

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *BULBOCODIUM VERSICOLOR* (MELANTHIACEAE) В НИЖНЕМ ПОВОЛЖЬЕ

© 2020 г. А. С. Кашин^{1,*}, Л. В. Куликова¹, Н. А. Петрова¹,
И. В. Шилова¹, А. С. Пархоменко¹, М. В. Лаврентьев¹

¹ ФГБОУ ВО «СГУ имени Н.Г. Чернышевского»
ул. Астраханская, 83, г. Саратов, 410010, Россия

*e-mail: kashinas2@yandex.ru

Поступила в редакцию 22.01.2020 г.

После доработки 17.02.2020 г.

Принята к публикации 18.02.2020 г.

С 2014 по 2019 гг. в 23-х местообитаниях Нижнего Поволжья проведен мониторинг состояния ценопопуляций охраняемого вида *Bulbocodium versicolor* (Ker Gawl.) Spreng. (Melanthiaceae), который представлен здесь разобшенными локусами или единичными особями. При этом ценопопуляции проявляют существенную гетерогенность онтогенетических спектров субвыборок, что связано с неоднородностью пространственного размещения особей. Как правило, онтогенетические спектры ценопопуляций *B. versicolor* имели максимум на генеративных растениях. Установлена умеренная отрицательная корреляция ($r = -0.49$) между общим проективным покрытием и индексом восстановления. *B. versicolor* выпадает из сообщества при зарастании длиннокорневищными злаками и увеличении общего проективного покрытия. Условия сильной засухи провоцируют элиминацию ювенильных особей и переход растений разного онтогенетического состояния в круглогодичный покой. Большое количество осадков приводит к выходу из состояния круглогодичного покоя клубнелуковиц, пребывавших в нем в предыдущий год (или годы).

Ключевые слова: онтогенетическая структура, гетерогенность ценопопуляций, лимитирующие факторы, *Bulbocodium versicolor*, Нижнее Поволжье

DOI: 10.31857/S000681362005004X

Брандушка разноцветная – *Bulbocodium versicolor* (Ker Gawl.) Spreng. (syn. *Colchicum bulbocodium* subsp. *versicolor* (Ker Gawl.) K. Perss.) (Melanthiaceae) – редкий европейский вид с дизъюнктивным ареалом, распространенный преимущественно в лесостепной и степной зонах на Восточно-Европейской равнине от Подольской до Приволжской возвышенности, охраняемый на территории России и на Украине (Krasnaya..., 2008; Chervona..., 2009). Отдельные небольшие эксклавы расположены в Молдове, Румынии, Венгрии, Сербии и Италии (Csapody, 1982; Oltean et al., 1994; Conti et al., 1997; Conti, Bartolucci, 2012). На горных лугах в Пиренеях и Альпах, произрастает другой вид – *B. vernum* L. (Valentine, 1980). Однако, результаты морфологического и молекулярно-генетического анализа показали, что они представляют собой формы одного вида (Sramkó et al., 2008).

В России *B. versicolor* встречается преимущественно на Среднерусской и Приволжской возвышенностях (Tzvelev, 1979). В Нижнем Поволжье проходит юго-восточная и восточная (Sagalaev, Shantser, 2006), а в Саратовской обл. – частично еще и северная границы (Petrova et al.,

2015) его ареала. Лимитирующими численность *B. versicolor* факторами в регионе принято считать антропогенное нарушение мест обитания (Krasnaya..., 2006) и аридизацию климата (Kulikova et al., 2019).

Большая часть исследований, посвященных отдельным аспектам экологии *B. versicolor*, а также структуре его популяций, проводилась на Украине (Pogrebennik et al., 1987; Goncharenko, Kaptenko, 1998; Krivoruchko, 2005; Melnik et al., 2006a, b, 2007; Sokolov et al., 2011 и др.).

Известно, что выявление оптимальных эколого-климатических условий и факторов, снижающих численность редких видов, является важной составляющей изучения их биологии, в частности онтогенетической структуры популяций. Методика сбора материала для характеристики онтогенетического спектра ценопопуляции (ЦП), как правило, заключается в том, что каждая выборка включает несколько субвыборок, описанных в разных частях ЦП или в разные годы. Затем данные по всем субвыборкам суммируются или усредняются (Tsenoporyulyatsii..., 1976, 1988). Однако суммирование материалов субвыборок (учетных площадок) и анализ данных по выборке

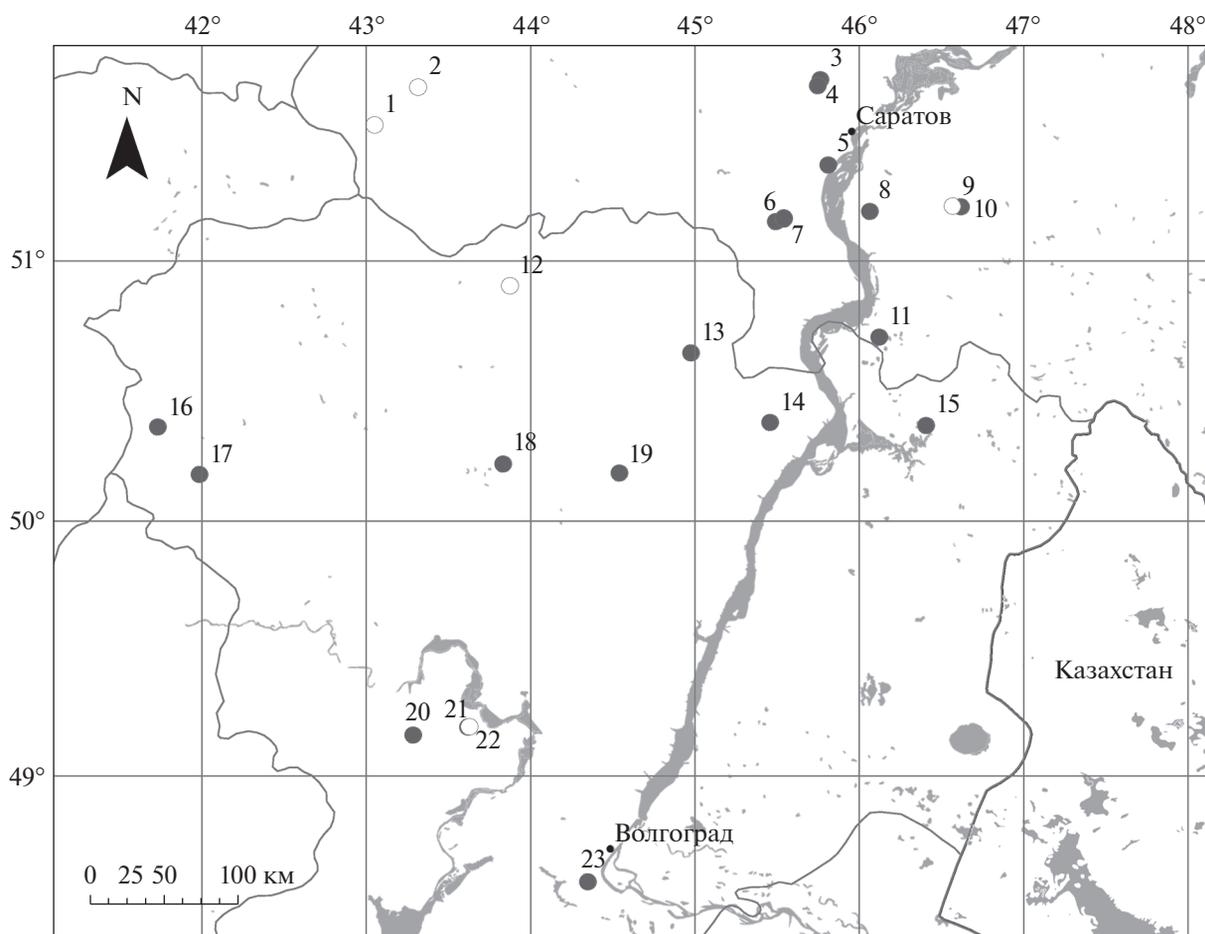


Рис. 1. Локалитеты ценопопуляций *Bulbocodium versicolor*. Белыми кругами отмечены ценопопуляции, исследованные в 2018 г., черными — не исследованные в 2018 г. Здесь и далее обозначения ценопопуляций те же, что в табл. 1.

Fig. 1. Localities of *Bulbocodium versicolor* coenopopulations. White circles indicate coenopopulations studied in 2018, black — not studied in 2018. Here and further, see Table 1 for coenopopulation designations.

в целом правомочно только в случае однородности (гомогенности) выборки, когда распределения разных субвыборок в пределах выборки статистически значимо не различаются, т. е. они могут быть описаны одним полиномиальным распределением (Ivanov, 2014). Данное условие однородности выборки при изучении ЦП *B. versicolor* очень часто не выполняется. Структура ЦП луковичных эфемероидов склонна претерпевать существенные колебания по годам. Для решения задач оценки и сравнения параметров онтогенетической структуры гетерогенных выборок предложен алгоритм статистических методов (Glotov, Ivanov, 2014), реализованный в программе для оценки и сравнения параметров онтогенетических спектров популяций растений и лишайников при гетерогенности выборки “OntoParam” в статистической среде R (Statisticheskaya..., 2019).

Целью данной работы являлся анализ онтогенетической структуры ЦП *B. versicolor* в различ-

ных эколого-ценотических условиях Нижнего Поволжья, а также анализ динамики онтогенетической структуры ЦП во времени, с учетом однородности (или неоднородности) выборок.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Сбор материала проводился в 2014–2019 гг. в 23-х местообитаниях на территории Саратовской и Волгоградской областей (табл. 1, рис. 1). Характеристика погодных условий на территории Саратовской обл. в данный период приведена на рис. 2. Во всех местообитаниях определено общее проективное покрытие, установлены доминанты травостоя и видовой состав растительного сообщества. Анализ местообитаний по растительному покрову с использованием экологических шкал Л.Г. Раменского (Ramenskii et al., 1956) проведен в программе EcoScaleWin (Zubkova et al., 2008; Grokhlina, Khanina, 2015).

