

Оригинальная статья

УДК 581.5:582.572.2

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2026-2-155-176>

ВЛИЯНИЕ ФАКТОРОВ СРЕДЫ НА МОРФОЛОГИЧЕСКУЮ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОПУЛЯЦИЙ *FRITILLARIA* L. (LILIACEAE, LILIALES) РУССКОЙ РАВНИНЫ

Ю. И. Кулисёва¹, Л. В. Гребенюк¹, Р. Ж. Кожагалиева²,
И. В. Шилова¹, В. Д. Жукова¹, А. С. Кашин¹✉

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

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

² Западно-Казахстанский университет имени М. Утемисова

Республика Казахстан, 090000, г. Уральск, просп. Нурсултан Назарбаев, д. 162

Поступила в редакцию 27.11.2025 г., после доработки 29.12.2025 г., принята 30.12.2025 г., опубликована 30.07.2026 г.

Аннотация. Представлены результаты анализа морфологической изменчивости в популяциях *Fritillaria ruthenica* Wikstr., *F. meleagris* L. и *F. meleagroides* Patrin ex Schult. et Schult. fil., – редких эфемероидов семейства Liliaceae. В 2014 и 2023–2025 гг. исследованы 3 популяции *F. meleagris*, 14 популяций *F. ruthenica* и 21 популяция *F. meleagroides* на территории Владимирской, Самарской, Пензенской, Тамбовской, Воронежской, Саратовской, Волгоградской, Ростовской, Курской областей, Республик Калмыкия и Башкортостан. В каждой популяции измерялись 12 морфологических параметров с 30 растений генеративного состояния. Все три исследованных вида *Fritillaria* характеризуются высоким уровнем внутри- и межпопуляционной морфологической изменчивости. Вклад большинства изученных морфологических признаков в изменчивость оказался статистически значимым ($p < 0.05$). К наиболее ответственным за наблюдаемый паттерн изменчивости *Fritillaria* относятся: высота и диаметр растения, длина, ширина и толщина нижнего листа, диаметр стебля. При оценке взаимосвязи наблюдаемого паттерна изменчивости с переменными окружающей среды были выявлены наиболее значимые климатические факторы. От высоты над уровнем моря паттерн изменчивости *Fritillaria* практически не зависит. Для *F. meleagris* в пределах ареала выявлен тренд уменьшения параметров, наиболее ответственных за характер морфологической изменчивости, с юго-запада на северо-восток. При этом с наблюдаемым паттерном морфологической изменчивости оказались тесно скоррелированными гораздо большее число температурных факторов в сравнении с числом влажностных факторов. Фактически последние значимо сказываются на паттерне изменчивости морфологических признаков только в самый сухой период года. У *F. ruthenica*, в отличие от *F. meleagris*, наиболее скоррелированными с паттерном изменчивости оказались только влажностные факторы, причём при умеренной, а не сильной, как у *F. meleagris*,

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

ORCID и e-mail адреса: Кулисёва Юлия Игоревна: <https://orcid.org/0000-0002-3715-5837>, yulya.kuliseva@mail.ru; Гребенюк Людмила Владимировна: <https://orcid.org/0000-0003-0812-8861>, grebenuk2@yandex.ru; Кожагалиева Рима Жамбуловна: <https://orcid.org/0000-0001-6470-6692>, rabdrakhmanova_7@bk.ru; Шилова Ирина Васильевна: <https://orcid.org/0000-0002-9828-4229>, schiva1952@yandex.ru; Жукова Валерия Даниловна: <https://orcid.org/0009-0000-0971-9765>, zhukovalera2002@yandex.ru; Кашин Александр Степанович: <https://orcid.org/0000-0002-2342-2172>, kashinas2@yandex.ru

© Кулисёва Ю. И., Гребенюк Л. В., Кожагалиева Р. Ж., Шилова И. В., Жукова В. Д., Кашин А. С., 2026

корреляционной зависимости. У *F. meleagroides* очень слабая скоррелированность биоклиматических факторов с паттерном изменчивости. Вероятно, это связано с тем, что, в отличие от двух предыдущих видов, *F. meleagroides* является представителем интразональной растительности, занимая местообитания с высокой увлажнённостью (пойменные луга) в пределах фактически того же ареала, что и *F. ruthenica*, который произрастает на степных участках в регионах с континентальным климатом.

Ключевые слова: *Fritillaria*, морфометрия, изменчивость, влияние факторов среды

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

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Для цитирования. Кулисёва Ю. И., Гребенюк Л. В., Кожажалиева Р. Ж., Шилова И. В., Жукова В. Д., Кашин А. С. Влияние факторов среды на морфологическую изменчивость популяций *Fritillaria* L. (Liliaceae, Liliales) Русской равнины // Поволжский экологический журнал. 2026. № 2. С. 155 – 176. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2026-2-155-176>

ВВЕДЕНИЕ

Сохранение биоразнообразия является одной из ключевых экологических проблем современности. Долговременное антропогенное воздействие на естественную среду стало причиной ускоренной деградации природных экосистем, высоких темпов исчезновения популяций и целых видов, т.е. сокращения видового и генетического разнообразия. Исчезновение видов приводит к потере генофондов, невозможности и непредсказуемой по последствиям для биосферы, что не может не отразиться на устойчивости экосистем, их способности адаптироваться к меняющимся условиям окружающей среды. В настоящее время изучение биоэкологических особенностей редких и ценных растений с целью их сохранения приобретает особую важность (Prokop'ev et al., 2020; Kashin et al., 2024, 2025).

Fritillaria L. – род многолетних травянистых растений семейства Лилейные (Liliaceae Juss.). Это геофильные весенние эфемероиды с одной генерацией листьев и побегов, экологически пластичные ксеромезофиты (Vakhrameeva et al., 1983; Kranjčev, Šešok, 2016; Sapel'nikova, 2020; Tong et al., 2021; Adamipour et al., 2025). В данной работе исследованы три вида, обитающие в пределах Русской равнины: *Fritillaria meleagris* L., *Fritillaria ruthenica* Wikstr., *Fritillaria meleagroides* Patr. ex Schult. et Schult. fil. Они играют важную роль в фитоценозах лугов, разреженных лесов, полей и опушек, влажных степных участков, склонов холмов, зарослей кустарников (Artyushenko, 1979; Csörgő, Frink, 2003; Muldashev et al., 2010; Oprea et al., 2015; Sîrbu et al., 2019; Tatarenko et al., 2022; Shmakov, Anisimov, 2024a, b). Кроме того, растения представляют декоративную ценность и являются источником ценных лекарственных веществ (Muraseva, Novikova, 2018; Tong et al., 2021; Adamipour et al., 2025). Ранее эти три вида были распространены несколько шире, сейчас отмечается снижение их численности. Они включены в ряд региональных Красных книг (Kalashnikova, Il'ina, 2017; Kuzovenko, Plaksina, 2017; Sedova, Torgashkova, 2021), *F. meleagris* и *F. ruthenica* указаны в Красной книге РФ как редкие (охраненный статус 3) (Shmakov, Anisimov, 2024a, b).

Важнейшими аспектами биологии *Fritillaria*, которые обуславливают уязвимость этих растений для факторов внешней среды и сложность исследования популяций, являются затруднённое семенное размножение, связанное с недоразвитостью зародыша и замедленным прорастанием семени (Vakhrameeva et al., 1983; Erst, Erst, 2011; Muraseva, Novikova, 2018; Adamipour et al., 2025), специфика условий среды в период диссеминации и прорастания (затопление территорий), медленный малоизученный онтогенез (генеративный период наступает на 4–5-й год жизни), неэффективное вегетативное размножение (Vakhrameeva et al., 1983; Marković et al., 2021), наличие в жизненном цикле периода покоя (Tatarenko, 2019; Marković et al., 2021; Tatarenko et al., 2022; Adamipour et al., 2025).

Развитие *Fritillaria* происходит ранней весной во время нарастания температур – важнейшего фактора среды, определяющего рост и цветение (Sapel'nikova, 2020). Неглубокое залегание корневой системы *Fritillaria* и, как следствие, использование растениями в основном атмосферной, а не капиллярно-поднимающейся почвенной влаги во многом обуславливает биологию видов и скорость отклика на изменение внешних факторов. Раннее начало вегетации и её сравнительно быстрое завершение позволяют *Fritillaria* избегать конкуренции с более высокими травами и кустарниками, выдерживать затенение (Artyushenko, 1979; Gubanov et al., 2003; Sapel'nikova, 2020; Shmakov, Anisimov, 2024b). Совокупное действие факторов среды определяет экологическую неоднородность условий обитания *Fritillaria* (Sapel'nikova, 2020). Важными для роста и развития являются также почвенно-грунтовые условия, освещённость (затенённость) (Guo et al., 2017), биотические (межвидовая конкуренция в фитоценозе) и антропогенные факторы (пастбищная и рекреационная нагрузка и др.) (Pshegusov et al., 2019). В горах лимитирующим фактором является также высота над уровнем моря (Xu et al., 2014).

