vn, е – Per, ж – Kri, з – Val, 3 – Sov, i – Bl). Estimated by the behavior of the $\hat{J}_i(r) - \hat{J}(r)$ function. See Fig. 2 for designations

Лишь в пяти популяциях, из которых четыре имели контагиозный, а одна – регулярный тип распределения особей, наблюдался выход функции $\hat{f}_i(r)-\hat{J}(r)$ за пределы доверительного интервала в область отрицательных значений, что свидетельствует о вероятности обнаружения прегенеративных особей вблизи растений генеративного онтогенетического состояния – *C. bulbocodium* subsp. *versicolor* (Per, Kri, Val); *C. eichleri* (Sov); *C. trigynum* (Bl) (см. рис. 6, $\partial - \varepsilon$). Характерно, что максимальный и значительный по уровню выход функции $\hat{f}_i(r)-\hat{J}(r)$ за пределы доверительного интервала имел место именно на графиках, соответствующих всем трём указанным популяциям *C. bulbocodium* subsp. *versicolor* (Per, Kri, Val), в то время как на графиках, соответствующих популяциям *C. eichleri* (Sov) и *C. trigynum* (Bl), он имел очень незначительное проявление. При этом в случае с *C. bulbocodium* subsp. *versicolor* – это опять популяции, расположенные по северной и южной границам ареала вида. При этом среди них были не только популяции с контагиозным, но и единственная популяция с регулярным типом пространственного распределения особей (Val). Из чего напрашивается вывод о том, что в популяциях вида, занимающего самый северный фрагмент ареала рода, в условиях произрастания, выходящих за границы его экологического оптимума, имеет место тенденция к скоплению растений прегенеративного состояния вблизи генеративных. Следовательно, в этих условиях, вероятно, распространение семян на более-менее значительное от родительских особей расстояние становится проблематичным.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, у всех исследованных видов *Colchicum* s. l. имели место популяции как со случайным, так и с контагиозным типом распределения особей. В пределах ареала рода вдоль географического долготного градиента с севера на юг частота встречаемости популяций со случайным типом распределения возрастала. У видов, произрастающих на Русской равнине и имеющих протяжённые вдоль географической долготы ареалы, популяции с контагиозным типом распределения особей располагались исключительно по их северным и южным границам. У видов, произрастающих в предгорьях и горах и не имеющих значительной протяжённости по долготе, подобной закономерности не наблюдалось.

Полученные результаты подтверждают представления о том, что случайный тип распределения особей в пространстве указывает на однородность и оптимальность условий произрастания, а любые отклонения от него возникают в результате неблагоприятного воздействия различных факторов окружающей среды. Именно в благоприятных условиях существования в центральной части ареала вида, т.е. в экологическом оптимуме вида, были представлены популяции со случайным, а на границе ареалов – с контагиозным типом распределения. В пределах ареала рода по географическому градиенту с севера на юг, в направлении более оптимальных условий произрастания доля популяций со случайным типом распределения особей возрастала, а степень их агрегированности снижалась.

Из этого следует, что, по крайней мере, у видов *Colchicum* s. l. на Русской равнине не столько микрорельеф, микроклимат или другие локальные по проявлению экологические факторы, а именно глобальные градиенты природно-климати-

ческих условий по ареалу вида являются доминирующими в определении типа распределения особей в популяциях. У видов рода, ареал которых охватывает преимущественно горы и предгорья, вероятно, напротив, локальные условия окружающей среды, такие как влажность и богатство почв, в большей мере определяют тип пространственного распределения особей, чем градиенты глобальных природно-климатических факторов. Однако и в этом случае высота над уровнем моря не является лимитирующим фактором для типа распределения особей в популяциях видов *Colchicum*.

В популяциях *C. bulbocodium* subsp. *versicolor*, занимающего самый северный фрагмент ареала рода, в условиях произрастания, выходящих за границы его экологического оптимума, распространение семян на более – менее значительное от родительских особей расстояние, вероятно, становится проблематичным.

Результаты исследования показали, что применение методов выявления пространственной структуры популяций геофитных эфемероидов достаточно эффективно и информативно при проведении работ по экологическому мониторингу их состояния.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

Baddeley A., Rubak E., Turner R. *Turner Spatial Point Patterns: Methodology and Applications with R*. London, CRC Press, 2015. 810 p.