Таблица 1. Характеристика исследованных ценопопуляций в 2018 г.
Table 1. Characteristics of the surveyed coenopopulations in 2018

№ ЦП № of CP	Локалитет Locality	Доминанты и субдоминанты сообщества* Community dominants and subdominants*	Общее проективное покрытие, % General projective cover, %	Характер степного войлока и нарушения фитоценоза The nature of steppe felt and phytocenosis
1	2	3	4	5
1	Саратовская обл., Балашовский р-н, окр. с. Тростянка/Saratov Region, Balashov District, Trostyanka	<i>Alopecurus pratensis</i> – <i>Festuca valesiaca</i> – <i>Poa pratensis</i> – <i>Galium verum</i> – <i>Rumex acetosella</i> – <i>Plantago urvillei</i>	100	Густая ветошь, зарастание злаками/Dense dead grasses, overgrown with grasses
2	Саратовская обл., Балашовский р-н, окр. с. Ключи/Saratov Region, Balashov District, Klyuchi	<i>Alopecurus pratensis</i> – <i>Poa pratensis</i> – <i>Ficaria vetchorum</i> – <i>Ranunculus acris</i> – <i>Fritillaria meleagroides</i> – <i>Stemmacantha serratuloides</i> – <i>Bulbocodium versicolor</i>	70	Выпас, сенокос/Grazing, haying
3	Саратовская обл., Татищевский р-н, окр. с. Широкое/Saratov Region, Tatishchevo District, Shirokoye	<i>Galatella villosa</i> – <i>Artemisia austriaca</i> – <i>Poa bulbosa</i> – <i>Bulbocodium versicolor</i>	45	Интенсивный выпас, рекреация/Intensive grazing, recreation
4	Саратовская обл., Татищевский р-н, окр. с. Курдюм/Saratov Region, Tatishchevo District, Kurdyum	<i>Festuca valesiaca</i> – <i>Valeriana tuberosa</i> – <i>Artemisia austriaca</i> – <i>Poa bulbosa</i>	90	Густая ветошь, рекреация/Thick dead grasses, recreation
5	Саратовская обл., Саратовский р-н, окр. п. Красный Текстильщик/Saratov Region, Saratov District, Krasnyy Tekstilshchik	<i>Elytrigia intermedia</i> – <i>Bromopsis riparia</i> – <i>Fragaria viridis</i>	99	Густая ветошь, сильное задержание/Thick dead grasses, strong sodding
6	Саратовская обл., Красноармейский р-н, окр. ст. Паницкая/Saratov Region, Krasnoarmeysk District, Panitskaya	<i>Festuca valesiaca</i> – <i>Koeleria cristata</i> – <i>Elytrigia repens</i> – <i>Artemisia austriaca</i> – <i>Bulbocodium versicolor</i>	45	Осенний пожар, выпас/Autumn fire, grazing
7	Саратовская обл., Красноармейский р-н, окр. ст. Паницкая/Saratov Region, Krasnoarmeysk District, Panitskaya	<i>Festuca valesiaca</i> – <i>Koeleria cristata</i> – <i>Elytrigia repens</i> – <i>Bromus squarrosus</i> – <i>Artemisia campestris</i> – <i>Bulbocodium versicolor</i>	45	Осенний пожар, выпас/Autumn fire, grazing
8	Саратовская обл., Энгельский р-н, окр. пос. Красноармейское/Saratov Region, Engels District, Krasnoarmeyskoye	<i>Festuca valesiaca</i> – <i>Artemisia campestris</i> – <i>Agropyron cristatum</i> – <i>Bulbocodium versicolor</i> – <i>Gagea pusilla</i> – <i>Erophila verna</i>	30	Стерни и ветоши почти нет, умеренный выпас/Almost no stubble or rags, moderate grazing
9	Саратовская обл., Энгельский р-н, окр. п. Прилужный/Saratov Region, Engels District, Priluzhnyy	<i>Festuca valesiaca</i> – <i>Koeleria cristata</i> – <i>Artemisia austriaca</i> – <i>Bulbocodium versicolor</i>	40	Ветоши мало, выпас/Little dead grasses, grazing
10	Саратовская обл., Энгельский р-н, окр. с. Новочарлык/Saratov Region, Engels District, Novocharlyk	<i>Festuca valesiaca</i> – <i>Koeleria cristata</i> – <i>Artemisia austriaca</i> – <i>Bulbocodium versicolor</i> – <i>Poa bulbosa</i> – <i>Valeriana tuberosa</i>	50	Войлок тонкий, выпас/Thin felt, grazing
11	Саратовская обл., Ровенский р-н, окр. п. Лиманный/Saratov Region, Rovnoye District, Limanny	<i>Agropyron cristatum</i> – <i>Elytrigia lolioides</i> – <i>Festuca valesiaca</i> – <i>Bulbocodium versicolor</i>	75	Ветоши мало, выпас/Little dead grasses, grazing
12	Волгоградская обл., Еланский р-н, окр. с. Большой Морец/Volgograd Region, Yelan' District, Bolshoy Morets	<i>Festuca valesiaca</i> – <i>Alopecurus pratensis</i> – <i>Poa pratensis</i>	90	Густой войлок, выпас/Thick felt, grazing

Таблица 1. Окончание

№ ЦП № of CP	Локалитет Locality	Доминанты и субдоминанты сообщества* Community dominants and subdominants*	Общее проективное покрытие, % General projective cover, %	Характер степного войлока и нарушения фитоценоза The nature of steppe felt and phytocenosis
1	2	3	4	5
13	Волгоградская обл., Жирновский р-н, окр. с. Бородачи/Volgograd Region, Zhirnovsk District, Borodachi	<i>Festuca valesiaca</i> – <i>Stipa capillata</i> – <i>Bulbocodium versicolor</i>	50	Ветоши нет, обнажения почвы, интенсивный выпас/ Dead grasses missing, gaps with bare soil, intensive grazing
14	Волгоградская обл., Камышинский р-н, окр. с. Верхняя Добринка/Volgograd Region, Kamyshin District, Verkhnyaya Dobrinka	<i>Elytrigia repens</i> – <i>Poa bulbosa</i> – <i>Bulbocodium versicolor</i>	50	Ветоши мало, выпас, сенокос/Little dead grasses, grazing, haymaking
15	Волгоградская обл., Старополтавский р-н, окр. с. Валуевка/Volgograd Region, Staraya Poltavka District, Valuyevka	<i>Festuca valesiaca</i> – <i>Bulbocodium versicolor</i> – <i>Tanacetum achilleifolium</i> – <i>Allium angulosum</i> – <i>Gagea pusilla</i>	65	Ветоши мало, выпас/ Little dead grasses, grazing
16	Волгоградская обл., Нехаевский р-н, окр. хут. Нестеровский/Volgograd Region, Nekhaevskaya District, Nesterovskiy	<i>Stipa capillata</i> – <i>Festuca valesiaca</i> – <i>Artemisia austriaca</i> – <i>Bulbocodium versicolor</i>	30	Осенний пожар, выпас/Autumn fire, grazing
17	Волгоградская обл., Нехаевский р-н, окр. ст. Нехаевская/Volgograd Region, Nekhaevskaya District, Nekhaevskaya	<i>Stipa capillata</i> – <i>Bulbocodium versicolor</i> – <i>Poa angustifolia</i> – <i>Centaurea jacea</i> – <i>Potentilla argentea</i>	75	Сенокос, выпас/ Haymaking, grazing
18	Волгоградская обл., Даниловский р-н, окр. ст. Сергиевская/Volgograd Region, Danilovka District, Serгиевskaya	<i>Festuca valesiaca</i> – <i>Elytrigia repens</i> – <i>Poa bulbosa</i> – <i>Bulbocodium versicolor</i> – <i>Gagea pusilla</i>	95	Ветоши мало, интенсивный выпас/ Little dead grasses, intense grazing
19	Волгоградская обл., Котовский р-н, окр. хут. Попки/Volgograd Region, Kotovo District, Popki	<i>Stipa lessingiana</i> – <i>Festuca valesiaca</i> – <i>Bulbocodium versicolor</i>	75	Ветоши мало, стерня густая, выпас/Little dead grasses, thick stubble, grazing
20	Волгоградская обл., Клетский р-н, окр. х. Венцы/Volgograd Region, Kletskaya District, Ventsy	<i>Stipa lessingiana</i> – <i>Bulbocodium versicolor</i>	95	Густая ветошь, выпас/ Thick dead grasses, grazing
21	Волгоградская обл., Иловлинский р-н, окр. ст. Сиротинской/Volgograd Region, Povlya District, Sirotinskaya	<i>Artemisia austriaca</i> – <i>Festuca valesiaca</i> – <i>Galatella villosa</i> – <i>Bromopsis riparia</i> – <i>Poa angustifolia</i>	70	Густой войлок, выпас/Thick felt, grazing
22	Волгоградская обл., Иловлинский р-н, окр. х. Хмелевской/Volgograd Region, Povlya District, environs of Khmelevskoy	<i>Poa angustifolia</i> – <i>Bulbocodium versicolor</i>	90	Густая ветошь/ Thick dead grasses
23	Волгоградская обл., г. Волгоград, балка Отрада/Volgograd Region, Volgograd, Otrada ravine	<i>Poa bulbosa</i> – <i>Bulbocodium versicolor</i> – <i>Gagea pusilla</i>	70	Ветоши мало, выпас/ Little dead grasses, grazing

*Примечание. Видовые названия даны по С.К. Черепанову (Czerepanov, 1995).

* Note. Species names are given according to S.K. Czerepanov (Czerepanov, 1995).

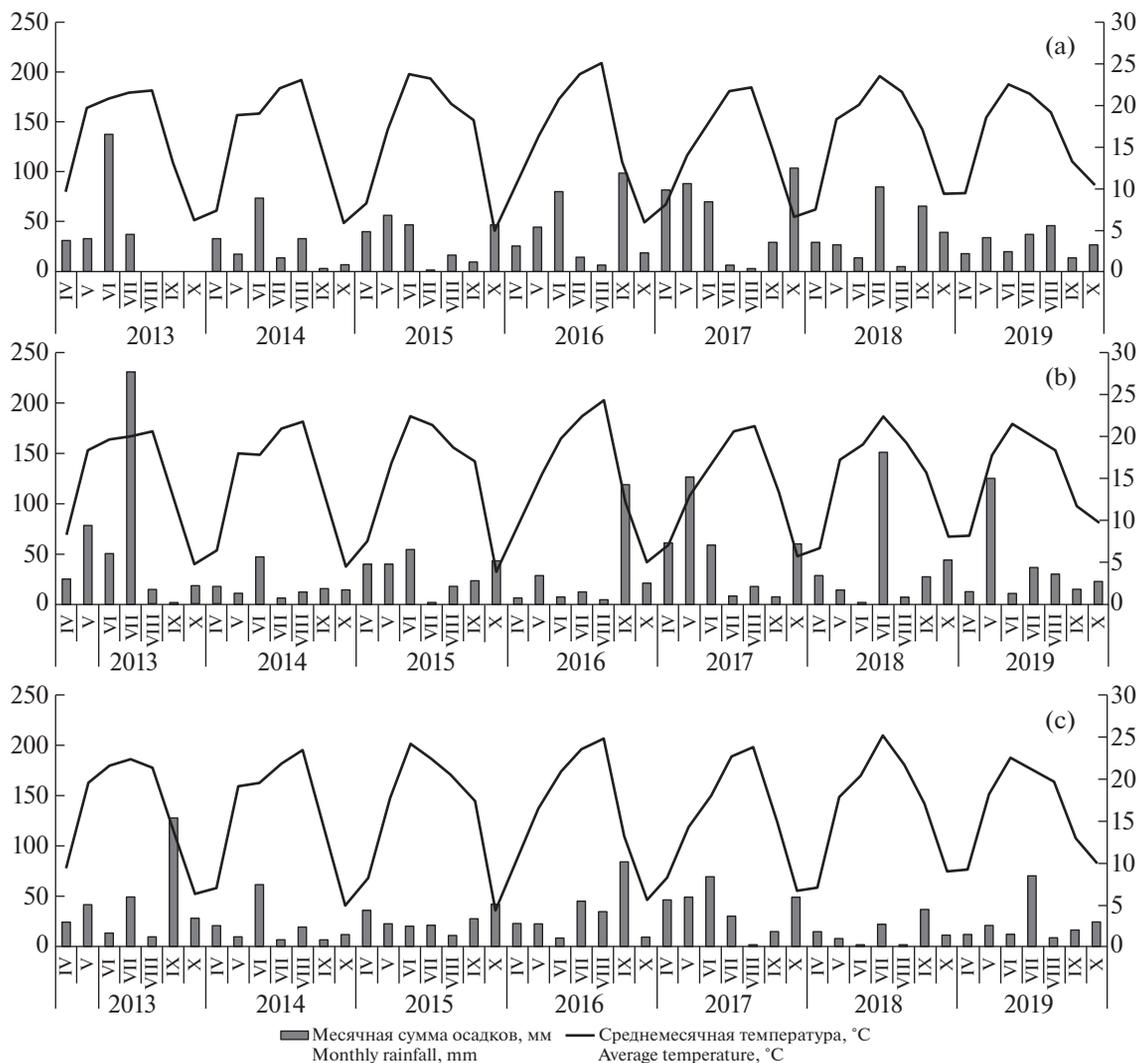


Рис. 2. Среднемесячная температура и количество осадков с апреля по октябрь в годы исследований в местах расположения ценопопуляций *Bulbocodium versicolor* в Саратовской области по данным ближайших метеостанций (а – Саратов (аэропорт Южный); б – Сплавнуха; с – Красный Кут). По левой оси ординат – количество осадков, мм; по правой оси ординат – температура, °С.