Произрастание *Fritillaria* ограничивается множеством антропогенных и естественных факторов (Zhang, Hytteborn, 1985; Ilijanić et al., 1998; Csörgő, Frink, 2003; Muldashev et al., 2010; Kotel'nikova, 2017; Tursynbay et al., 2020; Koljanin et al., 2021; Tatarenko et al., 2022; Shmakov, Anisimov, 2024a, b). В качестве лимитирующих биоэкологических особенностей видов выступают узкая приуроченность к специфическим эдафическим условиям, слабая конкурентоспособность, малочисленность и разрозненность популяций (Kotel'nikova, 2017; Kuzovenko, Plaksina, 2017).

Род характеризуется сложной систематикой, которая продолжает уточняться в ходе исследований последних десятилетий, в том числе и с использованием новых подходов и методов (Ronsted et al., 2005; Huang et al., 2018; Sapel'nikova, 2020; Zhang et al., 2021; Chen et al., 2022; Karimov et al., 2024). В частности, *F. meleagroides* некоторые исследователи рассматривают как слабую расу *F. meleagris* (Elenevsky et al., 2008), поскольку рисунок на листочках околоцветника также шахматный, но менее выраженный, чем у последнего (Oprea et al., 2015). Однако большинство авторов считает таксон отдельным видом. Более того, по результатам байесовского анализа ITS последовательности ядерной рибосомальной ДНК получено консенсусное дерево, в соответствии с которым *F. meleagris* неожиданно оказался эволюционно ближе к *F. ruthenica*, чем к *F. meleagroides* (Huang et al., 2018).

ми и топографическими факторами окружающей среды использовали 19 биоклиматических характеристик и высоту над уровнем моря из открытой базы WorldClim ver. 2.0, рассчитанные по данным метеостанций о температурах и количестве осадков за 1970 – 2000 гг. (разрешение 30") (Fick, Hijmans, 2017). Полученные параметры были спроецированы на плоскость ординации NMDS в виде векторов, указывающих направление наиболее быстрого изменения значений соответствующей переменной (направление градиента) и имеющих длину, пропорциональную корреляции между переменной окружающей среды и осями ординации (сила градиента). Связи переменных окружающей среды и морфометрических параметров с осями ординации были протестированы с использованием перестановочного теста Монте-Карло с последующей коррекцией Холма для множественных сравнений. При оценке связи морфологической изменчивости с климатическими параметрами определяли наиболее влажный и наиболее сухой сезоны в местах произрастания *Fritillaria* на основании данных о среднем количестве осадков за несколько десятилетий (<https://www.pogodaiklimat.ru/climate/>).

Статистический анализ выполнялся с помощью функций из пакета *vegan* в среде R ver. 4.4.1 (Oksanen et al., 2020).

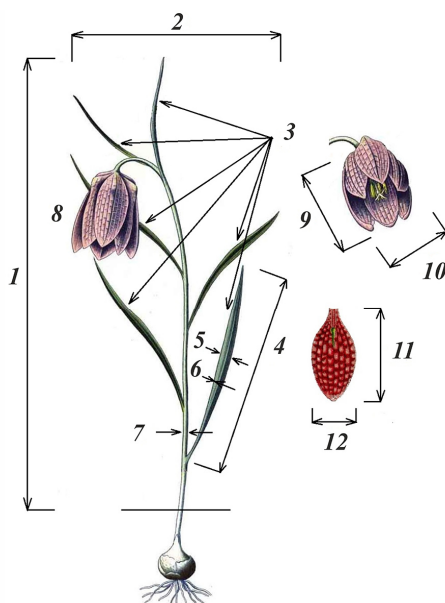


Рис. 2. Морфологические параметры, изменявшиеся у растений *Fritillaria*: 1 – высота растения, 2 – диаметр растения, 3 – количество листьев, 4 – длина нижнего листа, 5 – ширина нижнего листа, 6 – толщина нижнего листа, 7 – диаметр стебля, 8 – количество цветков, 9 – высота цветка, 10 – диаметр цветка, 11 – длина листочка околоцветника, 12 – ширина листочка околоцветника

Fig. 2. Morphological parameters measured in *Fritillaria* plants: 1 – plant height, 2 – plant diameter, 3 – number of leaves, 4 – lower leaf length, 5 – lower leaf width, 6 – lower leaf thickness, 7 – stem diameter, 8 – number of flowers, 9 – flower height, 10 – flower diameter, 11 – tepal length, 12 – tepal width

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

При анализе методом NMDS показано, что в пространстве ординации по морфометрическим параметрам имели широкий разброс точек, соответствующих образцам всех трёх популяций *F. meleagris*. Это указывает на их значительную внутривидовую изменчивость. Однако направления изменчивости у растений исследованных популяций существенно отличались. Так, облако рассеяния точек, соответствующих образцам самой северной из исследованных популяций

вида (PGN из Владимирской области), существенно смещено в правую половину пространства ординации, почти полностью отделяясь от облаков рассеяния точек, соответствующих образцам остальных двух популяций. Облака рассеяния последних двух перекрываются в большей степени. При этом большинство точек, соответствующих образцам популяции CHRM, расположены в верхней левой, а большинство точек, соответствующих образцам популяции MDB, – в нижней левой четверти пространства ординации (рис. 3). Обе эти популяции расположены в Курской области недалеко друг от друга, в то время как от популяции PGN они удалены более чем на 500 км в юго-западном направлении.

В целом вклад большинства изученных морфологических признаков (за исключением числа листьев, количества цветков, высоты цветка, диаметра цветка и ширины листочка околоцветника) в изменчивость оказался статистически значимым (табл. 1). Однако среди всей совокупности признаков выделяются наиболее ответственные за наблюдаемый паттерн изменчивости, для которых корреляция с осями ординации является сильной, значительной или умеренной. К таким параметрам относятся: высота растения ($r^2 = 0.75$), толщина ($r^2 = 0.68$) и длина листа ($r^2 = 0.52$), диаметр растения ($r^2 = 0.41$), ширина листа ($r^2 = 0.33$), диаметр стебля ($r^2 = 0.31$), т.е. абсолютное большинство линейных параметров вегетативных органов и ни одного линейного параметра генеративных органов. При этом северо-восточная популяция PGN уступает остальным двум популяциям, прежде всего, по

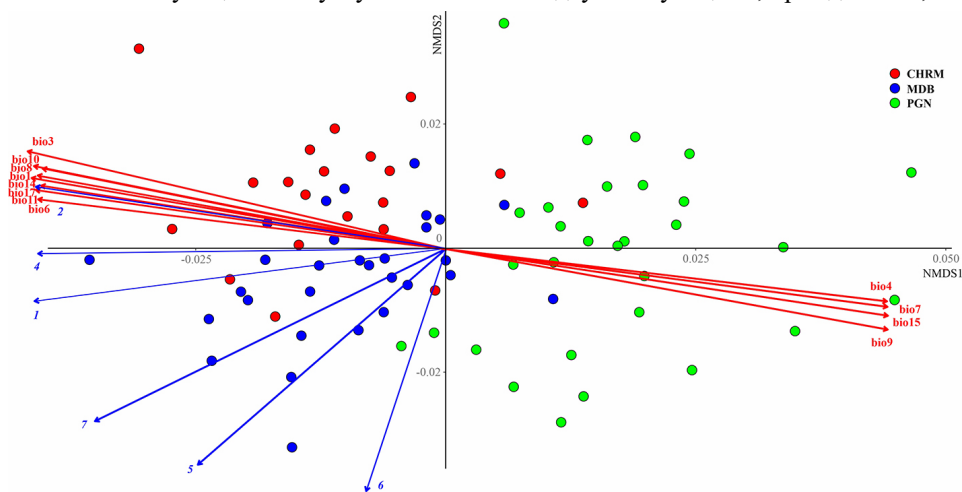


Рис. 3. Диаграмма рассеяния образцов *F. meleagris* по морфологическим параметрам. Каждая точка представляет собой особь. Цвет заливки точки обозначает принадлежность образца к той или иной популяции. → – показаны наиболее значимые биоклиматические параметры ($r^2 > 0.6$, $p = 0.02$); → – показаны морфологические признаки, вносящие наибольший вклад в общую изменчивость ($r^2 > 0.3$, $p = 0.01$)

Fig. 3. Scatterplot of *F. meleagris* accessions by morphological parameters. Each point represents an individual. The fill color of each point indicates the population which the accession belongs to. → indicates the most significant bioclimatic parameters ($r^2 > 0.6$, $p = 0.02$); → indicates the morphological traits that contribute most to the overall variation ($r^2 > 0.3$, $p = 0.01$)

ВЛИЯНИЕ ФАКТОРОВ СРЕДЫ НА МОРФОЛОГИЧЕСКУЮ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

высоте растений, длине листа и диаметру растений, в то время как две популяции из Курской области разделяются между собой в пространстве ординации, прежде всего, по толщине и ширине листа. Таким образом, в целом для *F. meleagris* в пределах ареала выявлен тренд уменьшения параметров, наиболее ответственных за характер морфологической изменчивости, с юго-запада на северо-восток.