Batista A. P. B., Scolforo H. F., de Mello J. M., Guedes M. C., Terra M. C. N. S., Scalón J. D., Gomide L. R., Scolforo P. G. V., Cook R. L. Spatial association of fruit yield of *Bertholletia excelsa* Bonpl. trees in eastern Amazon. *Forest Ecology and Management*, 2019, vol. 441, pp. 99–105. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.03.043>

Besag J., Diggle J. Simple Monte Carlo tests for spatial pattern. *Applied Statistics*, 1977, vol. 26, iss. 3, pp. 327–333. <https://doi.org/10.2307/2346974>

Brickell C. D. Genus *Colchicum* L., Genus *Merendera* Ramond. In: Davis P. H., ed. *Flora of Turkey and the East Aegean Islands*. Edinburgh, Edinburgh University Press, 1984, vol. 8, pp. 329–360.

Dumacheva E. V., Cherniavskih V. I. Spatial structure and the age spectrum cenopopulations *Medicago* L. in ravine complex of Southern Central Russian upland. *Sovremennye problemy nauki i obrazovaniia*, 2014, iss. 4, article no. 13868 (in Russian).

Elizeário dos Santos L., Vasconcellos Gama J. R., Araújo da Silva A., Gomes da Silva M. Population structure of *Heteropsis* spp. Kunth (Titiça vine) in the Tapajós national forest, Pará-Brazil. *Revista Árvore*, 2019, vol. 43, iss. 6, article no. e430603. <http://dx.doi.org/10.1590/1806-90882019000600003>

Endress B. A., Averett J. P., Steinmetz S., Quaempts E. J. Forgotten forbs: Standard vegetation surveys underrepresent ecologically and culturally important forbs in a threatened grassland ecosystem. *Conservation Science and Practice*, 2022, vol. 4, iss. 10, article no. e12813. <https://doi.org/10.1111/csp2.12813>

Fardeeva M. B. Long-term dynamics of spatial and temporal population structure of *Orchis militaris* L. (Orchidaceae Juss.) *Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*, 2013, vol. 15, no. 3-1, pp. 352–357 (in Russian).

Fardeeva M. B. Spatial heterogeneity of populations of tuber-forming orchids and methods of its study by the example of *Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter. *Ekosistemy*, 2018, no. 16, pp. 75–85 (in Russian).

Fardeeva M. B., Chizhikova N. A., Krasilnikova O. V. Long-term dynamics of the ontogenetic and spatial structure in *Cypripedium calceolus* L. cenopopulations *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta. Seriya Estestvennye Nauki*, 2010, vol. 152, no. 3, pp. 159–173 (in Russian).

Fardeeva M. B., Islamova G. R., Chizhova N. A. Spatial and ontogenetic structure of coenopopulations of *Vaccinium myrtillus* (Ericaceae) on the southern border of the area (Tatarstan Republic). *Rastitelnye resursy*, 2014, vol. 50, iss. 3, pp. 376–397 (in Russian).

Fernández-Habas J., Fernández-Rebollo P., Casado M. R., Moreno A. M. G., Abellanas B. Spatio-temporal analysis of oak decline process in open woodlands: A case study in SW Spain. *Journal of Environmental Management*, 2019, vol. 248, article no. 109308. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2019.109308>

Gauthier P., Pons V., Letourneau A., Kleszczewski M., Papuga G., Thompson J. Combining population monitoring with habitat vulnerability to assess conservation status in populations of rare and endangered plants. *Journal for Nature Conservation*, 2017, vol. 37, pp. 83–95. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2017.03.005>

Gu L., Gong Z., Li W.-z. Spatial patterns and storage composition of woody debris in a natural secondary forest dominated by *Pinus tabulaeformis* on Loess Plateau, China. *Journal of Mountain Science*, 2017, vol. 14, iss. 9, pp. 1839–1851. <https://doi.org/10.1007/s11629-016-4141-x>

Ipatov V. S., Kirikova L. A. *Phytocenology*. Saint Petersburg, Saint Petersburg State University Publ., 1997. 316 p. (in Russian).