Fig. 2. Average monthly temperature and amount of precipitation from April to October during the years of research in the localities of cenopopulations *Bulbocodium versicolor* in the Saratov Region according to the nearest weather stations (a – Saratov (Yuzhnyy airport); b – Splavnuha; c – Krasnyy Kut). Left Y-axis – the amount of precipitation, mm; right Y-axis – temperature, °C.

В каждой ЦП в пределах постоянной пробной площади 100 м² случайным образом закладывали 10 учетных площадок 1 м², на которых подсчитывали особи *B. versicolor* с учетом онтогенетических состояний и дальнейшим построением онтогенетических спектров (Tsenoporulyatsii..., 1976; Zhukova et al., 2014). Рассчитывали средние значения плотности особей, сравнивая эти значения при $p \leq 0.05$.

Онтогенетическое состояние особи определялось без уничтожения растений, на основе размеров, числа и соотношения надземных органов (Pravila..., 1981). За основу брали описания онто-

генетических состояний, приведенные для *B. versicolor* (Melnik et al., 2007; Metodichni..., 2016). Принимая во внимание специфические особенности вида, выделяли ювенильные, имматурные, виргинильные и генеративные растения. Поскольку онтогенетические спектры не содержат информацию о проростках и растениях постгенеративного периода, для анализа онтогенетических спектров использовался только индекс восстановления (Glotov, 1998), рассчитанный как отношение суммы прегенеративных (без проростков) к сумме прегенеративных и генеративных растений. Считали, что при значении индекса восстановления

больше 0.5 ЦП способна к самообновлению и самовосстановлению численности, а при значении меньше 0.5 находится в критическом состоянии.

На первом этапе проводили анализ гетерогенности субвыборок из ЦП с помощью критерия χ^2 Пирсона. Затем для каждой площадки в пределах ЦП был вычислен индекс восстановления. По данному параметру проводили дисперсионный анализ и множественное попарное сравнение с помощью критерия Шеффе. Количество итераций составило 10000. Достоверными приняты различия выборок при $p \leq 0.05$. Для оценки доли влияния изменчивости между онтогенетическими спектрами ЦП в общей изменчивости проводили дисперсионный анализ, используя бутстреп. При анализе данных использовали среду R (Statisticheskaya..., 2019) и реализованную в ней программу OntoParam (Ivanov, 2014). Для построения регрессионной модели был использован пакет Statistica 13.0 и программа PAST 3.13.

Латинские названия растений приведены согласно сводке С.К. Черепанова (Czeperanov, 1995).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Изученные сообщества с *B. versicolor* в Нижнем Поволжье произрастают чаще всего на склонах балок южной или восточной экспозиции, реже — на южных и северных склонах холмов, равнинных участках, днищах балок и лиманов, заливных пойменных лугах. Почвы — чернозем южный, темно-каштановые и каштановые, в отдельных случаях — темно-каштановые карбонатные или ареносоли, последние порой с выходами песчаника. Анализ местообитаний по растительному покрову показал, что почвы чаще всего богатые, реже — довольно богатые или слабосолонцеватые. Аллювиальность их чаще слабая, чем умеренная. Увлажнение происходит за счет атмосферных осадков, изредка за счет паводковых вод. Древесно-кустарниковые растения, как правило, в сообществах с *B. versicolor* не встречаются. Лишь в ЦП 5, располагающейся в непосредственной близости от зарослей кустарников и дубравы, обнаружены единичные экземпляры *Quercus robur* (подрост), *Prunus spinosa* и *Rosa* sp. В ЦП 21 и 22 присутствовали единично *Spiraea crenata* и *Rosa* sp. Полукустарнички представлены *Artemisia santonica*, *Kochia prostrata*, *Ephedra distachya*, *Astragalus ucrainicus* и *A. varius*. Общее проективное покрытие трав и полукустарничков в большинстве сообществ колеблется от 45 до 95%, снижаясь в некоторых сообществах в отдельные годы до 20–40% вследствие степных пожаров, сенокоса или интенсивного выпаса. В разные годы в 70–80% сообществ доминировала *B. versicolor*, в 50–60% сообществ доминантом являлась *Festuca valesiaca*, в несколько меньшем числе сообществ доминировали *Poa bulbosa*, *Stipa capillata*, *Elytrigia repens*,

Agropyron cristatum, *Galatella villosa*, *Artemisia austriaca*, в некоторых — *Koeleria cristata*, *Gagea pusilla*, в единичных сообществах в число доминантов и содоминантов входили еще до 30 видов злаков и разнотравья (табл. 1).

На территории исследования ЦП *B. versicolor* зачастую существуют в виде разобщенных локусов или единичных растений. За пределами Нижнего Поволжья популяции брандушки значительной площади (10–30 и более га) известны в Воронежской области (Agafonov et al., 2009) и на Украине (Melnik et al., 2007). Из наблюдаемых нами ЦП только в Ровенском районе Саратовской области *B. versicolor* относительно равномерно произрастает на площади более 50 га по периферии пересыхающего лимана со слабосолонцеватыми почвами.

ЦП *B. versicolor* зачастую проявляют существенную гетерогенность онтогенетических спектров субвыборок и, соответственно, по индексу восстановления. Так при анализе с помощью критерия χ^2 выборок ЦП, изученных в 2018 г., гетерогенными оказались 11 из 18 ЦП. Гетерогенность онтогенетических спектров достоверно не подтверждена только для ЦП 4, 5, 13, 16, 17, 19 и 21. Гетерогенность субвыборок в пределах одной ЦП отражает неоднородность ее пространственной структуры, связанную с особенностями семяношения, микрорельефом и структурой фитоценоза.

Значения индекса восстановления в разных ЦП также достоверно различаются (табл. 2). Доля влияния межпопуляционной изменчивости индекса восстановления в общей изменчивости всех онтогенетических спектров составила 0.7.

Онтогенетические спектры большинства ЦП имеют хорошо выраженный пик на численности генеративных особей (рис. 3а). Доля генеративных растений составляет при этом более 40%. В ЦП 6, 7, 13 и 14, находящихся на юге Приволжской возвышенности, пик приходится на ювенильные особи (рис. 3б). В ЦП 3, 8 и 16 преобладают растения имматурного возрастного состояния (рис. 3с).

Индекс восстановления ЦП *B. versicolor* в 2018 г. варьировал от 0.15 до 0.87 (табл. 2). Минимальный индекс восстановления имели ЦП 5 и 21 с низкой общей плотностью растений на сильно задернованных участках с густой ветошью. Максимальный индекс восстановления был характерен для ЦП, в которых максимум в онтогенетическом спектре приходился на ювенильные (ЦП 6, 7) или одновременно на имматурные и виргинильные особи (ЦП 8). В половине исследованных ЦП индекс восстановления был равен или превосходил значение 0.5, что свидетельствует о возможности их самовосстановления.

Таблица 2. Средняя плотность особей и индекс восстановления в ценопопуляциях *Bulbocodium versicolor* Нижнего Поволжья в 2018 г.

Table 2. Average population density and recovery indices in the Lower Volga cenopopulations of *Bulbocodium versicolor* in 2018

№ ЦП № of CP	Число растений на площадке (min-max), экз. Number of plants on site (min-max), pcs	Средняя плотность особей на площадке, экз./м ² Average density of individuals on site, pcs/m ²	Среднее значение индекса восстановления и 95% доверительный интервал среднего Average recovery index and 95% confidence interval average
3	82–114	97.8 ± 4.41	0.58–0.72–0.85
4	1–19	8.3 ± 2.04	0.11–0.20–0.30
5	2–6	3.2 ± 0.72	0.19–0.29–0.44
6	20–187	97.9 ± 17.60	0.74–0.81–0.87
7	7–285	89.8 ± 30.03	0.72–0.78–0.84
8	58–161	89.4 ± 12.36	0.83–0.87–0.91
10	7–43	26.8 ± 6.08	0.35–0.50–0.65
11	6–113	44.2 ± 14.89	0.32–0.40–0.49
13	10–53	18.5 ± 3.98	0.56–0.69–0.80
14	22–194	97.4 ± 18.20	0.73–0.78–0.83
15	6–77	64.3 ± 8.16	0.41–0.47–0.53
16	3–15	7.0 ± 1.32	0.12–0.23–0.34
17	3–36	13.4 ± 3.39	0.54–0.69–0.82
18	19–87	53.9 ± 6.64	0.23–0.33–0.43
19	18–64	34.9 ± 4.20	0.21–0.28–0.36
20	7–103	39.2 ± 10.28	0.31–0.38–0.46
21	10–37	19.9 ± 2.62	0.09–0.15–0.20
23	19–85	50.3 ± 6.62	0.37–0.45–0.53

Попарные сравнения индекса восстановления на основе теста Шеффе (табл. 3), рассчитанного для ЦП *B. versicolor* Нижнего Поволжья в 2018 г. показали, что статистически значимо индекс восстановления различался в 89 парах, то есть исследованные популяции вида характеризуются значительной неоднородностью этого параметра. При этом для ЦП 5 и 21 с низкой общей плотностью растений на сильно задернованных участках с густой ветошью характерно максимальное число парных сочетаний с другими ЦП, по которым индекс восстановления достоверно отличается.

По нашему мнению, наиболее вероятной причиной низких значений индекса восстановления в ЦП *B. versicolor* является слабая конкурентоспособность растений ранних стадий развития. Известно, что семена этого вида прорастают только после длительной стратификации (Kulikova et al., 2017). При этом прорастание семян подземное. Семядольный листок отмирает в июне, в почве формируется небольшая луковича. На следующий год растение уже ювенильного онтогенетического состояния дает один узколинейный нитевидный лист длиной 2–3 см и формирует клубнелуковицу длиной 0.3–0.4 см и диаметром 0.5–0.8 см (Melnik et al., 2006a, b; 2007). Именно на

этой стадии, растения, характеризующиеся слабым развитием листа и клубнелуковицы, вероятно, являются наиболее уязвимыми, по крайней мере, по отношению к сильной задернованности места произрастания и густой ветоши. На третий год растения переходят в имматурное состояние, в котором они имеют уже более сильное развитие вегетативных органов (лист 4–6 см дл., клубнелуковица 1.0–1.5 см в диам. (Melnik et al., 2006a, b; 2007).

При снижении конкурентных отношений, например после пожара, интенсивного выпаса или сенокоса (ЦП 6, 7, 13, 14) или произрастания на слабозрелых почвах (ЦП 3, 8, 16), доля прегенеративных особей *B. versicolor* существенно возрастает. В зарастающих сообществах с высоким общим проективным покрытием и густой ветошью (ЦП 1, 4, 5) доля растений ранних онтогенетических состояний и средняя плотность растений в них снижаются.