Таблица 1. Корреляция морфологических признаков *Fritillaria* с осями ординации

Table 1. Correlation between the morphological characters of *Fritillaria* and ordination axes

Признак / Character	r^2		
	<i>F. meleagris</i>	<i>F. ruthenica</i>	<i>F. meleagroides</i>
Высота растения, см / Plant height, cm	0.7527	0.4153	0.2801
Диаметр растения, см / Plant diameter, cm	0.4104	0.6688	0.6843
Число листьев, шт. / Number of leaves, pcs.	0.0464*	0.2201	0.1369
Длина листа, см / Leaf length, cm	0.5217	0.4714	0.3036
Ширина листа, мм / Leaf width, mm	0.3290	0.4439	0.2724
Толщина листа, мм / Leaf thickness, mm	0.6785	0.5025	0.0920
Диаметр стебля, мм / Stem diameter, mm	0.3066	0.1663	0.3067
Количество цветков, шт. / Number of flowers, pcs.	0*	0.1377	0.0940
Высота цветка, мм / Flower height, mm	0.1110*	0.1021	0.0157
Диаметр цветка, мм / Flower diameter, mm	0.0964*	0.3669	0.1221
Длина листочка околоцветника, мм / Tepal length, mm	0.1520	0.0818	0.0211
Ширина листочка околоцветника, мм / Tepal width, mm	0.0271*	0.2938	0.0712

Примечание. r^2 – корреляция с двумя главными осями изменчивости; * – недостоверные значения ($p \geq 0.05$). Жирным шрифтом выделены наиболее ответственные за наблюдаемый паттерн изменчивости переменные окружающей среды ($r^2 > 0.3$).

Note. r^2 is the correlation with the two main variation axes; insignificant values ($p \geq 0.05$) are marked with *. The environmental variables most responsible for the observed variation pattern ($r^2 > 0.3$) are shown in bold.

Наблюдаемый паттерн морфологической изменчивости имеет статистически значимую связь со всеми переменными окружающей среды, взятыми в анализ ($p < 0.05$) (табл. 2). Отмечается значительная корреляционная зависимость ($r^2 = 0.5 - 0.7$) от подавляющего большинства факторов. При этом паттерн морфологической изменчивости тесно скоррелирован с гораздо большим числом температурных (9), чем с числом влажностных (3) факторов. Фактически последние значимо сказываются на паттерне изменчивости морфологических признаков только в самые сухие периоды года (bio14, bio15, bio17). При этом вдоль первой оси ординации в направлении от популяций, расположенных на юго-западе (из Курской области), к популяции, расположенной на северо-востоке исследованной части ареала вида (из Владимирской области) возрастает действие таких факторов, как сезонность температуры (bio4), среднегодовая амплитуда колебания температуры (bio7), сезонность выпадения осадков (bio15) и средняя температура наиболее сухого квартала (bio9), в то время как действие таких факторов, как изотермальность (bio3), средняя температура наиболее тёплого квартала (bio10), средняя температура наиболее влажного квартала (bio8), среднегодовая температура (bio1), осадки самого сухого месяца (bio14), средняя температура самого холодного квартала (bio11), минимальная температура наиболее холодного месяца (bio6), осадки само-

го сухого квартала (bio17) понижаются. Таким образом, у *F. meleagris* на уменьшении линейных параметров вегетативных органов сказывается, прежде всего, возрастание годовой амплитуды температур и температур в весенне-зимний период (<https://www.pogodaiklimat.ru/climate/>). Преимущественное влияние температурных, а не влажностных факторов на морфологические параметры *F. meleagris* отмечалось и в других исследованиях (Hytteborn et al., 2023). Однако при этом авторы оговаривали, что реакция растений вида на погоду была противоположной во влажных и умеренно влажных частях луга: произрастание особей в условиях менее влажных местообитаний приводило к большей зависимости от температурных факторов.

Таблица 2. Корреляция переменных окружающей среды с наблюдаемым паттерном морфологической изменчивости *Fritillaria*

Table 2. Correlation between the environmental variables and the observed pattern of morphological variation in *Fritillaria*

Переменная окружающей среды / Environmental variable	r^2		
	<i>F. meleagris</i>	<i>F. ruthenica</i>	<i>F. meleagroides</i>
1	2	3	4
Среднегодовая температура (bio1) / Annual mean temperature (bio1)	0.6274	0.0384	0.0682
Среднемесячная суточная амплитуда температуры (bio2) / Mean diurnal range (bio2)	0.5903	0.0376	0.0425
Изотермальность (bio3) / Isothermality (bio3)	0.6332	0.1347	0.0421
Сезонность температуры (коэффициент вариации) (bio4) / Temperature seasonality (coefficient of variation) (bio4)	0.6132	0.1293	0.0004*
Максимальная температура наиболее теплого месяца (bio5) / Maximum temperature of warmest month (bio5)	0.2722	0.1922	0.1026
Минимальная температура наиболее холодного месяца (bio6) / Minimum temperature of coldest month (bio6)	0.6200	0.0855	0.0300
Среднегодовая амплитуда колебания температуры (bio7) / Temperature annual range (bio7)	0.6166	0.1311	0.0019*
Средняя температура наиболее влажного квартала (bio8) / Mean temperature of wettest quarter (bio8)	0.6305	0.2695	0.1105
Средняя температура наиболее сухого квартала (bio9) / Mean temperature of driest quarter (bio9)	0.6278	0.0076*	0.0183
Средняя температура наиболее теплого квартала (bio10) / Mean temperature of warmest quarter (bio10)	0.6305	0.2695	0.1102
Средняя температура самого холодного квартала (bio11) / Mean temperature of coldest quarter (bio11)	0.6229	0.0625	0.0313
Среднегодовые осадки (bio12) / Annual precipitation (bio12)	0.5930	0.3884	0.1132
Осадки самого влажного месяца (bio13) / Precipitation of wettest month (bio13)	0.5648	0.3703	0.1102
Осадки самого сухого месяца (bio14) / Precipitation of driest month (bio14)	0.6259	0.2663	0.0798
Сезонность выпадения осадков (коэффициент вариации) (bio15) / Precipitation seasonality (coefficient of variation) (bio15)	0.6216	0.0864	0.004*
Осадки самого влажного квартала (bio16) / Precipitation of wettest quarter (bio16)	0.3055	0.4260	0.1187

Окончание табл. 2
Table 2. Continuation

1	2	3	4
Осадки самого сухого квартала (bio17) / Precipitation of driest quarter (bio17)	0.6141	0.3402	0.0861
Осадки самого теплого квартала (bio18) / Precipitation of warmest quarter (bio18)	0.3055	0.4260	0.1193
Осадки самого холодного квартала (bio19) / Precipitation of coldest quarter (bio19)	0.5996	0.1434	0.0424
Высота над уровнем моря (elev) / Elevation (elev)	0.5858	0.0594	0.0710

Примечание. r^2 – корреляция с двумя главными осями изменчивости; * – недостоверные значения ($p \geq 0.05$). Жирным шрифтом выделены наиболее ответственные за наблюдаемый паттерн изменчивости переменные окружающей среды: для *F. meleagris* $r^2 > 0.6$, для *F. ruthenica* $r^2 > 0.3$, для *F. meleagroides* $r^2 > 0.1$.

Note. r^2 is the correlation with the two main variation axes; insignificant values ($p \geq 0.05$) are marked with *. The environmental variables most responsible for the variation pattern observed are shown in bold: for *F. meleagris* $r^2 > 0.6$, for *F. ruthenica* $r^2 > 0.3$, for *F. meleagroides* $r^2 > 0.1$, respectively.

В пространстве ординации по морфометрическим параметрам облака рассеяния всех популяций *F. ruthenica* имели широкий разброс точек, соответствующих их образцам, демонстрируя значительную изменчивость как на внутри-, так и на межпопуляционном уровне (рис. 4). Фактически образцы всех исследованных по-

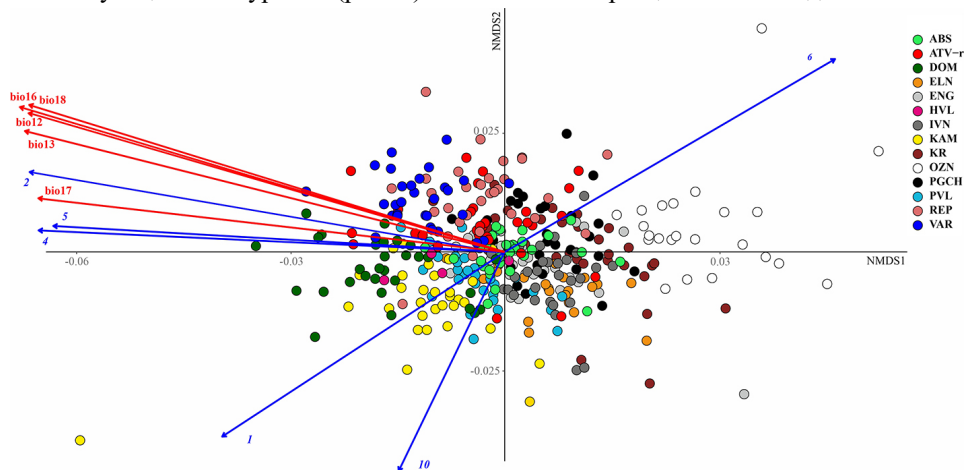


Рис. 4. Диаграмма рассеяния образцов *F. ruthenica* по 12 морфологическим параметрам. Каждая точка представляет собой особь. Цвет заливки точки обозначает принадлежность образца к той или иной популяции. → – показаны наиболее значимые биоклиматические параметры ($r^2 > 0.3$, $p = 0.02$); → – показаны морфологические признаки, вносящие наибольший вклад в общую изменчивость ($r^2 > 0.3$, $p = 0.01$)