Kashin A. S., Petrova N. A., Shilova I. V. State of cenopopulations and morphological variability of *Tulipa gesneriana* (Liliaceae) in the northern Lower Volga region. *Botanicheskii zhurnal*, 2016, vol. 101, no. 12, pp. 1430–1465 (in Russian). <https://doi.org/10.1134/S0006813616120061>

Kiss R., Lukacs K., Godo L., Toth A., Miglecz T., Szel L., Demeter L., Deak B., Valko O. Understanding the effects of weather parameters on the population dynamics of an endangered geophyte supports monitoring efficiency. *Scientific Reports*, 2024, vol. 14, article no. 25974. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-76942-5>

Kondratieva A. O., Parkhomenko A. S., Bogoslov A. V., Shilova I. V., Kashin A. S. Spatial structure of *Globularia bisnagarica* L. (Plantaginaceae, Magnoliopsida) coenopopulations. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2021, no. 1, pp. 35–46. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2021-1-35-46>

Korolyuk A. Yu., Dulepova N. A., Yamalov S. M., Lebedeva M. V., Golovanov Y. M., Zolotareva N. V. Patterns of changes in the composition of petrophytic vegetation in Southern Ural and adjacent territories on a moistening gradient. *Contemporary Problems of Ecology*, 2020, vol. 13, iss. 5, pp. 505–513. <https://doi.org/10.1134/S1995425520050066>

Maciel-Najera J. F., Hernandez-Velasco J., Gonzalez-Elizondo M. S., Hernandez-Díaz J. C., Lopez-Sanchez C. A., Antúnez P., Bailon-Soto C. E., Wehenkel C. Unexpected spatial patterns of natural regeneration in typical uneven-aged mixed pine-oak forests in the Sierra Madre Occidental, Mexico. *Global Ecology and Conservation*, 2020, vol. 23, article no. e01074. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2020.e01074>

Martins A., Freitas H., Costa S. *Corema album*: Unbiased dioecy in a competitive environment. *Plant Biology*, 2017, vol. 19, iss. 5, pp. 824–834. <https://doi.org/10.1111/plb.12584>

Mirkin B. M., Naumova L. G., Solomeshch A. I. *Modern Vegetation Science*. Moscow, Logos, 2001. 264 p. (in Russian).

Oganezova G. G. *Problems of the Genus Colchicum L. Colchicum sensu lato or Colchicum sensu strict in Light of the Categories of Discontinuity and Continuity*. Yerevan, Gitutyun, 2019. 176 p. (in Russian).

Persson K., Petersen G., Hoyo A., Seberg O., Jorgensen T. A phylogenetic analysis of the genus *Colchicum* L. (Colchicaceae) based on sequences from six plastid regions. *Taxon*, 2011, vol. 60, iss. 5, pp. 1349–1365. <https://doi.org/10.1002/tax.605011>

R Core Team R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria, R Foundation for Statistical Computing, 2024. Available at: <http://www.R-project.org/> (accessed December 7, 2024).

Romanova E. P., Alekseeva N. N., Arshinova M. A. *Physical Geography of Continents and Oceans: in 2 vols. Vol. 1: Physical Geography of Continents: in 2 books. Book 1: Differentiation and Development of Land Landscapes on Earth. Europe. Asia*. Moscow, Academy, 2014. 459 p. (in Russian).

Saveliev A. A., Mukharamova S. S., Chizhikova N. A., Pilyugin A. G. *Theory of Spatial Point Processes in Ecology and Natural Resource Management (using the R package)*: Textbook. Kazan, Kazan University Publ., 2014. 146 p. (in Russian).

Schneider E. E., Sánchez Meador A. J., Covington W. W. Reference conditions and historical changes in an unharvested ponderosa pine stand on sedimentary soil. *Restoration Ecology*, 2016, vol. 24, iss. 2, pp. 212–221. <https://doi.org/10.1111/rec.12296>

The Red Data Book of the Russian Federation (Plants and Fungi). Moscow, VNI "Ekologiya", 2024. 944 p. (in Russian).

Uranov A. A., Zaugolnova L. B., Smirnova O. V., Bogdanova A. G., Grigorieva N. M., Egorova V. N., Ermakova I. M., Zhukova L. A., Matveev A. R., Mikhailova N. F., Sugorkina N. S., Cheburaeva A. N. *Plant Cenopopulations (Development and Interactions)*. Moscow, Nauka, 1977. 131 p. (in Russian).

Vakhrusheva L. P. Spacial structure of coenopopulation of *Colchicum ancyrense* in petrophyte steppe of Krasnogvardeyskiy region (Crimea). *Optimization and Protection of Ecosystems*, 2011, iss. 5, pp. 52–57 (in Russian).

Wang M., Zhang S., Chu G. Point pattern analysis of different life stages of *Haloxylon ammodendron* in Desert-oasis Ecotone. *Polish Journal of Environmental Studies*, 2014, vol. 23, iss. 6, pp. 2271–2277. <https://doi.org/10.15244/pjoes/26965>

Zenkina T. E., Bushueva A. D. Features of the spatial structure of the cenopopulation of *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) Bieb. in Elton Natural Park. *Proceedings of the Mordovia State Nature Reserve*, 2020, vol. 25, pp. 321–329 (in Russian).