Положительное влияние многолетнего выкашивания травостоя и умеренного выпаса на численность *B. versicolor* отмечалось и ранее (Sokolov et al., 2011; Rodinka, Shevchenko, 2014; Solnyshkina, 2018). Неконтролируемые весенние палы степей ведут к резкому снижению численности вида и

Таблица 3. Уровень значимости при парных сравнениях индекса восстановления ценопопуляций по данным за 2018 г. (основан на тесте Шеффе, 10000 итераций).
Table 3. Significance level in paired comparisons of the index of recovery of cenopopulations according to data for 2018 (based on the Sheff test, 10000 iterations).

№ ЦП № CP	3	4	5	6	7	8	10	11	13	14	15	16	17	18	19	20	21	23
3		0.0007	0.0254	0.2034	0.2188	0.0953	0.1014	0.0259	0.7878	0.3588	0.4612	0.0012	0.8422	0.0024	0.0006	0.0025	0.0003	0.0067
4			0.3618	0.0001	0.0006	0.0003	0.0043	0.0269	0.0002	0.0001	0.0045	0.7604	0.0006	0.1168	0.2130	0.0101	0.3534	0.0018
5				0.0011	0.0085	0.0078	0.1542	0.1866	0.0056	0.0010	0.0859	0.6071	0.0121	0.7296	0.9338	0.2567	0.0490	0.0845
6					0.6509	0.2902	0.0021	0.0002	0.1060	0.4390	0.0517	0.0001	0.1671	0.0001	0.0001	0.0002	0.0001	0.0002
7						0.3608	0.0118	0.0066	0.1312	0.1781	0.1082	0.0003	0.2104	0.0007	0.0003	0.0003	0.0004	0.0007
8							0.0080	0.0082	0.0737	0.0468	0.0886	0.0003	0.1264	0.0008	0.0005	0.0003	0.0004	0.0004
10								0.4381	0.0819	0.0042	0.4919	0.0167	0.0970	0.0878	0.0256	0.2090	0.0008	0.6081
11									0.0192	0.0005	0.1155	0.0916	0.0289	0.3604	0.0932	0.7346	0.0004	0.5173
13										0.2033	0.5423	0.0004	0.9721	0.0007	0.0004	0.0010	0.0001	0.0112
14											0.0834	0.0001	0.3129	0.0001	0.0001	0.0002	0.0001	0.0001
15												0.0137	0.5612	0.0319	0.0065	0.0445	0.0017	0.1824
16													0.0008	0.2500	0.4441	0.0520	0.2547	0.0103
17														0.0020	0.0006	0.0042	0.0002	0.0161
18															0.5483	0.4080	0.0097	0.0928
19																0.0968	0.0098	0.0145
20																	0.0001	0.2645
21																		0.0001
23																		0.0001

Примечание. Жирным шрифтом выделены значения $p < 0.05$, свидетельствующие о достоверном различии выборок.
 Note. Values $p < 0.05$ are printed in bold, indicating a significant difference in the samples.

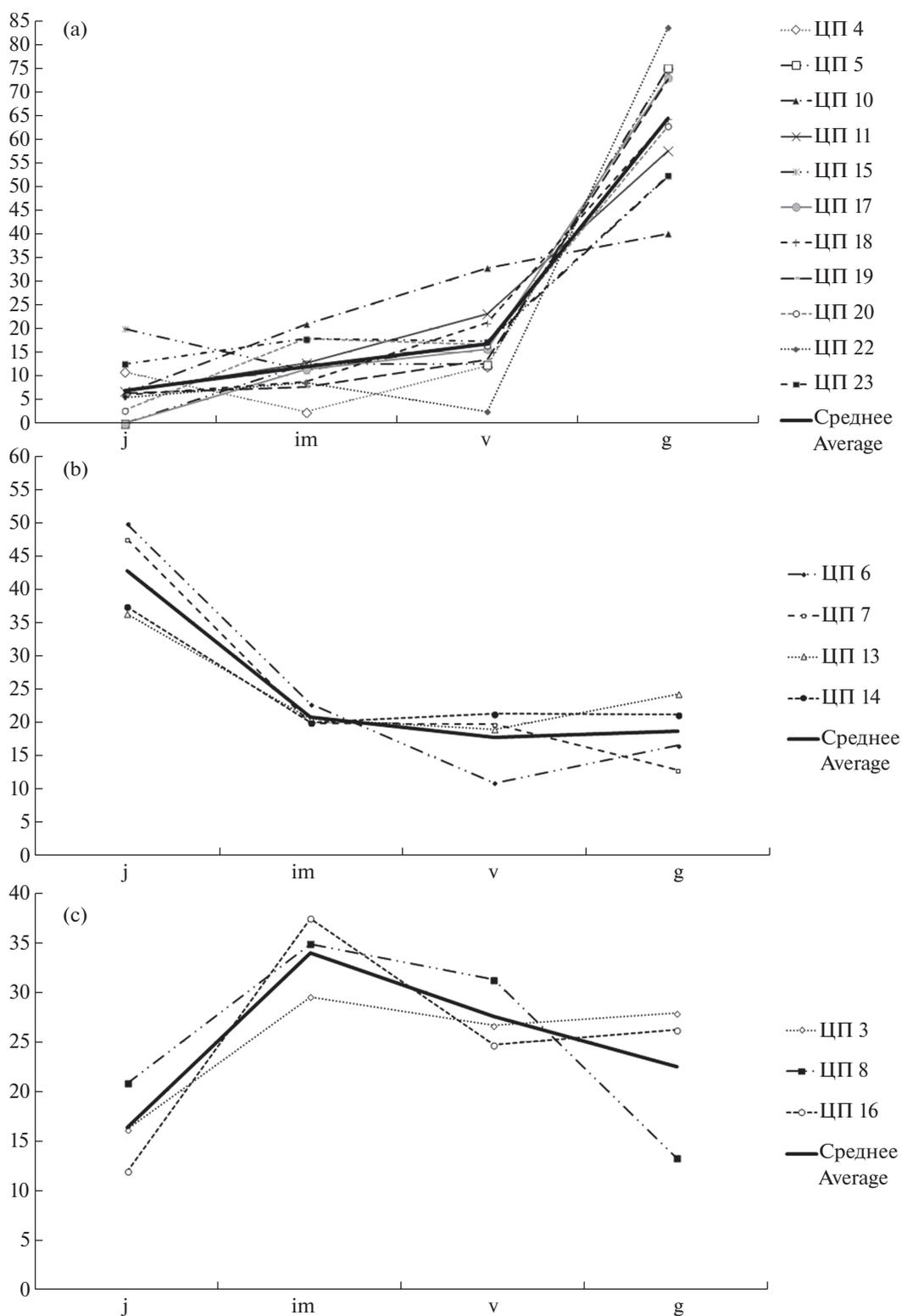


Рис. 3. Онтогенетические спектры некоторых ценопопуляций *Bulbocodium versicolor* Нижнего Поволжья в 2018 г.: а – с пиком на генеративных особях, б – с пиком на ювенильных особях, с – с пиком на иматурных особях. По оси ординат – доля особей в процентах; по оси абсцисс – онтогенетические группы.

Fig. 3. Ontogenetic spectra of some *Bulbocodium versicolor* cenopopulations of the Lower Volga in 2018: a – with a peak on generative individuals, b – with a peak on juvenile individuals, c – with a peak on immature individuals. Y-axis – the percentage of individuals; X-axis – ontogenetic groups.

к замедлению темпов его развития (Shelegeda, Shelegeda, 2001; Kuznetsov et al., 2011; Sokolov et al., 2011). Однако если пал возник до начала вегетации, то в онтогенетическом спектре *B. versicolor* весной максимум приходился на ювенильные и виргинильные особи при уменьшении их общей плотности (Krivoguchko, 2008).

Результаты нашего исследования также указывают на положительное влияние палов в период покоя *B. versicolor* на состояние его популяций. При этом снижение общего проективного покрытия в сообществе ведет к увеличению доли растений прегенеративного периода и средней плотности растений *B. versicolor*. Различие состоит в том, что в случае разового воздействия на ЦП, приводящего к резкому снижению общего проективного покрытия в сообществе (осенний пожар, сенокос в предыдущий наблюдению год), происходит, прежде всего, увеличение численности растений *B. versicolor* ювенильного состояния (рис. 3b), в то время как постоянное произрастание в условиях низкого общего проективного покрытия (на слаборазвитых почвах) приводит к большей доле растений *B. versicolor* имматурного и виргинильного состояний (рис. 3с).

Результаты исследования ЦП *B. versicolor* в 2018 г. показали наличие умеренной отрицательной корреляции ($r = -0.49$) между общим проективным покрытием и индексом восстановления (рис. 4a), в то время как между плотностью растений и общим проективным покрытием корреляция не выявлена (рис. 4b). Это указывает на зависимость доли растений прегенеративного периода в ЦП от общего проективного покрытия, т. е. свидетельствует о низкой конкурентной способности растений этого онтогенетического периода. Высокая положительная корреляция выявлена между средней плотностью растений на учетной площадке и индексом восстановления ($r = 0.74$) (рис. 4c), из чего следует, что средняя плотность растений *B. versicolor* определяется количеством особей прегенеративного периода.

Учитывая выявленную гетерогенность ЦП *B. versicolor* по индексу восстановления и существенную межпопуляционную изменчивость онтогенетической структуры в Нижнем Поволжье в один год наблюдения, был проведен мониторинг онтогенетической структуры и гетерогенности по индексу восстановления в течение 5–6 лет в ЦП Саратовской обл. (ЦП 3–8, 11) (рис. 5).

ЦП 3 расположена на крутом склоне холма южной экспозиции. Увлажнение сухостепное, от умеренного до сильно переменного. Почва – арено соль с выходами песчаника, богатая, слабо аллювиальная. Испытывает умеренное влияние пастбищной дигрессии.