Fig. 4. Scatterplot of *F. ruthenica* accessions by 12 morphological parameters. Each point represents an individual. The fill color of each point indicates the population which the accession belongs to. → indicates the most significant bioclimatic parameters ($r^2 > 0.3$, $p = 0.02$); → indicates the morphological traits that contribute most to the overall variation ($r^2 > 0.3$, $p = 0.01$)

пуляций данного вида в области ординации образуют одно общее облако рассеяния. Только в правой части пространства ординации достаточно обособленно расположено облако рассеяния, соответствующее образцам самой юго-восточной популяции из Озинского района Саратовской области (OZN). Левее вдоль первой оси ближе к центральной части области ординации, почти не пересекая вторую ось, расположились точки, соответствующие образцам остальных левобережных популяций Саратовской области (ENG, IVN, PGCH). Центральную часть области ординации занимают облака рассеяния точек, соответствующих образцам из популяций, расположенных в Правобережье Волги по Приволжской возвышенности (ABS, HVL, KR, ATV-г, ELN). Преимущественно левее второй оси ординации расположились точки, соответствующие образцам из популяций, расположенных на западе исследованной части ареала (VAR, PVL и REP).

Таким образом, облака рассеяния популяций расположились вдоль первой оси пространства ординации справа налево преимущественно по географическому долготному градиенту с востока на запад. Исключение составляют только популяции DOM и KAM. Первая из них расположена на крайнем северо-востоке исследованной части ареала, а вторая – на севере Саратовского Заволжья. Несмотря на то что обе популяции находятся в Левобережном Заволжье, они занимают местообитания в пойменных лесах (в пойме рек Самара и Большой Иргиз соответственно). Вероятно, с этим и связано то, что в области ординации облака рассеяния точек, соответствующих образцам этих популяций, расположились ближе к облакам рассеяния, соответствующим образцам из западных популяций Прихопёрья и Придонья. Известно, что преимущественно вид произрастает по остепнённым местообитаниям (степные и луговые склоны, остепнённые пойменные луга) (Shmakov, Anisimov, 2024b).

Все морфологические признаки внесли статистически значимый вклад в наблюдаемый паттерн изменчивости (см. табл. 1). Наиболее скоррелированными с осями ординации оказались те же, что и в случае с образцами *F. meleagris*, линейные признаки вегетативных органов: диаметр растения ($r^2 = 0.67$), толщина ($r^2 = 0.50$), длина ($r^2 = 0.47$) и ширина ($r^2 = 0.44$) листа, высота растения ($r^2 = 0.42$). Диаметр цветка ($r^2 = 0.37$) был единственным признаком генеративных органов, скоррелированным с осями ординации.

Практически все биоклиматические параметры, кроме средней температуры наиболее сухого квартала (bio9), имеют статистически значимую связь с наблюдаемым паттерном морфологической изменчивости *F. ruthenica* ($p < 0.05$) (см. табл. 2). Однако, в отличие от *F. meleagris*, паттерн изменчивости наиболее скоррелирован только с влажностными факторами, причём, в отличие от *F. meleagris*, при умеренной, а не сильной корреляционной зависимости ($r^2 = 0.3 - 0.5$). Это такие факторы, как среднегодовое количество осадков (bio12), сумма осадков самого влажного месяца (bio13), самого влажного (bio16), самого сухого (bio17) и самого теплого (bio18) кварталов. Таким образом, лимитирующими для направления паттерна морфологической изменчивости у *F. ruthenica* являются, прежде всего, количество осадков, особенно в весенние и летние месяцы. При этом основные линейные морфологические признаки увеличиваются в направлении усиления действия этих факторов. Это заключение не является неожиданным, так как в пределах Русской

равнины ареал *F. ruthenica* охватывает регионы с гораздо более континентальным климатом в сравнении с ареалом *F. meleagris*. При этом места произрастания последнего характеризуются высокой увлажнённой (сырые луга и травянистые болота), в то время как места произрастания *F. ruthenica* характеризуются пониженным увлажнением (степные и луговые склоны, остепнённые пойменные луга) (Shmakov, Anisimov, 2024a, b). Только в условиях дефицита почвенной влаги существенную роль на морфологическую изменчивость *F. meleagris* начинают играть температурные факторы (Csörgő, Frink, 2003).

Все популяции *F. meleagroides* в области ординации имеют ещё более широкий разброс точек, соответствующих образцам данного вида, чем популяции *F. ruthenica*. Они образуют общее облако рассеяния. При этом межпопуляционная изменчивость в целом выражена у данного вида гораздо слабее, чем внутривидовая (рис. 5, 6).

Вклад всех изученных морфологических признаков в изменчивость оказался статистически значимым (см. табл. 1). Среди них наиболее ответственными за наблюдаемый паттерн изменчивости параметрами, демонстрирующими значительную и умеренную корреляцию, являются: диаметр растения ($r^2 = 0.68$), диаметр стебля ($r^2 = 0.31$), длина листа ($r^2 = 0.30$).

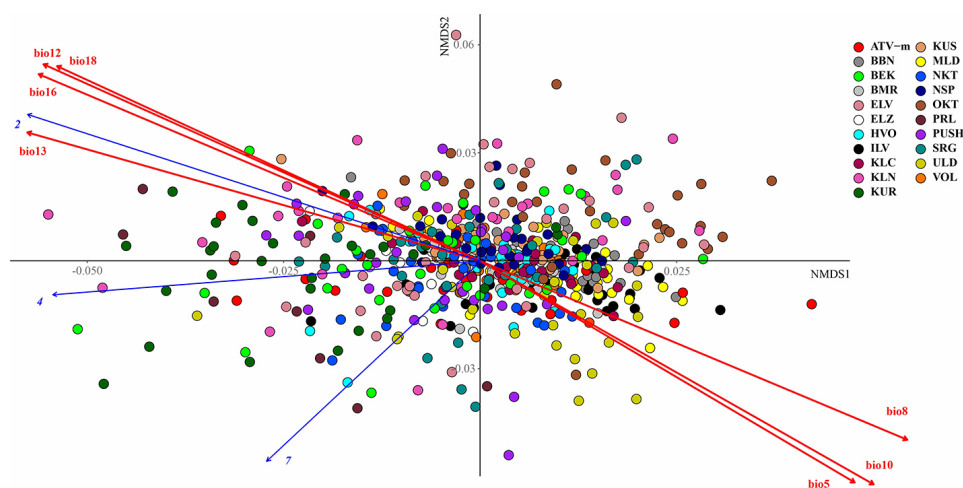


Рис. 5. Диаграмма рассеяния образцов *F. meleagroides* по 12 морфологическим параметрам. Каждая точка представляет собой особь. Цвет заливки точки обозначает принадлежность образца к той или иной популяции. → – наиболее значимые биоклиматические параметры ($r^2 > 0.1$, $p = 0.02$); → – морфологические признаки, вносящие наибольший вклад в общую изменчивость ($r^2 > 0.3$, $p = 0.01$). Морфологические признаки указаны числами в соответствии с обозначениями на рис. 2

Fig. 5. Scatterplot of *F. meleagroides* accessions by 12 morphological parameters. Each point represents an individual. The fill color of each point indicates the population which the accession belongs to. → indicates the most significant bioclimatic parameters ($r^2 > 0.1$, $p = 0.02$); → indicates the morphological traits that contribute most to the overall variation ($r^2 > 0.3$, $p = 0.01$). Morphological traits are indicated by numbers in accordance with the designations in Fig. 2