Zenkina T. E., Ilina V. N. Structure features of *Artemisia salsoloides* Willd. (Asteraceae) coenotic populations in the Samara region. *Samara Journal of Science*, 2017, vol. 6, no 4, pp. 41–47 (in Russian).

Zenkina T. E., Ilina V. N. Features of the spatial and ontogenetic structure of the *Stipa korshinskyi* Roshev. (Poaceae) cenopopulation. *Samara Journal of Science*, 2019, vol. 8, no 1, pp. 26–30 (in Russian). <https://doi.org/10.24411/2309-4370-2019-11103>

Zhou Q., Shi H., Shu X., Xie F., Zhang K., Zhang Q., Dang H. Spatial distribution and interspecific associations in a deciduous broad-leaved forest in north-central China. *Journal of Vegetation Science*, 2019, vol. 30, iss. 6, pp. 1153–1163. <https://doi.org/10.1111/jvs.12805>

Spatial structure of *Colchicum* s. l. (Colchicaceae, Liliopsida) populations in European Russia

A. S. Kashin ^{1✉}, V. S. Epifanov ¹, I. V. Shilova ¹,
S. F. Efimenko ¹, R. A. Murtazaliev ², A. O. Kondratieva ¹

¹ Saratov State University

83 Astrakhanskaya St., Saratov 410012, Russia

² Precaspian Institute of Biological Resources of the Dagestan Federal Research Center,
Russian Academy of Sciences

45 Gadzhieva St., Makhachkala 367000, Russia

Received: December 28, 2025 / revised: January 24, 2025 / accepted: January 27, 2025 / published: October 15, 2025

Abstract: Analysis of the spatial structure of 43 populations of five species of geophytic ephemerals of European Russia, *Colchicum* s. l., was carried out in 2021–2024. The distribution patterns of individuals, displayed by the Ripley function $L(r)-r$, were implemented in the spatstat package for the R programming language. Within the range of the genus, the occurrence frequency of populations with a random distribution type increased from north to south. In *C. laetum* and *C. bulbocodium* subsp. *versicolor*, which have ranges extended along geographic longitude on the Russian Plain, the populations with a contagious type of distribution of individuals were located exclusively along their northern and southern borders. Such a pattern was not observed in the species growing in the North Caucasus and mountainous Crimea. It has been shown that a random type of the spatial distribution of individuals of geophytic ephemerals indicates homogeneity and optimality of growing conditions, and any deviations from it occur as a result of the unfavorable impact of various environmental factors. At least in *Colchicum* species on the Russian Plain, not so much the microrelief, microclimate or other locally manifested environmental factors, but rather the global gradients of natural and climatic conditions across the species' range are dominant in determining the type of the distribution of individuals in populations. In those species of the genus, whose range covers mainly mountains and foothills, on the contrary, local environmental conditions probably determine the distribution type of individuals in space to a greater extent. Altitude above sea level is not a limiting factor for the distribution type of individuals in the populations of *Colchicum* species.

Keywords: spatial structure of populations, limiting factors, *Colchicum* s. l., European Russia

Ethics approval and consent to participate: This work does not contain any studies involving human and animal subjects.

Competing interests: The authors have declared that no competing interests exist.

For citation: Kashin A. S., Epifanov V. S., Shilova I. V., Efimenko S. F., Murtazaliev R. A., Kondratieva A. O. Spatial structure of *Colchicum* s. l. (Colchicaceae, Liliopsida) populations in European Russia. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2025, no. 3, pp. 300–317 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2025-3-300-317>

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

ORCID and e-mail addresses: Alexandr S. Kashin: <https://orcid.org/0000-0002-2342-2172>, kashinas2@yandex.ru; Vladimir S. Epifanov: <https://orcid.org/0009-0007-5229-8151>, epifanov.v2015@yandex.ru; Irina V. Shilova: <https://orcid.org/0000-0002-9828-4229>, schiva1952@yandex.ru; Saveliy F. Efimenko: <https://orcid.org/0009-0007-7828-9499>, savchik.efimenko@mail.ru; Ramazan A. Murtazaliev: <https://orcid.org/0000-0002-2895-213X>, murtazaliev.ra@yandex.ru; Anna O. Kondratieva: <https://orcid.org/0000-0001-5000-8914>, popova.ao@mail.ru.