С использованием критерия χ^2 показано, что субвыборки онтогенетических спектров в 2014,

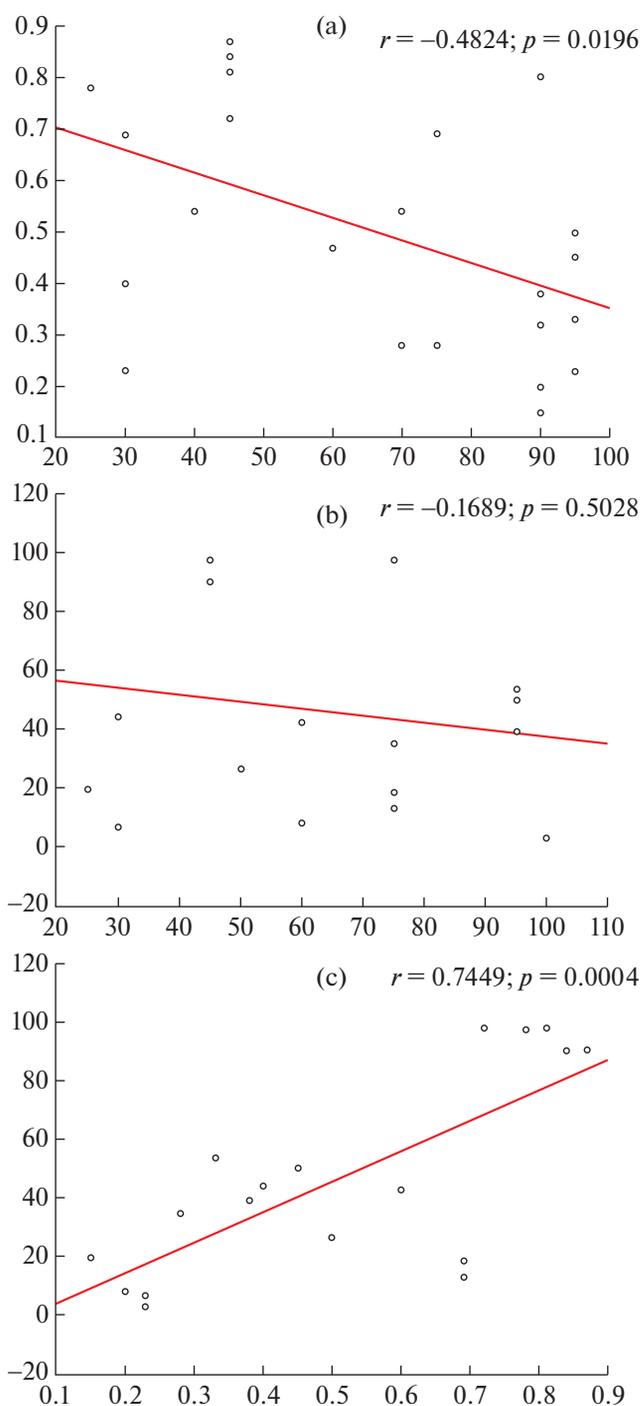


Рис. 4. Корреляционные отношения индекса восстановления и общего проективного покрытия (a), общего проективного покрытия и средней плотности растений (b), средней плотности растений и индекса восстановления (c) в ценопопуляциях *Bulbocodium versicolor* Нижнего Поволжья, исследованных в 2018 г.

Fig. 4. Correlations between the restoration index and total projective cover (a), total projective cover and average plant density (b), average plant density and restoration index (c) in cenopopulations of *Bulbocodium versicolor* of the Lower Volga region studied in 2018.

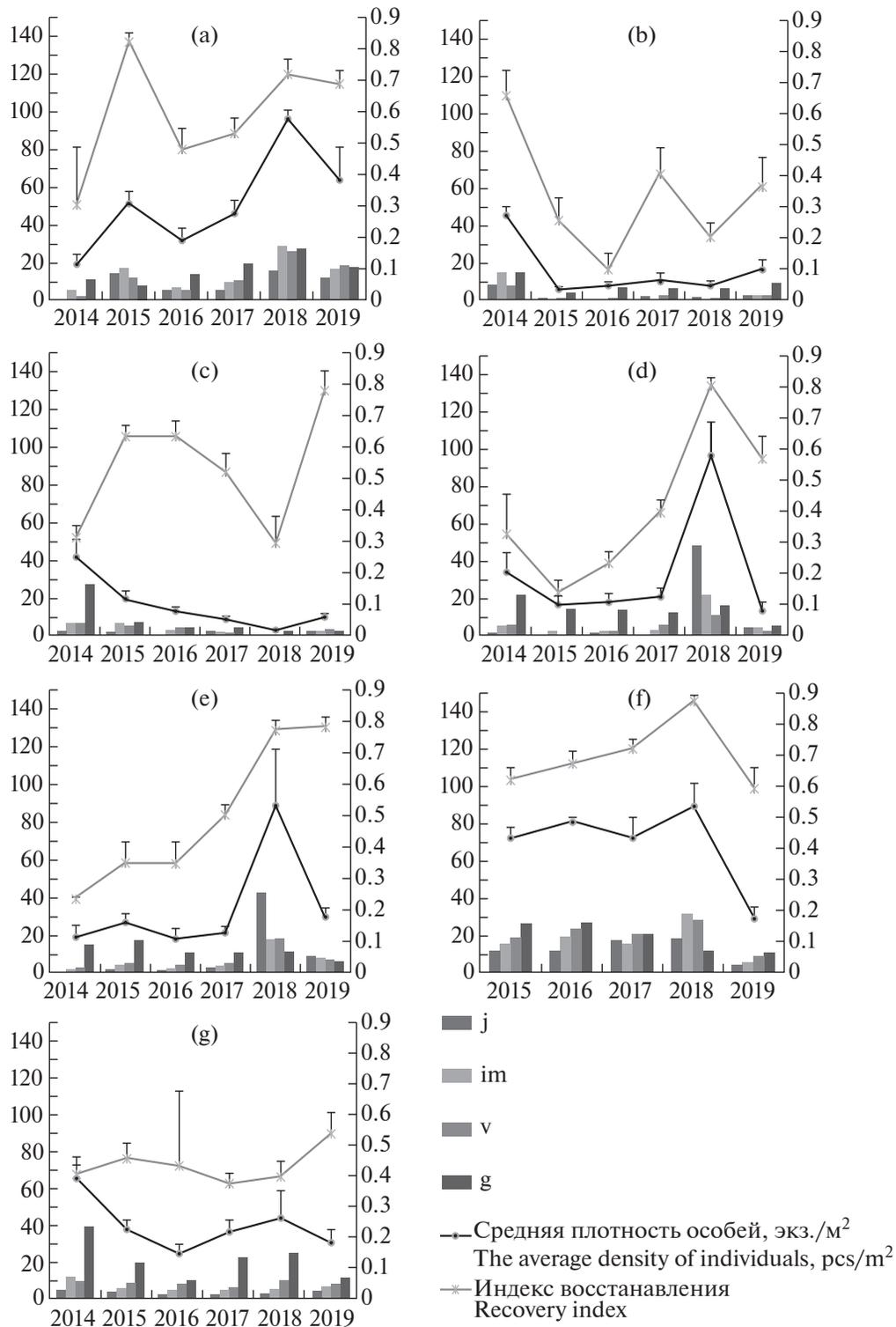


Рис. 5. Средняя плотность растений различных онтогенетических состояний и индекс восстановления на постоянных мониторинговых площадках в ценопопуляциях *Bulbocodium versicolor* из Саратовской области в 2014–2019 гг.: по оси абсцисс – годы мониторинга, по левой оси ординат – плотность особей (экз./м²), по правой оси ординат – индекс восстановления. а – ЦП 3; б – ЦП 4; в – ЦП 5; д – ЦП 6; е – ЦП 7; ф – ЦП 8; г – ЦП 11; j – ювенильные, im – имма-турные, v – виргинильные, g – генеративные особи.

Fig. 5. The average density of plants of various ontogenetic states and the recovery index at constant monitoring sites in *Bulbocodium versicolor* cenopopulations from the Saratov Region in 2014–2019: X-axis – years of monitoring, left Y-axis – the density of individuals (pcs/m²), right Y-axis – recovery index. a – CP 3; b – CP 4; c – CP 5; d – CP 6; e – CP 7; f – CP 8; g – CP 11; j – juvenile, im – immature, v – virginile, g – generative individuals.

2018 и 2019 гг. гетерогенны при уровне значимости $p \leq 0.005$. Для выборок 2015–2017 гг. гетерогенность не установлена. ЦП 3 отличается высокой и стабильной способностью к самовосстановлению и высокой средней плотностью особей на 1 м^2 (рис. 5а). В целом индекс восстановления здесь был выше 0.5, достигая в 2015 г. 0.8, а в 2018 г. – 0.7. Исключение составил только 2014 г., когда индекс восстановления был отмечен на уровне 0.35. Это связано, вероятно, с тем, что она находится на слаборазвитых почвах (ареносоли с выходом песчаника) и отличается относительно низким уровнем общего проективного покрытия во все годы мониторинга. Как следствие, растения вида имеют конкурентное преимущество, сохраняя год от года относительно высокую плотность и большую долю в онтогенетическом спектре растений прегенеративного периода. Низкий уровень средней плотности растений вида в ЦП в 2014 г. может быть связан с тем, что в августе – сентябре предыдущего года место расположения ЦП характеризовалось фактическим отсутствием осадков (рис. 2а) при нахождении ЦП в условиях сухостепного увлажнения, что и могло привести к круглогодичному покою части клубнелуковиц особей разных онтогенетических состояний весной 2014 г.

ЦП 4 расположена на пологом склоне южной экспозиции. Увлажнение средне- и сухостепное, умеренно переменное. Почва – чернозем солонцеватый, богатая, слабо аллювиальная. Испытывает умеренное влияние пастбищной дигрессии.

В 2018 и 2019 гг. субвыборки особей были гетерогенными при $p \leq 0.005$. Для выборок 2014–2017 гг. гетерогенность не установлена. Индекс восстановления ЦП 4 различных лет наблюдения достоверно различим (при $p = 0.0035$). Доля вклада изменчивости между выборками в общую изменчивость составляет 0.34. Парные сравнения индекса восстановления, основанные на индексе Шеффе, показали, что из 15 возможных пар семь пар имеют достоверные отличия. В целом для ЦП 4 (рис. 5б) в годы мониторинга характерно колебание общего проективного покрытия на довольно высоком уровне (зарастание злаками и другими видами). Последствием этого является снижение уровня и усиление нестабильности индекса восстановления, а также последовательное снижение средней плотности растений в ЦП.

ЦП 5 приурочена к склону северной экспозиции. Увлажнение лугово-степное (влажностепное), умеренно переменное. Почва – чернозем южный, довольно богатая, умеренно аллювиальная. Испытывает умеренное влияние пастбищной дигрессии.

Достоверная гетерогенность онтогенетических спектров выборок данной ЦП не была выявлена. Однако значения индекса восстановления

разных лет наблюдения достоверно различались (при $p = 0.0001$). Доля влияния изменчивости индекса восстановления между годами наблюдения в общей изменчивости составила 0.6. В ЦП 5 (рис. 5с) средняя плотность растений на 1 м^2 последовательно снижалась с 2014 по 2018 гг., что связано, вероятно, с интенсивным зарастанием местообитания *B. versicolor* разнотравьем и длиннокорневищными злаками. В 2019 г. средняя плотность растений в ЦП незначительно возросла до уровня 2017 г. Сравнительная однородность онтогенетических спектров субвыборок ЦП 5 может быть объяснена однородностью микрорельефа и структуры фитоценоза на всей площади ее произрастания в условиях влажностепного увлажнения на склоне северной экспозиции.

ЦП 6 расположена на равнине у подножия заброшенной железнодорожной насыпи. Увлажнение средне- и сухостепное, умеренно и сильно переменное. Почва – чернозем южный, богатая и довольно богатая, слабо аллювиальная. Испытывает умеренное влияние пастбищной дигрессии.