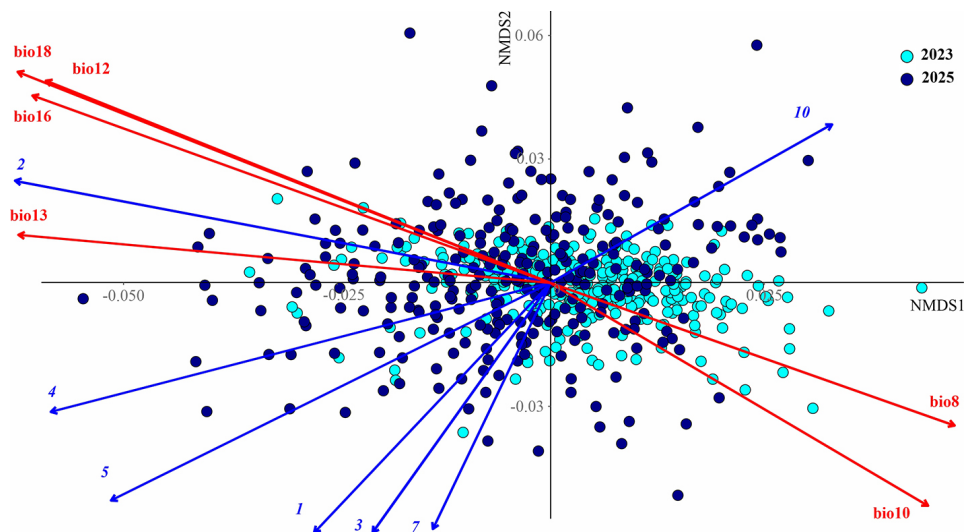


Рис. 6. Диаграмма рассеяния образцов *F. meleagroides* по морфологическим параметрам при наблюдении в 2023 и 2025 гг. Каждая точка представляет собой особь. Цвет заливки точки обозначает принадлежность образца к тому или иному году исследования. → – наиболее значимые биоклиматические параметры ($r^2 > 0.1$, $p = 0.02$); → – морфологические признаки, вносящие наибольший вклад в общую изменчивость ($r^2 > 0.1$, $p = 0.012$). Морфологические признаки указаны числами в соответствии с обозначениями на рис. 2

Fig. 6. Scatterplot of *F. meleagroides* accessions by morphological parameters observed in 2023 and 2025. Each point represents an individual. The fill color of each point indicates the year which the accession was studied in. → indicates the most significant bioclimatic parameters ($r^2 > 0.1$, $p = 0.02$); → indicates the morphological traits that contribute most to the overall variation ($r^2 > 0.1$, $p = 0.012$). Morphological traits are indicated by numbers in accordance with the designations in Fig. 2

Паттерн изменчивости морфологических признаков имеет статистически значимую связь с большей частью биоклиматических переменных. Но максимальные значения коэффициента детерминации (r^2) составили всего 0.10 – 0.12, причём только для части климатических показателей: максимальная температура наиболее теплого месяца (bio5), средняя температура наиболее влажного (bio8) и наиболее теплого (bio10) кварталов; среднегодовое количество осадков (bio12), осадков самого влажного месяца (bio13), самого влажного (bio16) и самого теплого (bio18) кварталов (см. табл. 2). Следовательно, корреляция между паттерном морфологической изменчивости и факторами среды у *F. meleagroides* очень слабая. Вероятно, это связано с тем, что, в отличие от двух предыдущих видов, *F. meleagroides* является представителем интразональной растительности, занимая местообитания с высокой увлажнённостью (пойменные луга) в пределах фактически того же ареала, что и *F. ruthenica*, который произрастает на остепнённых участках в регионах с умеренно континентальным климатом. Условия зонального климата и почв в местах произрастания *F. meleagroides* нивелируются или смягчаются повышенной

ВЛИЯНИЕ ФАКТОРОВ СРЕДЫ НА МОРФОЛОГИЧЕСКУЮ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

влажностью почвы и воздуха и почвенным плодородием (из-за отложений наилка). На это косвенно указывает и то, что характер морфологической изменчивости *F. meleagroides* не определяется такими факторами среды, как сезонность температуры (коэффициент вариации) (bio4), среднегодовая амплитуда колебания температуры (bio7) и сезонность выпадения осадков (коэффициент вариации) (bio15) ($p = 1.00$) (см. табл. 2).

В пользу справедливости этого заключения говорит и то, что облака рассеяния точек, соответствующих образцам из популяций, исследованных в 2023 г. преимущественно в юго-западной части ареала, – из Волгоградской, Ростовской, Воронежской областей и Республики Калмыкия, – и точек, соответствующих образцам из популяций, исследованных в 2025 г. преимущественно в северо-восточной части ареала, – из Пензенской, Самарской, Тамбовской областей и Республики Башкортостан, – фактически полностью совпадают при очевидности разных погодных условий этих лет и разных природно-климатических условий районов исследования (см. рис. 6). При этом корреляция между факторами среды и паттерном морфологической изменчивости была либо недостоверной, либо очень слабой (табл. 3).

Таблица 3. Корреляция переменных окружающей среды с наблюдаемым паттерном морфологической изменчивости *F. meleagroides* по наблюдениям 2023 и 2025 гг.

Table 3. Correlation between the environmental variables and the observed pattern of morphological variation in *F. meleagroides* based on our observations in 2023 and 2025

Переменная окружающей среды / Environmental variable	r^2	p -value
1	2	3
Среднегодовая температура (bio1) / Annual mean temperature (bio1)	0.0642	0.020
Среднемесячная суточная амплитуда температуры (bio2) / Mean diurnal range (bio2)	0.0413	0.020
Изотермальность (bio3) / Isothermality (bio3)	0.0403	0.020
Сезонность температуры (коэффициент вариации) (bio4) / Temperature seasonality (coefficient of variation) (bio4)	0.0001	1.000
Максимальная температура наиболее теплого месяца (bio5) / Maximum temperature of warmest month (bio5)	0.0980	0.020
Минимальная температура наиболее холодного месяца (bio6) / Minimum temperature of coldest month (bio6)	0.0280	0.020
Среднегодовая амплитуда колебания температуры (bio7) / Temperature annual range (bio7)	0.0017	1.000
Средняя температура наиболее влажного квартала (bio8) / Mean temperature of wettest quarter (bio8)	0.1067	0.020
Средняя температура наиболее сухого квартала (bio9) / Mean temperature of driest quarter (bio9)	0.0204	0.020
Средняя температура наиболее теплого квартала (bio10) / Mean temperature of warmest quarter (bio10)	0.1048	0.020
Средняя температура самого холодного квартала (bio11) / Mean temperature of coldest quarter (bio11)	0.0292	0.020
Среднегодовые осадки (bio12) / Annual precipitation (bio12)	0.1099	0.020
Осадки самого влажного месяца (bio13) / Precipitation of wettest month (bio13)	0.1097	0.020
Осадки самого сухого месяца (bio14) / Precipitation of driest month (bio14)	0.0777	0.020
Сезонность выпадения осадков (коэффициент вариации) (bio15) / Precipitation seasonality (coefficient of variation) (bio15)	0.0042	0.879
Осадки самого влажного квартала (bio16) / Precipitation of wettest quarter (bio16)	0.1152	0.020
Осадки самого сухого квартала (bio17) / Precipitation of driest quarter (bio17)	0.0835	0.020

Окончание табл. 3
Table 3. Continuation

1	2	3
Осадки самого тёплого квартала (bio18) / Precipitation of warmest quarter (bio18)	0.1158	0.020
Осадки самого холодного квартала (bio19) / Precipitation of coldest quarter (bio19)	0.0407	0.020
Высота над уровнем моря (elev) / Elevation (elev)	0.0629	0.020

Примечание. r^2 – корреляция с двумя главными осями изменчивости; p -value – уровень значимости; значения $r^2 > 0.1$ выделены жирным шрифтом

Note. r^2 is the correlation with the two main axes of variation; p -value is the significance level; values of $r^2 > 0.1$ are shown in bold.

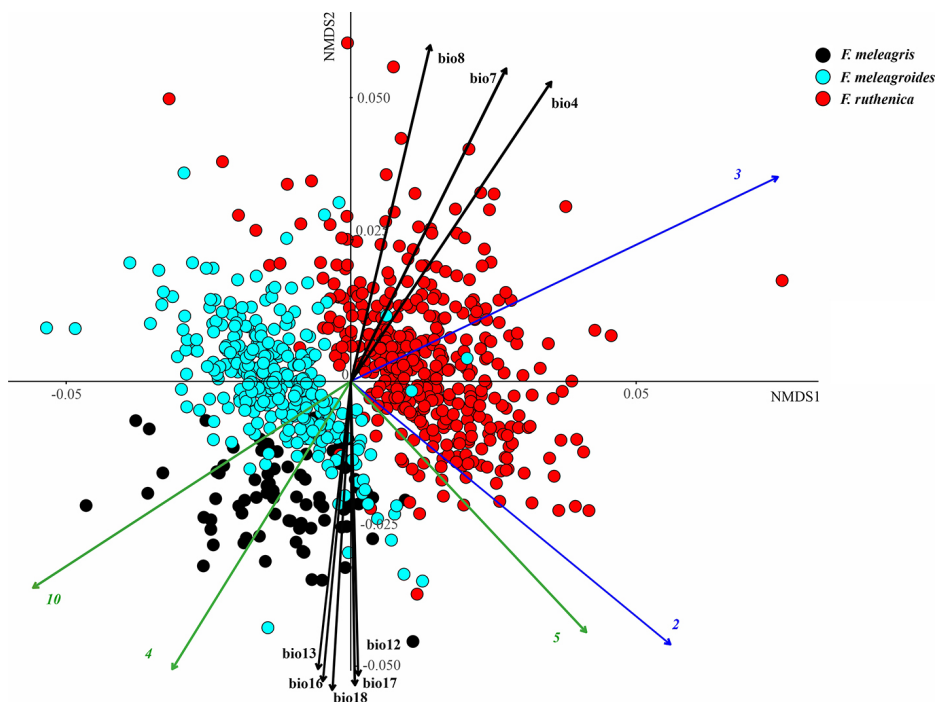


Рис. 7. Диаграмма рассеяния образцов трёх видов *Fritillaria* по 12 морфологическим параметрам. Каждая точка представляет собой особь. Цвет заливки точки обозначает принадлежность образца к определённому виду. → – наиболее значимые биоклиматические параметры ($r^2 > 0.3$, $p = 0.02$). Стрелками других цветов обозначены морфологические признаки, вносящие наибольший вклад в общую изменчивость ($p = 0.012$): → – признаки с $r^2 > 0.7$; → – признаки с $r^2 = 0.3 - 0.7$. Морфологические признаки указаны числами в соответствии с обозначениями на рис. 2