Выборки 2014 и 2018 гг. были гетерогенными при $p = 0.00099$ и $p = 2.2 \times 10^{-16}$, соответственно. Для выборок 2015–2017 гг. гетерогенность не установлена. В 2015 г. в ЦП 6 (рис. 5д) наблюдалось снижение индекса восстановления по сравнению с 2014 г. и его показатель составил 0.14. С 2016 г. отмечается тенденция плавного увеличения индекса восстановления. В 2018 г. он составил 0.81, а в остальные годы находился в диапазоне от 0.14 до 0.39. Осенний пожар в предыдущий год стал причиной увеличения численности ювенильных и, в меньшей мере, имматурных и виргинильных, и даже генеративных особей, что привело к резкому увеличению средней плотности растений в 2018 г., а это сказалось на существенном изменении ее онтогенетической структуры. Однако всплеск численности в 2018 г. особей прегенеративной группы, которая является наиболее уязвимой к действию факторов окружающей среды, не обеспечил ни роста, ни сохранения численности особей данной ЦП в 2019 г. Напротив, в 2019 г. плотность особей всех онтогенетических состояний даже резко снизилась (до уровня, уступающего таковой в 2014–2017 гг.). Это может быть объяснено тем, что в ЦП вида колебание численности особей зачастую связано со способностью клубнелуковицы любого онтогенетического состояния переходить в состояние круглогодичного покоя и, соответственно, выходить из него через разное количество лет (Melnik et al., 2007). Высокое количество осадков в апреле–мае–июне 2017 г. (рис. 2б) могло сказаться на выходе из круглогодичного покоя клубнелуковиц разного онтогенетического состояния и их активной вегетации в 2018 г. на освобожденном после пожара пространстве. Чрезвычайно малое коли-

чество осадков в период активного роста и развития проростков *B. versicolor* в апреле–мае–июне 2018 г. и быстрое восстановление наземной вегетативной массы видов сообщества привело или к сильному выпадению, или, что более вероятно, к переходу части особей *B. versicolor* всех онтогенетических состояний к круглогодичному покою и снижению индекса восстановления в 2019 г. до 0.64.

ЦП 7 находится на склоне балки южной экспозиции. Увлажнение среднестепное, умеренно переменное. Почва – чернозем южный, богатая и довольно богатая, слабо и умеренно аллювиальная. Испытывает умеренное влияние пастбищной дигрессии.

Гетерогенность субвыборок была достоверной только для выборки 2018 г. Однако индекс восстановления ЦП различных лет наблюдения оказался достоверно различим. Доля вклада изменчивости между выборками в общую изменчивость составила 0.74. В ЦП 7 колебание индекса восстановления в период с 2014 по 2017 гг. было незначительным и имело тенденцию увеличения с 0.24 до 0.50. Затем отмечен его резкий скачок в 2018 г. до 0.83. Высоким, в отличие от ЦП 6, он оставался и в 2019 г. (рис. 5е), однако, как и в ЦП 6, средняя плотность растений в ЦП 7 в 2019 г. резко снизилась до уровня, уступающего таковому в 2014–2017 гг., хотя доля растений прегенеративного периода в онтогенетическом спектре оставалась высокой. Осенью 2017 г. эта ЦП также подверглась степному пожару, с чем, вероятно, и связан всплеск численности особей ювенильного периода в 2018 г. Обе ЦП расположены относительно недалеко друг от друга, близки друг к другу по экологическим условиям. Различие в динамике их онтогенетической структуры, но не в средней плотности растений, в период с 2018 по 2019 г. может быть связано с особенностями микро рельефа: ЦП 7 находится на склоне балки, а ЦП 6 – на выровненном участке. Соответственно первая из них в 2019 г. имела среднестепное (не имела дефицита почвенной влаги), а вторая – сухостепное увлажнение, испытывая дефицит почвенной влаги.

ЦП 8 расположена на днище балки. Увлажнение сухостепное, от умеренного до сильно переменного. Почва – ареносол, слабо или умеренно аллювиальная. Испытывает умеренное влияние пастбищной дигрессии.

Использование критерия χ^2 показало гетерогенность субвыборок для выборок всех лет мониторинга при $p \leq 0.005$. Индекс восстановления ЦП 8 различных лет наблюдения также достоверно различим. Доля вклада изменчивости между выборками в общую изменчивость составляет 0.37. Колебание индекса восстановления и средней плотности растений в ЦП 8 в различные годы

мониторинга незначительно, а уровень их во все годы, кроме 2019 г., высок (рис. 5ф). При этом наблюдается незначительный, но устойчивый рост индекса восстановления с 2014 по 2018 гг. Однако в 2019 г. индекс восстановления снизился до уровня, несколько уступающего даже уровню 2014 г., хотя и оставался выше 0.5. Средняя плотность растений после повышения в 2018 г. с 70 до 90 экз./м² на следующий год резко (в три раза) снизилась (с 90 до 30 экз./м²). За годы мониторинга данная ЦП была самой стабильной по параметрам средней плотности растений и индексу восстановления. Это, как и в случае с ЦП 3, связано с ее расположением на слабозрелых почвах (ареносоли) при низком уровне общего проективного покрытия в сообществе (50%) (рис. 2с). В 2019 г. снижение плотности и индекса восстановления произошло за счет резкого снижения доли растений прегенеративного периода, скорее всего, по причине засухи в апреле–мае–июне 2018 г. К 2019 г. значительная часть растений прегенеративного периода или элиминировала, или осталась в состоянии покоя.

ЦП 11 расположена на днище лимана. Увлажнение лугово-степное (влажностепное), сильно переменное. Почва каштановая солонцеватая, слабо аллювиальная. Испытывает умеренное влияние пастбищной дигрессии.

Все субвыборки этой ЦП оказались гетерогенными ($p \leq 0.05$). Однако парные сравнения индекса восстановления, основанные на тесте Шеффе, достоверных различий между выборками не показали. Оценка доли влияния изменчивости между выборками составила 0.09. Таким образом, несмотря на гетерогенность выборок, индекс восстановления этой ЦП в разные годы достоверно не различался и составлял около 0.4–0.5. ЦП 11 существует при равномерной пастбищной нагрузке, других существенных внешних воздействий разового характера, кроме разной степени затопления паводковыми водами, за годы мониторинга не наблюдалось. Для фитоценоза характерна пространственная неоднородность, связанная с микропонижениями и, соответственно, с неравномерностью затопления при наполнении лимана вешними водами, которая и привела к пространственной гетерогенности распределения особей *B. versicolor*. Общее проективное покрытие составляет 30–50%, при практическом отсутствии ветоши, что говорит о слабой задернованности ЦП и благоприятных условиях для развития особей прегенеративной группы, так как растения именно этой группы не способны конкурировать с другими растениями сообщества. В связи с этим ЦП является относительно стабильной: в ней около половины особей относятся к прегенеративному периоду. При этом средняя плотность особей на 1 м² также сохраняет относи-

тельную стабильность во все годы наблюдения на уровне 30–40 экз.м², за исключением 2014 г., когда она достигала 60 и более особей на 1 м² (рис. 5г). Высокая средняя плотность растений в 2014 г. может быть связана с высоким уровнем осадков в июле и сентябре предыдущего года, что могло спровоцировать выход из покоя клубнелуковиц растений генеративного периода, пребывавших в покоящемся состоянии.

Как видно, возможны разные сценарии изменения онтогенетической структуры ЦП *B. versicolor* в зависимости от складывающихся в них экологических условий и особенностей мест произрастания. Плотность пространственного распределения особей разных онтогенетических состояний также существенно различается и кардинально изменяется при изменении условий произрастания, например, при зарастании, после пожара или сенокоса. В отдельные годы всходы *B. versicolor* могут не появляться вовсе. Массовое их выпадение или переход в состояние круглогодичного покоя происходит, например, при наступлении ранневесенней засухи или угнетении другими растениями при сильной задернованности участка. В отсутствие изменения внешних факторов, воздействующих на ЦП, их онтогенетические спектры остаются относительно стабильными и обладают слабой степенью динамичности.

Лабильность популяционных показателей *B. versicolor* указывает на то, что он является реактивным эксплерентом, способным очень быстро захватывать освободившиеся площади, но и освобождать их при вытеснении конкурентными видами. Этот вид способен массово развиваться на территориях с катастрофически снизившимся общим проективным покрытием благодаря запасу семян и покоящихся клубнелуковиц в почве.

ВЫВОДЫ

Онтогенетические спектры субвыборок *B. versicolor* чаще всего неоднородны в пределах выборки (ценопопуляции), что связано с неоднородностью пространственного размещения особей по причинам особенности распространения семян, неоднородности микрорельефа или фитоценоза и требует адекватного статистического анализа.

Онтогенетические спектры ЦП *B. versicolor*, как правило, имеют максимум на генеративных растениях. Редко встречаются спектры с пиком на растениях ювенильного онтогенетического состояния. В этом случае всплеск численности пре-генеративных растений связан с нарушениями в фитоценозе, приводящими к низкому общему проективному покрытию. Пик на растениях им-матурного и (или) виргинильного онтогенетиче-

ского состояния свойственен ЦП, расположенным на слаборазвитых почвах, на которых сообщество также имеет низкое общее проективное покрытие.

Средняя плотность растений вида в ЦП определяется теми же экологическими факторами и той же направленности, что и формирование ее онтогенетической структуры. При зарастании фитоценоза длиннокорневищными злаками и последовательном увеличении общего проективного покрытия *B. versicolor* выпадает из сообщества.

Погодные условия, прежде всего, в период активной вегетации, цветения, формирования и перехода в состояние покоя клубнелуковиц *B. versicolor*, сказываются на численности, плотности и соотношении особей различного онтогенетического состояния в последующий год. Условия сильной засухи в этот период провоцируют переход растений разного онтогенетического состояния в круглогодичный покой, а большое количество осадков — приводит к выходу из состояния круглогодичного покоя клубнелуковиц, пребывавших в нем в предыдущий год (или годы).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Agafonov et al.] Агафонов В.А., Кузнецов Б.И., Нергобов В.В. 2009. К характеристике растительного покрова степных местообитаний брандушки разноцветной (*Bulbocodium versicolor* (Ker.-Gawl.) Spreng.) в Воронежской области. — Поволжский экологический журнал. 3: 258–262.
- [Chervona...] Червона книга України. Рослинний світ. 2009. Київ. 912 с.
- Conti F., Aurelio M., Franco P. 1997. Liste Rosse Regionali delle Piante d'Italia. Camerino. 139 p.
- Conti F., Bartolucci F. 2012. Specie a rischio in Abruzzo. Elenco delle piante di interesse conservazionistico. — In: La Biodiversità vegetale in Abruzzo. Tutela e conservazione del patrimonio vegetale abruzzese. Abruzzo. P. 81–109.
- Csapody I. 1982. Védett növényeink. Budapest. 349 p.
- [Czerepanov] Черепанов С.К. 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб. 992 с.
- [Glotov] Глотов Н.В. 1998. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений. — В сб.: Жизнь популяций в гетерогенной среде. Ч. 1. Йошкар-Ола. С. 146–149.
- [Goncharenko, Karpenko] Гончаренко І.В., Карпенко К.К. 1998. Брандушка різнокольорова (*Bulbocodium versicolor* (Ker.-Gawl.) Spreng.) на Сумщині. — В сб.: Вакалівщина. До 30-річчя біологічного стаціонару Сумського педінституту: Збірник наукових праць. Суми. С. 211–215.
- [Grokhlina, Khanina] Грохлина Т.И., Ханина Л.Г. 2015. О компьютерной обработке геоботанических описаний по экологическим шкалам. — В сб.: Математическое моделирование в экологии. Материалы

- четвертой национальной научной конференции с международным участием. Пушино. С. 63–64.
- [Ivahov] Иванов С.М. 2014. Анализ онтогенетических спектров гетерогенных популяций: Дис. ... канд. биол. наук. Нижний Новгород. 116 с.
- [Krasnaya...] Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). 2008. М. 855 с.
- [Krasnaya...] Красная книга Саратовской области: Грибы. Лишайники. Растения. Животные. 2006. Саратов. 528 с.
- [Krivoruchko] Криворучко Т.В. 2005. Особливості поширення, вікові спектри та морфологічні показники ценопопуляцій *Bulbocodium versicolor* (Ker.-Gawl.) Spreng. деяких заповідних територій у межах Полтавської області. – Збірник наук. праць Полтавського держ. пед. ун-ту ім. В.Г. Короленка. Серія “Екологія. Біологічні науки”. 4 (43): 45–52.
- Kulikova L.V., Kashin A.S., Shilova I.V., Petrova N.A. 2019. Some ecological peculiarities of *Bulbocodium versicolor* (Ker.-Gawl.) Spreng. (Colchicaceae, Magnoliophyta) in the Lower Volga region. – Biol. Bull. 47 (10): 96–103.
- [Kulikova et al.] Куликова Л.В., Шилова И.В., Серова Л.А., Кашин А.С. 2017. Особенности прорастания семян брандушки разноцветной (*Bulbocodium versicolor* (Ker.-Gawl.) Spreng.) в лабораторных условиях. – Бюл. бот. сада Саратов. гос. ун-та. 15 (2): 53–57. <https://doi.org/10.18500/1682-1637-2017-15-2-53-57>
- [Kuznetsov et al.] Кузнецов Б.И., Моисеева Е.В., Глазнева О.С. 2011. Семенная продуктивность ранневесенних степных эфемероидов на примере *Bulbocodium versicolor* (Ker.-Gawl.) Spreng. и *Bellevalia sarmatica* (Pall. ex Georgi) в природных условиях и в культуре. – Вестн. Воронежск. гос. ун-та. Серия: География. Геоэкология. 2: 104–106.
- [Melnik et al.] Мельник В.И., Гриценко В.В., Шевченко Д.Ю. 2006а. Ареал, эколого-ценотические условия местообитаний и структура популяций *Bulbocodium versicolor* (Ker.-Gawl.) Spreng. (Melanthiaceae). – Интродукція рослин. 1: 23–35.
- [Melnik et al.] Мельник В.И., Гриценко В.В., Шевченко Д.Ю. 2006б. *Bulbocodium versicolor* (Melanthiaceae) в Украине. – Бот. журн. 91 (10): 88–97.
- [Melnik et al.] Мельник В.И., Гриценко В.В., Шевченко Д.Ю., Диденко С.Я. 2007. *Bulbocodium versicolor* (Melanthiaceae) – редкий вид флоры Европы. Киев. 44 с.
- [Metodychni...] Методичні рекомендації щодо вивчення популяцій брандушки різнобарвної *Bulbocodium versicolor* (Ker Gawl.). 2016. Підготовлено Драбинюк Г.В. http://www.pryingul.inf.ua/articles/MR-brandushka_2016.pdf
- Oltean M., Negreanu G., Popescu A., Roman N., Dihoru G., Sanda V., Mihailescu S. 1994. Lișta rosie a plantelor superioare din România. – In: Studii, Sinteze, Documentații de Ecologie. Vol. 1. Timișoara. P. 1–52.
- [Petrova et al.] Петрова Н.А., Шилова И.В., Кашин А.С., Березуцкий М.А., Серова Л.А., Решетникова Т.Б. 2015. О распространении брандушки разноцветной в Саратовской области. – Бюл. бот. сада Саратов. гос. ун-та. 13: 25–31.
- [Pogrebennik et al.] Погребенник В.П., Кучерява Л.Ф., Нечитайло В.А., Хоменко Ж.И. 1987. Редкие и исчезающие растения в урочище “Шандровский лес”. – В сб.: Охрана, изучение и обогащение растительного мира. Вып. 14. Киев. С. 13–18.
- [Pravila...] Правила сбора редких и находящихся под угрозой исчезновения видов растений (для ботанических садов). 1981. – Бюл. ГБС. 119: 94–96.
- [Ramenskii et al.] Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижикова О.Н., Антипин Н.А. 1956. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М. 471 с.
- [Sagalaev, Shantser] Сагалаев В.А., Шанцер И.А. 2006. Сем. 36. Colchicaceae DC. – Безвременниковые. – В кн.: Флора Нижнего Поволжья. Т. 1. М. С. 331–333.
- [Shelegeda, Shelegeda] Шелегеда В., Шелегеда Е. 2001. Экспедиция “Первоцветы Запорожья”: Атлас – справочник для экологических некоммерческих организаций. Запорожье. 92 с.
- [Sokolov et al.] Соколов И.Д., Соколова Е.И., Буылкина Н.Ю., Бережной М.В. 2011. Классификация факторов, влияющих на численность наземных растений из Красной книги Украины (на примере *Bulbocodium versicolor* (Ker Gawl.) Spreng и *Tulipa quercetorum* Klokov et Zoz). – Науковий вісник ЛНАУ. Серія Біологічні науки. 28: 92–96.
- [Solnyshkina] Солнышкина Е.Н. 2018. Брандушка разноцветная *Bulbocodium versicolor* (Ker-Gawl.) Spreng. на участке Ямская степь Государственного природного заповедника “Белогорье”. – В сб.: Региональные ботанические исследования как основа сохранения биоразнообразия. Материалы Всероссийской (с международным участием) научной конференции. Воронеж. С. 152–155.
- Sramkó G., Gulyás G., Matus G., Rudnóy Sz., Illyés Z., Bratek Z., Molnár A. V. 2008. Leaf width, nrDNA and cpDNA its sequence variation within Central European *Bulbocodium vernum* and *B. versicolor* (Colchicaceae) populations: are there really two taxa? – Acta Biol. Hung. 59 (1): 103–114. <https://doi.org/10.1556/ABiol.59.2008.1.9>
- [Statisticheskaya...] Статистическая среда R. <https://cran.r-project.org> (Дата обращения: 26.11.2019).
- [Tsenoropulyatsii...] Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). 1976. М. 217 с.
- [Tsenoropulyatsii...] Ценопопуляции растений (развитие и взаимоотношения). 1977. М. 131 с.
- [Tsenoropulyatsii...] Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). 1988. М. 184 с.

- [Tzvelev] Цвелев Н.Н. 1979. Брандушка — *Bulbocodium* L. — В кн.: Флора Европейской части СССР. Т. 4. Л. С. 218.
- Valentine D.H. 1980. *Bulbocodium* L. — In: Flora Europaea. Vol. 5. Cambridge. P. 25.
- Vinnersten A., Reeves G. 2003. Phylogenetic relationships within Colchicaceae. — *Am. J. Bot.* 90 (10): 1455–1462.
- [Zhukova et al.] Жукова О.В., Иванов С.М., Глотов Н.В. 2014. Онтогенетические спектры ценопопуляций *Alchemilla vulgaris* L. s.l. — *Вестн. Удмуртск. ун-та: Биология. Науки о Земле.* 2: 14–20.
- [Zubkova et al.] Зубкова Е.В., Ханина Л.Г., Грохлина Т.И., Дорогова Ю.А. 2008. Компьютерная обработка геоботанических описаний по экологическим шкалам с помощью программы EcoScaleWin. Учебное пособие. Йошкар-Ола. 96 с.

ONTOGENETIC STRUCTURE OF *BULBOCODIUM VERSICOLOR* (MELANTHIACEAE) CENOPOPULATIONS IN THE LOWER VOLGA REGION

A. S. Kashin^{a, #}, L. V. Kulikova^a, N. A. Petrova^a, I. V. Shilova^a,
A. S. Parkhomenko^a, and M. V. Lavrentiev^a

^a Chernyshevsky Saratov State University
Astrakhanskaya Str., 83, Saratov, 410010, Russia

[#]e-mail: kashinas2@yandex.ru

In the years 2014 to 2019, we monitored the ontogenetic structure of the protected species *Bulbocodium versicolor* (Ker Gawl.) Spreng. (Melanthiaceae) and conducted a geobotanic research of its cenopopulations in 23 localities in the Lower Volga region. The research showed that throughout the studied territory *B. versicolor* grows in dissociated localities or as sporadic plants. The cenopopulations are heterogeneous in terms of the ontogenetic spectra of subsamples due to varying distribution of the specimens throughout a diverse microrelief and phytocenosis. In view of this, the analysis employed the methodological guidelines and statistical algorithm of the OntoParam program (Glotov, Ivanov, 2014). We found out that in the total variability of all ontogenetic spectra, the proportion of interpopulation variability of the restoration index accounts for 0.7. In general, in *B. versicolor* cenopopulations, the ontogenetic spectra have a maximum in generative plants. The spectra with a peak in juvenile plants are rare. In such cases, the increase in the share of pre-generative plants is linked to the disturbance of a phytocenosis that results in the deterioration of both the total projective cover and the dead grass density. A peak in the plants of the immature and/or virginile ontogenetic stages is characteristic of the cenopopulations growing on raw soils and having a poor total projective cover. Furthermore, the study revealed a moderate negative correlation ($r = -0.49$) between the total projective cover and restoration index. The average plant density in a cenopopulation is impacted on by the same ecological factors as its ontogenetic structure. Whenever a phytocenosis is overgrown by long-rhizomatous grasses and the total projective cover increases, *B. versicolor* falls out of the plant community. The weather conditions, especially during the active vegetation, flowering, forming of bulbotuber and its transition into dormancy, have an impact on the next-year number and density of the *B. versicolor* population as well as on the ratio of specimens in various ontogenetic stages. During the above mentioned period, an intensive drought provokes the elimination of juvenile specimens as well as the transition of plants in various ontogenetic stages into the all-year dormancy, while a heavy precipitation results in the bulbotubers quitting the all-year dormancy in the following season (or seasons).

Keywords: ontogenetic structure, heterogeneity of cenopopulations, limiting factors, *Bulbocodium versicolor*, Lower Volga region

REFERENCES

- Agafonov V.A., Kuznetsov B.I., Negrobov V.V. 2009. K kharakteristike rastitel'nogo pokrova stepnykh mestobitanii brandushki raznotsvetnoi (*Bulbocodium versicolor* (Ker-Gawl.) Spreng.) v Voronezhskoy oblasti [On the characterization of the vegetation cover of the steppe habitats of the varicoloured multicolor (*Bulbocodium versicolor* (Ker-Gawl.) Spreng.) In the Voronezh Region]. — *Povolzhskii ekologicheskii zhurnal.* 3: 258–262 (In Russ.).
- Chervona kniga Ukrainy. Roslinnii swit [Red Book of Ukraine. Flora]. 2009 Kyiv. 912 p. (In Ukr.).
- Conti F., Aurelio M., Franco P. 1997. Liste Rosse Regionali delle Piante d'Italia. Camerino. 139 p.
- Conti F., Bartolucci F. 2012. Specie a rischio in Abruzzo. Elenco delle piante di interesse conservazionistico. — In: La Biodiversità vegetale in Abruzzo. Tutela e conservazione del patrimonio vegetale abruzzese. Abruzzo. P. 81–109.
- Csapody I. 1982. Védett növényeink. Budapest. 349 p.
- Czerepanov S.K. 1995. Plantae vasculares Rossicae et civitatum collimitaneorum (in limics USSR olim). St. Petersburg. 992 p. (In Russ.).