Fig. 7. Scatterplot of three *Fritillaria* species by 12 morphological parameters. Each point represents an individual. The fill color of each plot indicates the species which the accession belongs to. → indicates the most significant bioclimatic parameters ($r^2 > 0.3$, $p = 0.02$). Arrows of other colors indicate morphological traits that contribute most to the overall variation ($p = 0.012$): → – traits with $r^2 > 0.7$; → – traits with $r^2 = 0.3-0.7$. Morphological traits are indicated by numbers in accordance with the designations in Fig. 2

ВЛИЯНИЕ ФАКТОРОВ СРЕДЫ НА МОРФОЛОГИЧЕСКУЮ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

При ординации точек, соответствующих образцам из популяций всех трёх исследованных видов, показано, что облако рассеяния образцов *F. meleagris* хорошо отделено от соответствующего облака *F. ruthenica*, в то время как облако рассеяния образцов *F. meleagroides* не полностью отделено от облака рассеяния образцов *F. ruthenica*, и в ещё меньшей мере от облака рассеяния образцов *F. meleagris*. В области ординации облако рассеяния образцов *F. meleagroides* занимает промежуточное положение между облаками рассеяния образцов остальных двух видов (рис. 7).

Основной вклад в морфологическую изменчивость вносят число листьев и диаметр растения и в меньшей мере – диаметр цветка, длина и ширина листа (табл. 4). При этом наибольший вклад в паттерн межвидовой морфологической изменчивости вносят почти исключительно влажностные биоклиматические факторы (bio12, bio13, bio16, bio17, bio18), сезонность и амплитуда температур при средней силе корреляции (табл. 5).

Таблица 4. Корреляция морфологических признаков *Fritillaria* с осями ординации
Table 4. Correlation between the morphological characters of *Fritillaria* and ordination axes

Признак / Character	r^2	p -value
Высота растения, см / Plant height, cm	0.2712	0.012
Диаметр растения, см / Plant diameter, cm	0.7626	0.012
Число листьев, шт. / Number of leaves, pcs.	0.7206	0.012
Длина листа, см / Leaf length, cm	<i>0.3582</i>	0.012
Ширина листа, мм / Leaf width, mm	<i>0.3284</i>	0.012
Толщина листа, мм / Leaf thickness, mm	0.1605	0.012
Диаметр стебля, мм / Stem diameter, mm	0.0073	0.062*
Количество цветков, шт. / Number of flowers, pcs.	0.2412	0.012
Высота цветка, мм / Flower height, mm	0.1330	0.012
Диаметр цветка, мм / Flower diameter, mm	<i>0.3364</i>	0.012
Длина листочка околоцветника, мм / Tepal length, mm	0.2665	0.012
Ширина листочка околоцветника, мм / Tepal width, mm	0.2405	0.012

Примечание. r^2 – корреляция с двумя главными осями изменчивости; p -value – уровень значимости. Значения $r^2 > 0.3$ выделены жирным шрифтом ($r^2 > 0.7$) и курсивом ($r^2 = 0.3 - 0.7$); * – недостоверные значения ($p \geq 0.05$).

Note. r^2 is the correlation with the two main variation axes; p -value is the significance level. Values of $r^2 > 0.3$ are highlighted in bold ($r^2 > 0.7$) and italics ($r^2 = 0.3 - 0.7$); insignificant values ($p \geq 0.05$) are marked with *.

Таким образом, из вышеприведённого анализа следует, что самая сильная корреляция между паттерном морфологической изменчивости и биоклиматическими факторами, причём преимущественно с температурными факторами, наблюдается у *F. meleagris*. Более слабая и значимая исключительно по влажностным биоклиматическим факторам корреляция выявлена у *F. ruthenica*. Очень слабая, но с большим числом температурных и влажностных факторов, связь обнаружена у *F. meleagroides*. Вероятно, это связано с тем, что *F. meleagris* занимает переувлажнённые места в северной части общего родового ареала, где температурные факторы оказываются более лимитирующими, чем влажностные, причём они находятся в сильной корреляции с паттерном морфологической изменчивости.

F. ruthenica произрастает в более континентальных районах с засушливым климатом, поэтому лимитирующими оказываются, прежде всего, влажностные факторы. *F. meleagroides* занимает фактически тот же ареал, что и *F. ruthenica*, но в местобитаниях с высокой увлажнённостью (Orgea et al., 2015), что смягчает действие как температурных, так и влажностных биоклиматических факторов.

Таблица 5. Корреляция переменных окружающей среды с наблюдаемым паттерном морфологической изменчивости *Fritillaria*

Table 5. Correlation between the environmental variables and the observed pattern of morphological variation in *Fritillaria*

Переменная окружающей среды / Environmental variable	r^2	p -value
Среднегодовая температура (bio1) / Annual mean temperature (bio1)	0.1350	0.02
Среднемесячная суточная амплитуда температуры (bio2) / Mean diurnal range (bio2)	0.1620	0.02
Изотермальность (bio3) / Isothermality (bio3)	0.1957	0.02
Сезонность температуры (коэффициент вариации) (bio4) / Temperature seasonality (coefficient of variation) (bio4)	0.3491	0.02
Максимальная температура наиболее теплого месяца (bio5) / Maximum temperature of warmest month (bio5)	0.2227	0.02
Минимальная температура наиболее холодного месяца (bio6) / Minimum temperature of coldest month (bio6)	0.2089	0.02
Среднегодовая амплитуда колебания температуры (bio7) / Temperature annual range (bio7)	0.3030	0.02
Средняя температура наиболее влажного квартала (bio8) / Mean temperature of wettest quarter (bio8)	0.3678	0.02
Средняя температура наиболее сухого квартала (bio9) / Mean temperature of driest quarter (bio9)	0.0261	0.02
Средняя температура наиболее теплого квартала (bio10) / Mean temperature of warmest quarter (bio10)	0.2396	0.02
Средняя температура самого холодного квартала (bio11) / Mean temperature of coldest quarter (bio11)	0.2071	0.02
Среднегодовые осадки (bio12) / Annual precipitation (bio12)	0.3429	0.02
Осадки самого влажного месяца (bio13) / Precipitation of wettest month (bio13)	0.3816	0.02
Осадки самого сухого месяца (bio14) / Precipitation of driest month (bio14)	0.2988	0.02
Сезонность выпадения осадков (коэффициент вариации) (bio15) / Precipitation seasonality (coefficient of variation) (bio15)	0.1437	0.02
Осадки самого влажного квартала (bio16) / Precipitation of wettest quarter (bio16)	0.3948	0.02
Осадки самого сухого квартала (bio17) / Precipitation of driest quarter (bio17)	0.3057	0.02
Осадки самого теплого квартала (bio18) / Precipitation of warmest quarter (bio18)	0.3800	0.02
Осадки самого холодного квартала (bio19) / Precipitation of coldest quarter (bio19)	0.1752	0.02
Высота над уровнем моря (elev) / Elevation (elev)	0.0536	0.02

Примечание. r^2 – корреляция с двумя главными осями изменчивости; p -value – уровень значимости. Значения $r^2 > 0.3$ выделены жирным шрифтом.

Note. r^2 is the correlation with the two main variation axes; p -value is the significance level. Values $r^2 > 0.3$ are shown in bold.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Все три исследованных вида *Fritillaria* характеризуются высоким уровнем внутри- и межпопуляционной морфологической изменчивости. Вклад большинства изученных морфологических признаков в изменчивость оказался статистиче-

ски значимым ($p < 0.05$). К наиболее ответственному за наблюдаемый паттерн изменчивости *Fritillaria* относятся: высота и диаметр растения, длина, ширина и толщина нижнего листа, диаметр стебля. При оценке взаимосвязи наблюдаемого паттерна изменчивости с переменными окружающей среды были выявлены наиболее значимые климатические факторы. От высоты над уровнем моря паттерн изменчивости *Fritillaria* практически не зависит.