- Glotov N.V. 1998. Ob otsenke parametrov vozrastnoi struktury populyatsii rastenii [Assessment of the parameters of the age structure of plant populations]. – In: Zhizn' populyatsii v geterogennoi srede. Part 1. Yoshkar-Ola. P. 146–149 (In Russ.).
- Goncharenko I.V., Karpenko K.K. 1998. Brandushka riznokol'orova (*Bulbocodium versicolor* (Ker.-Gawl.) Spreng.) na Sumshchyni [Brandushka riznokol'orova (*Bulbocodium versicolor* (Ker.-Gawl.) Spreng.) na Sumshchyni]. – In: Vakalivshchyna. Do 30-richchya biolohichnoho statsionaru Sums'koho pedinstytutu: Zbirnyk naukovykh prats'. Sumy. P. 211–215. (In Ukr.).
- Grokhlina T.I., Khanina L.G. 2015. O komp'yuternoy obrabotke geobotanicheskikh opisaniy po ekologicheskim shkalam. [On computer processing of geobotanical descriptions on ecological scales]. – In: Matematicheskoye modelirovaniye v ekologii. Materialy chetvertoi natsional'noi nauchnoi konferentsii s mezhdunarodnym uchastiyem. Pushchino. P. 63–64 (In Russ.).
- Ivanov S.M. 2014. Analiz ontogeneticheskikh spektrov geterogenykh populyatsiy [Analysis of ontogenetic spectra of heterogeneous populations]: Diss. Kand. Sci. Nizhny Novgorod. 116 p. (In Russ.).
- Krasnaya kniga Rossiyskoi Federatsii (rasteniya i griby). [Red Book of the Russian Federation (plants and fungi)]. 2008. Moscow. 855 p. (In Russ.).
- Krasnaya kniga Saratovskoi oblasti: Griby. Lishayniki. Rasteniya. Zhivotnyye. [Red Book of the Saratov Region: Fungi. Lichens. Animals]. 2006. Saratov. 528 p. (In Russ.).
- Kryvoruchko T.V. 2005. Osoblyvosti poshyrennya, vikovi spektry ta morfolohichni pokaznyky tsenopopulyatsiy *Bulbocodium versicolor* (Ker.-Gawl.) Spreng. deyakykh zapovidnykh terytoriy u mezhakh Poltav'skoyi oblasti [Distribution features, age spectra, and morphological indices of *Bulbocodium versicolor* (Ker.-Gawl.) Spreng. populations. some protected areas within the Poltava region]. – In: Zbirnyk nauk. prats' Poltav'skoho derzh. ped. un-tu im. V.H. Korolenka. Seriya "Ekolohiya. Biolohichni nauky". 4 (43): 45–52 (In Ukr.).
- Kulikova L.V., Kashin A.S., Shilova I.V., Petrova N.A. 2019. Some ecological peculiarities of *Bulbocodium versicolor* (Ker.-Gawl.) Spreng. (Colchicaceae, Magnoliophyta) in the Lower Volga region. – Biol. Bull. 47 (10): 96–103.
- Kulikova L.V., Shilova I.V., Serova L.A., Kashin A.S. 2017. Features of seed germination *Bulbocodium versicolor* in the laboratory. – Bull. Bot. Gard. Sarat. State Univ. 15 (2): 53–57 (In Russ.).
<https://doi.org/10.18500/1682-1637-2017-15-2-53-57>
- Kuznetsov B.I., Moiseyeva Ye.V., Glazneva O.S. 2011. Semennaya produktivnost' rannevesennikh stepnykh efemeroidov na primere *Bulbocodium versicolor* (Ker.-Gawl.) Spreng. i *Bellevalia sarmatica* (Pall. ex Georgi) v prirodnykh usloviyakh i v kul'ture [Seed productivity of early spring steppe ephemeroids using *Bulbocodium versicolor* (Ker.-Gawl.) Spreng. and *Bellevalia sarmatica* (Pall. ex Georgi) in natural conditions and culture]. – Bulletin of Voronezh State University. Series: Geography. Geoecology. 2: 104–106 (In Russ.).
- Melnik V.I., Gritsenko V.V., Shevchenko D.Yu. 2006a. Areal, ekologo-tsenoticheskiye usloviya mestoobitaniy i struktura populyatsiy *Bulbocodium versicolor* (Ker.-Gawl.) Spreng. (Melanthiaceae) [The range, ecological and coenotic conditions of the habitats, and population structure of *Bulbocodium versicolor* (Ker. – Gawl.) Spreng. (Melanthiaceae)]. – Introductia roslin. 1: 23–35 (In Russ.).
- Melnik V.I., Gritsenko V.V., Shevchenko D.Yu. 2006b. *Bulbocodium versicolor* (Melanthiaceae) in Ukraine. – Botanicheskii zhurnal. 91 (10): 88–97 (In Russ.).
- Melnik V.I., Gritsenko V.V., Shevchenko D.Yu., Didenko S.Ya. 2007. *Bulbocodium versicolor* (Melanthiaceae) – rare species of Europe (geographical distribution, habitats and structure of populations). Kiev. 44 p. (In Russ.).
- Metodychni rekomendatsiyi shchodo vyvchennya populyatsiy brandushky riznobarvnoyi *Bulbocodium versicolor* (Ker Gawl.) [Methodological recommendations for the study of populations of the multicolored *Bulbocodium versicolor* (Ker Gawl.)]. 2016. Prepared Drabinyuk G.V. http://www.pryingul.inf.ua/articles/MR-brandushka_2016.pdf. (In Ukr.).
- Oltean M., Negreanu G., Popescu A., Roman N., Dihoru G., Sanda V., Mihailescu S. 1994. Lišta rosie a plantelor superioare din România. – In: Studii, Sinteze, Documentații de Ecologie. Vol. 1. Timișoara. P. 1–52.
- Petrova N.A., Shilova I.V., Kashin A.S., Berezutsky M.A., Serova L.A., Reshetnikova T.B. 2015. The location of *Bulbocodium versicolor* in Saratov region about – Bull. Bot. Garden Sarat. Univ. 13: 25–31 (In Russ.).
- Pogrebennik V.P., Kucheryava L.F., Nechitaylo V.A., Khomenko Zh.I. 1987. Redkiye i ischezayushchiye rasteniya v urochishche "Shandrovskii les". [Rare and endangered plants in the tract "Shandrovsky forest"]. – In: Okhrana, izucheniye i obogashcheniye rastitel'nogo mira. Vyp. 14. Kiev. P. 13–18 (In Russ.).
- Pravila sbora redkikh i nakhodyashchikhsya pod ugrozoy ischeznoveniya vidov rasteniy (dlya botanicheskikh sadov). [Rules for the collection of rare and endangered plant species (for botanical gardens)]. 1981. – Bulletin GBS. 119: 94–96 (In Russ.).
- Rabotnov T.A. 1950. Zhiznennyi tsikl mnogoletnikh travyanistykh rasteniy v lugovykh tsenozakh. [The life cycle of perennial herbaceous plants in meadow cenoses]. – In: Proceedings of the BIN, USSR Academy of Sciences. Ser. 3. Geobotany. Vol. 6. Moscow – Leningrad. P. 7–204 (In Russ.).
- Ramenskii L.G., Tsatsenkin I.A., Chizhikova O.N., Antipin H.A. 1956. Ekologicheskaya otsenka kormovykh ugodiy po rastitel'nomu pokrovu. [Ecological assessment of forage land by vegetation]. Moscow. 471 p. (In Russ.).
- Sagalayev V.A., Shantser I.A. 2006. Sem. 36. Colchicaceae DC. – Bezzvremennikovyye. – In: Flora of the Lower Volga. T. 1. Moscow. P. 331–333 (In Russ.).
- Shelegeda V., Shelegeda Ye. 2001. Ekspeditsiya "Perovotsvety Zaporozh'ya": Atlas – spravochnik dlya ekologicheskikh nekommercheskikh organizatsiy [Expedition "Primroses of Zaporozhye": Atlas – a directory for environmental non-profit organizations]. Zaporozhye. 92 p. (In Russ.).
- Sokolov I.D., Sokolova E.I., Butylkina N.Yu., Berezhenoy M.V. 2011. Klassifikatsiya faktorov, vliyayushchikh

- na chislennost' nazemnykh rasteniy iz Krasnoy knigi Ukrainy (na primere *Bulbocodium versicolor* (Ker Gawl.) Spreng i *Tulipa quercetorum* Klokov et Zoz). [Classification of factors affecting the number of land plants from the Red Book of Ukraine (by the example of *Bulbocodium versicolor* (Ker Gawl.) Spreng and *Tulipa quercetorum* Klokov et Zoz)]. — Naukovyy visnyk LNAU. Seriya Biolohichni nauky. 28: 92–96 (In Russ.).
- Solnyshkina Ye.N. 2018. Brandushka raznotsvetnaya *Bulbocodium versicolor* (Ker-Gavel.) Spreng. na uchastke Yamskaya step' Gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika "Belogor'ye" [Brandushka multicolored *Bulbocodium versicolor* (Ker-Gavel.) Spreng. on the Site of the Yamal Steppe of the State Nature Reserve "Belogorje"]. — In: Regional'nyye botanicheskiye issledovaniya kak osnova sokhraneniya bioraznobraziya. Materialy Vserossiyskoi (s mezhdunarodnym uchastiyem) nauchnoi konferentsii. Voronezh. P. 152–155 (In Russ.).
- Sramkó G., Gulyás G., Matus G., Rudnóy Sz., Illyés Z., Bratek Z., Molnár A. V. 2008. Leaf width, nrDNA and cpDNA its sequence variation within Central European *Bulbocodium vernum* and *B. versicolor* (Colchicaceae) populations: are there really two taxa? — Acta Biol. Hungarica. 59 (1): 103–114 (In Eng.).
<https://doi.org/10.1556/ABiol.59.2008.1.9>
- Statisticheskaya sreda R. [Statistical environment R.]
<https://cran.r-project.org> (accessed: 11.26.2019).
- Tsenopopulyatsii rasteniy (osnovnyye ponyatiya i struktura). [Coenopopulations of plants (basic concepts and structure)]. 1976. Moscow. 217 p. (In Russ.).
- Tsenopopulyatsii rasteniy (ocherki populyatsionnoy biologii). [Coenopopulations of plants (essays of population biology)]. 1988. Moscow. 184 p. (In Russ.).
- Tsenopopulyatsii rasteniy (razvitiye i vzaimootnosheniya). [Coenopopulations of plants (development and relationships)]. 1977. Moscow. 131 p. (In Russ.).
- Tzvelev N.N. 1979. Brandushka — *Bulbocodium* L. — In: Flora of the European part of the USSR. T. 4. Leningrad. P. 218 (In Russ.).
- Valentine D.H. 1980. *Bulbocodium* L. — Flora Europaea. Vol. 5. Cambridge. 25 p.
- Vinnersten A., Reeves G. 2003. Phylogenetic relationships within Colchicaceae. — Am. J. Bot. 90 (10): 1455–1462.
- Zhukova O.V., Ivanov S.M., Glotov N.V. 2014. Ontogeneticheskiye spektry tsenopopulyatsiy *Alchemilla vulgaris* L. s.l. [Ontogenetic spectra of coenopopulations of *Alchemilla vulgaris* L. s.l.]. — Bull. Udmurt Univer.: Biology. Earth sciences. 2: 14–20 (In Russ.).
- Zubkova Ye.V., Khanina L.G., Grokhlina T.I., Dorogova Yu.A. 2008. Komp'yuternaya obrabotka geobotanicheskikh opisaniy po ekologicheskim shkalam s pomoshch'yu programmy EcoScaleWin. Uchebnoye posobiye [Computer processing of geobotanical descriptions on ecological scales using the EcoScaleWin program. Tutorial]. Yoshkar-Ola. 96 p.