Для *F. meleagris* в пределах ареала выявлен тренд уменьшения параметров, наиболее ответственных за характер морфологической изменчивости, с юго-запада на северо-восток. При этом с наблюдаемым паттерном морфологической изменчивости оказались тесно скоррелированными гораздо большее число температурных факторов в сравнении с числом влажностных факторов. Фактически последние значимо сказываются на паттерне изменчивости морфологических признаков только в самый сухой период года.

У *F. ruthenica* практически все биоклиматические параметры имеют статистически значимую связь с наблюдаемым паттерном морфологической изменчивости. Однако, в отличие от *F. meleagris*, наиболее скоррелированными с паттерном изменчивости оказались только влажностные факторы, причём при умеренной, а не сильной, как у *F. meleagris*, корреляционной зависимости. Таким образом, лимитирующим для направления паттерна морфологической изменчивости у *F. ruthenica* является, прежде всего, количество осадков, особенно в весенние и летние месяцы. Это связано, вероятно, с тем, что в пределах Русской равнины ареал *F. ruthenica* охватывает регионы с гораздо более континентальным климатом в сравнении с *F. meleagris*. Кроме того, места произрастания последнего характеризуются переувлажнённостью (сырые луга и травянистые болота), в то время как места произрастания *F. ruthenica* характеризуются пониженным увлажнением (степные и луговые склоны, остепнённые пойменные луга).

У *F. meleagroides* большая часть биоклиматических переменных имеет статистически значимую связь с наблюдаемым паттерном морфологической изменчивости. Однако низкие значения коэффициента детерминации для всех проанализированных биоклиматических параметров говорят об очень слабой их скоррелированности с паттерном изменчивости. Вероятно, это связано с тем, что, в отличие от двух предыдущих видов, *F. meleagroides* является представителем интразональной растительности, занимая местообитания с высокой увлажнённостью (пойменные луга) в пределах фактически того же ареала, что и *F. ruthenica*, который произрастает на степных участках в регионах с континентальным климатом.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

- Adamipour N., Nazari F., Teixeira da Silva J. A. Genetics and Breeding of *Fritillaria* spp. In: Wani M. A., Al-Khayri J. M., Jain S. M., eds. *Breeding of Ornamental Crops: Bulbous Flowers. Vol. 5. Advances in Plant Breeding Strategies*. Cham, Springer Nature Switzerland AG, 2025, pp. 343–380. https://doi.org/10.1007/978-3-031-77900-8_9
- Artyushenko Z. T. Genus 16. *Fritillaria* L. In: Fedorov A. A., ed. *Flora of the European part of the USSR*. Leningrad, Nauka, 1979, vol. 4, pp. 236–237 (in Russian).

Chen Q., Hu H., Zhang D. DNA barcoding and phylogenomic analysis of the genus *Fritillaria* in China based on complete chloroplast genomes. *Frontiers in Plant Science*, 2022, vol. 13, art. 764255. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.764255>

Csergő A.-M., Frink J.-P. Some phytocoenological and population structure features of *Fritillaria meleagris* L. in the upper Şard valley (Cluj county, Romania). *Contribuții Botanice*, 2003, iss. XXXVIII, pp. 163–172.

Elenevsky A. G., Bulany Yu. I., Radygina V. I. *Summary of the Flora of the Saratov Region*. Saratov, ITs “Nauka”, 2008. 62 p. (in Russian).

Erst A. A., Erst A. S. In vitro propagation of rare plant *Fritillaria dagana* Turcz. ex Trautv. from bulb scales. *Turczaninowia*, 2011, vol. 14, no. 4, pp. 90–93 (in Russian).

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

Gubanov I. A., Kiseleva K. V., Novikov V. S., Tikhomirov V. N. *Illustrated Guide to Plants of Central Russia. Vol. 1. Ferns, Horsetails, Licopsids, Gymnosperms, Angiosperms (Monocots)*. Moscow, KMK Scientific Press, 2003. 458 p. (in Russian).

Guo H., Shi F., Wu C., Xu B., Wu Y., Wu N. Biomass and morphology responses of *Fritillaria unibracteata* to Shading and Warming. *Applied Ecology and Environmental Sciences*, 2017, vol. 5, no. 1, pp. 19–23. <https://doi.org/10.12691/aees-5-1-3>

Hyttborn H., Carlsson B. Å., Svensson B. M., Zhang L., Rydin H. Spatial heterogeneity ensures long-term stability in vegetation and *Fritillaria meleagris* flowering in Uppsala Kungsäng, a semi-natural meadow. *PLoS ONE*, 2023, vol. 18, iss. 3, art. e0282116. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0282116>

Huang J., Yang L.-Q., Yu Y., Liu Y.-M., Xie D.-F., Li J., He X.-J., Zhou S.-D. Molecular phylogenetics and historical biogeography of the tribe Lilieae (Liliaceae): Bidirectional dispersal between biodiversity hotspots in Eurasia. *Annals of Botany*, 2018, vol. 122, iss. 7, pp. 1245–1262. <https://doi.org/10.1093/aob/mcy138>

Ilijanić L., Stančić Z., Topić J., Šegulja N. Distribution and phytosociological relationships of snake's-head (*Fritillaria meleagris* L.) in Croatia. *Acta Botanica Croatica*, 1998, vol. 57, pp. 65–88.

Kalashnikova O. V., Il'ina V. N. *Fritillaria ruthenica* Wikstr. In: *Red Data Book of the Samara Region. Vol. 1. Rare species of plants and fungi*. Samara, Samara State Regional Academy (Nayanova) Publ., 2017, pp. 147 (in Russian).

Karimov B., Asatulloev T., Buxorov G., Turginov O., Nuralieva N., Azimova D., Tojibaev K., Yusupov Z. Analysis of chloroplast genomes of ten central Asian *Fritillaria* species and their phylogenetic relationships. *Nordic Journal of Botany*, 2024, iss. 12, art. e04413. <https://doi.org/10.1111/njb.04413>

Kashin A. S., Shilova I. V., Parkhomenko A. S. Implementation of an integrated approach to studying and preserving the biodiversity of rare plant species at the Saratov State University Botanical Garden. *Proceedings of the RAS Ufa Scientific Centre*, 2024, no. 4, pp. 112–119 (in Russian). <https://doi.org/10.31040/2222-8349-2024-0-4-112-119>

Kashin A. S., Epifanov V. S., Shilova I. V., Efimenko S. F., Murtazaliev R. A., Konratieva 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>

Koljanin D., Milanović Đ., Stupar V. New data on the distribution and threat status of three rare spring geophytes from Bosnia and Herzegovina. *Phytologia Balcanica*, 2021, vol. 27, no. 1, pp. 107–114.

Kotel'nikova M. G. Assessment of the variability of bioecological indicators of *Fritillaria meleagroides* Partin ex Schult. et Schult. fil. in model biotopes of the Krasnosamarsky forestry. *Problems of Botany of South Siberia and Mongolia*, 2017, vol. 16, no. 1, pp. 121–126 (in Russian).

Kranjčev R., Šešok D. A revision of the genus *Fritillaria* (Liliaceae) in Croatia. *Natura Croatica*, 2016, iss. 2, pp. 185–212.

Kritskaya T. A., Kondratieva A. O., Kuliseva Yu. I., Kashin A. S. Genetic and morphological conservatism of *Calophaca wolgarica* (Fabaceae), a paleoendemic species of the Southern East European Plain. *Turczaninowia*, 2025, vol. 28, no. 4, pp. 52–67. <https://doi.org/10.14258/turczaninowia.28.4.7>

Kuzovenko O. A., Plaksina T. I. *Fritillaria meleagroides* Patr. ex Schult. et Schult. fil. In: *Red Data Book of the Samara Region. Vol. 1. Rare species of plants and fungi*. Samara, Samara State Regional Academy (Nayanova) Publ., 2017, pp. 146 (in Russian).

Marković M., Momčilov M. T., Uzelac B., Jevremović S., Subotić A. Bulb dormancy in vitro *Fritillaria meleagris*: Initiation, release and physiological parameters. *Plants*, 2021, vol. 10, no. 5, pp. 1–15. <https://doi.org/10.3390/plants10050902>

Muldashev A. A., Maslova N. V., Galeeva A. Kh., Elizar'eva O. A., Abramova L. M. Characteristics of the populations of *Fritillaria meleagroides* (Liliaceae) in the Cis-Urals region of the Republic of Bashkortostan. *Izvestia Orenburg State Agrarian University*, 2010, no. 3 (27), pp. 205–207 (in Russian).

Muraseva D. S., Novikova T. I. In vitro culture induction of the rare species *Fritillaria meleagroides* Patr. ex Schult. et Schult. fil. (Liliaceae) using immature seeds. *Tomsk State University Journal. Ser. Biology*, 2018, no. 44, pp. 172–187 (in Russian). <https://doi.org/10.17223/19988591/44/10>

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://www.r-project.org/> (accessed 15 December 2025).

Oprea A., Sîrbu C., Peregrym M. *Fritillaria meleagroides* in Romania. *Acta Horti Botanici Bucurestiensis*, 2015, vol. 42, pp. 1–15. <https://doi.org/10.1515/AHBB-2015-0005>

Prokop'ev A. S., Chernova O. D., Belyaeva T. N., Kataeva T. N. Rare plants of Siberia in cultivation: Species diversity, introduction assessment. *Vegetation Resources*, 2020, vol. 56, no. 4, pp. 291–313 (in Russian). <https://doi.org/10.31857/S003399462004007X>

Pshegusov R. Kh., Chadaeva V. A., Taniya I. V., Abramova L. M., Mustafina A. N. Life strategy and long-term climatogenic dynamics of the endemic Caucasian species *Fritillaria latifolia* Willd. *Proceedings of Kazan University. Ser. Natural Sciences*, 2019, vol. 161, no. 4, pp. 571–589 (in Russian). <https://doi.org/10.26907/2542-064X.2019.4.571-589>

Rønsted N., Law S., Thornton H., Fay M.-F., Chase M.-W. Molecular phylogenetic evidence for the monophyly of *Fritillaria* and *Lilium* (Liliaceae; Liliales) and the infrageneric classification of *Fritillaria*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2005, vol. 35, iss. 3, pp. 509–527. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2004.12.023>

Sapel'nikova I. I. Seasonal development of *Fritillaria ruthenica* Wikstr. in the Voronezh State Reserve. *Proceedings of Voronezh State Reserve*, 2020, iss. XXIX, pp. 175–198 (in Russian).

Sedova O. V., Torgashkova O. N. *Fritillaria ruthenica* Wikstr. In: *Red Data Book of the Saratov Region: Fungi. Lichens. Plants. Animals*. Saratov, Papirus, 2021, pp. 162–163 (in Russian).

Shmakov A. I., Anisimov A. V. *Fritillaria meleagris* L. In: *Red Data Book of the Russian Federation. Plants and Fungi*. Moscow, VNII Ecology, 2024a, pp. 357 (in Russian).

Shmakov A. I., Anisimov A. V. *Fritillaria ruthenica* Wikstr. In: *Red Data Book of the Russian Federation. Plants and Fungi*. Moscow, VNII Ecology, 2024b, pp. 358 (in Russian).

Sîrbu C., Oprea A., Peregrym M. New data about *Fritillaria meleagroides* in Romania. *Journal of Plant Development*, 2019, vol. 26, pp. 123–135. <https://doi.org/10.33628/jpd.2019.26.1.123>

Tatarenko I. V. Having a break: Prolonged dormancy observed in a rare species, *Fritillaria meleagris*. *Environment and Human: Ecological Studies*, 2019, vol. 9, no. 3, pp. 302–324. <https://doi.org/10.31862/2500-2961-2019-9-3-302-324>

Tatarenko I., Walker K., Dyson M. Biological flora of Britain and Ireland: *Fritillaria meleagris*. *Journal of Ecology*, 2022, vol. 110, iss. 7, pp. 1704–1726. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13886>

Tong L., Lei F.-W., Wu Y.-M., Shen X.-L., Xia X.-F., Zhang D.-H., Mu X.-Y., Zhang Z.-H. Multiple reproductive strategies of a spring ephemeral plant, *Fritillaria maximowiczii*, enable its adaptation to harsh environments. *Plant Species Biology*, 2021, vol. 37, iss. 1, pp. 38–51. <https://doi.org/10.1111/1442-1984.12350>

Tursynbay A., Kurmanbaeva M. S., Saparov K. A., Sumbembaev A. A. *Fritillaria meleagroides* Patr. ex Schult. – a rare species of flora of Eastern Kazakhstan. *Bulletin of Shokarim University. Ser. Technical Sciences*, 2020, no. 3 (91), pp. 163–167 (in Russian).

Vakhrameeva M. G., Nikitina S. V., Denisova L. V. Genus *Fritillaria*. Rabotnov T. A., ed. *Biological flora of the Moscow Region*. Moscow, Moscow University Press, 1983, iss. 7, pp. 83–97 (in Russian).

Weather and Climate. The World's Climate. 2025. Available at: <https://www.pogodaiklimat.ru/climate/> (accessed December 15, 2025).

Xu B., Wang J., Guo H.-C., Shi F. Morphological adaptation of wild *Fritillaria unibracteata* to alpine conditions in the eastern Qinghai-Tibet Plateau. *Chinese Journal of Applied Environmental Biology*, 2014, vol. 20, iss. 6, pp. 955–961. <https://doi.org/10.3724/SP.J.1145.2014.04045>

Zhang L., Hytteborn H. Effect of ground water regime on development and distribution of *Fritillaria meleagris* L. *Holarctic Ecology*, 1985, vol. 8, no. 4, pp. 237–244.

Zhang T., Huang S., Song S., Zou M., Yang T., Wang W., Zhou J., Liao H. Identification of evolutionary relationships and DNA markers in the medicinally important genus *Fritillaria* based on chloroplast genomics. *PeerJ*, 2021, vol. 9, art. e12612. <https://doi.org/10.7717/peerj.12612>

**Influence of environmental factors
on the morphological variability of *Fritillaria* L. (Liliaceae, Liliales)
populations of the Russian plain**

**Yu. I. Kuliseva¹, L. V. Grebenyuk¹, R. Zh. Kozhagaliyeva²,
I. V. Shilova¹, V. D. Zhukova¹, A. S. Kashin¹✉**

¹ *Saratov State University*

83 Astrakhanskaya St., Saratov 410012, Russia

² *Makhambet Utemisov West Kazakhstan University*

162 N. Nazarbayev Ave., Uralsk 090000, Republic of Kazakhstan

Received: November 27, 2025 / revised: December 29, 2025 / accepted: December 30, 2025 / published: July 30, 2026

Abstract: The article presents the results of our morphological variation analysis in a few populations of *Fritillaria ruthenica* Wikstr., *F. meleagris* L., and *F. meleagroides* Patrin ex Schult. et Schult. fil., rare ephemeroïds of the Liliaceae family. Three populations of *F. meleagris*, 14 populations of *F. ruthenica*, and 21 populations of *F. meleagroides* from the Vladimir, Samara, Penza, Tambov, Voronezh, Saratov, Volgograd, Rostov and Kursk regions, and the Republics of Kalmykia and Bashkortostan were studied in 2014 and 2023–2025. 12 morphological parameters from 30 plants of the generative state were measured in each population. All three *Fritillaria* species studied are characterized by a high level of intra- and interpopulation morphological variability. The contribution of most of the studied morphological traits to variability was statistically significant ($p < 0.05$). Plant height and diameter, lower leaf length, width, and thickness, and stem diameter are the most important factors responsible for the observed variation pattern of *Fritillaria*. As a result of assessing the relationship of the observed variation pattern with environmental variables, the most significant climatic factors were identified. The variation pattern of *Fritillaria* is virtually independent of altitude. For *F. meleagris*, a decreasing southwest-to-northeast trend in the parameters most responsible for morphological variation was found across its range. Furthermore, the number of temperature factors correlated with the observed variation pattern was significantly greater than that of humidity factors. In fact, humidity factors significantly influence the pattern of morphological traits variation during the driest period of the year only. For *F. ruthenica*, unlike *F. meleagris*, only humidity factors were found to be highly correlated with the variation pattern, and this correlation was moderate, rather than strong, as in *F. meleagris*. For *F. meleagroides*, the correlation between bioclimatic factors and the variation pattern was very weak. This is likely due to the fact that, unlike the two previous species, *F. meleagroides* is a representative of intrazonal vegetation, occupying habitats with high humidity (floodplain meadows) within essentially the same range as *F. ruthenica*, which grows in steppe areas in regions with the continental climate.

Keywords: *Fritillaria*, influence of environmental factors, morphometry, variation

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

ORCID and e-mail addresses: Yulia I. Kuliseva: <https://orcid.org/0000-0002-3715-5837>, yulya.kuliseva@mail.ru; Lyudmila V. Grebenyuk: <https://orcid.org/0000-0003-0812-8861>, grebenuk2@yandex.ru; Rima Zh. Kozhagaliyeva: <https://orcid.org/0000-0001-6470-6692>, rabdrakhmanova_7@bk.ru; Irina V. Shilova: <https://orcid.org/0000-0002-9828-4229>, schiva1952@yandex.ru; Valeria D. Zhukova: <https://orcid.org/0009-0000-0971-9765>, zhukovalera2002@yandex.ru; Alexandr S. Kashin: <https://orcid.org/0000-0002-2342-2172>, kashinas2@yandex.ru

Ю. И. Кулисёва, Л. В. Гребенюк, Р. Ж. Кожагалиева и др.

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: Kuliseva Yu. I., Grebenyuk L. V., Kozhagaliyeva R. Zh., Shilova I. V., Zhukova V. D., Kashin A. S. Influence of environmental factors on the morphological variability of *Fritillaria* L. (Liliaceae, Liliales) populations of the Russian plain. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2026, no. 2, pp. 155–176 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2026-2-155-176>