

На правах рукописи

Куликова

КУЛИКОВА Людмила Викторовна

**ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА
BULBOCODIUM VERSICOLOR (KER-GAWLER) SPRENG.
В НИЖНЕМ ПОВОЛЖЬЕ**

Специальность 03.02.08 – Экология (биология)

**А в т о р е ф е р а т
диссертации на соискание учёной степени
кандидата биологических наук**

ПЕНЗА 2020

Диссертационная работа выполнена в Учебно-научном центре «Ботанический сад» и на кафедре генетики Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Саратовский национальный исследовательский государственный университет имени Н. Г. Чернышевского».

Научный руководитель – доктор биологических наук, профессор
Кашин Александр Степанович

Официальные оппоненты: **Абрамова Лариса Михайловна**, доктор биологических наук, профессор, Обособленное структурное подразделение ФГБНУ УФИЦ РАН «Южно-Уральский ботанический сад-институт», заведующий лабораторией дикорастущей флоры и интродукции травянистых растений;

Ильина Валентина Николаевна, кандидат биологических наук, доцент, ФГБОУ ВО «Самарский государственный социально-педагогический университет», доцент кафедры биологии, экологии и методики обучения

Ведущая организация – ФГБУН Институт экологии горных территорий имени А. К. Темботова Российской академии наук, г. Нальчик

Защита диссертации состоится 28 декабря 2020 г., в _____ часов, на заседании объединённого диссертационного совета Д 999.222.03 на базе ФГБОУ ВО «Национальный исследовательский Мордовский государственный университет имени Н. П. Огарёва», ФГБОУ ВО «Пензенский государственный университет», ФГБОУ ВО «Саратовский национальный исследовательский государственный университет имени Н. Г. Чернышевского» по адресу: 440026, г. Пенза, ул. Красная, 40.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ФГБОУ ВО «Пензенский государственный университет» и на сайте: <https://dissov.pnngu.ru/ecspertiza/biolog/kulikova>

Автореферат разослан «____» _____ 2020 г.

Учёный секретарь
диссертационного совета



Леонова Наталья Алексеевна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования. Сохранение биоразнообразия констатируется как одна из пяти основных экологических проблем XXI в. (Конвенция ..., 2006). Очевидно, что необходимы постоянный мониторинг популяций, всестороннее и глубокое изучение особенностей биологии и экологии исчезающих видов. Зачастую их недостаточная изученность является препятствием в деле их охраны и восстановления (Мельник и др., 2007). Особенно актуальны исследования редких видов на популяционном уровне, поскольку именно процессы, происходящие в популяциях, обуславливают их устойчивость и динамику (Злобин, 1992).

Брандушка разноцветная (*Bulbocodium versicolor* (Ker-Gawler) Spreng.) – вид, занесённый в Красные книги РФ (2008) и всех регионов, в которых произрастает. Его популяции в настоящее время представлены изолированными участками и значительно уменьшаются в численности (Салагаев, Шанцер, 2006; Петрова и др., 2015). Однако сведения о биологии и экологии вида являются крайне скудными. В связи с этим актуальны их изучение и многолетний мониторинг популяций для разработки мер по эффективной охране и восстановлению численности.

Цель исследования: эколого-биологическая характеристика *B. versicolor*, его популяций и фитоценозов с его участием в Нижнем Поволжье в административных границах Волгоградской и Саратовской областей.

Для достижения цели были поставлены следующие **задачи**:

1. Дать эколого-фитоценотическую характеристику местообитаний *B. versicolor* в период цветения вида.
2. Изучить динамику плотности и онтогенетической структуры ценопопуляций (ЦП) *B. versicolor* в различных эколого-ценотических условиях Нижнего Поволжья.
3. Охарактеризовать репродуктивные особенности изучаемого вида.
4. Установить степень морфологической изменчивости растений и жизненность ЦП *B. versicolor*.
5. Определить экологическую стратегию *B. versicolor*.
6. Выявить потенциальный ареал вида в Европейской России.
7. Оценить современное состояние популяций *B. versicolor*.

Основные положения диссертации, выносимые на защиту:

1. *B. versicolor* имеет низкую конкурентоспособность и флуктуирующую онтогенетическую структуру, зависящую от общего проективного покрытия растительного сообщества, в котором вид произрастает. Динамика онтогенетической структуры в большей мере отражает состояние популяций, чем показатель жизненности популяций, определяемый по уровню морфологических параметров растений генеративного состояния.

2. Переход особей в состояние покоя зависит от условий предшествующего лета, при этом в анабиоз могут переходить все особи ценопопуляций.

Научная новизна. Впервые проведён многолетний мониторинг состояния ЦП *B. versicolor*. Показано влияние отдельных экологических факторов на их структуру, состояние и численность. Впервые на значительной части ареала вида

изучена динамика морфологической изменчивости и жизненности растений. Впервые построен потенциальный биоклиматический ареал вида. Впервые для ЦП *B. versicolor* в пределах значительной части ареала проведён анализ местообитаний с использованием экологических шкал. Определены условия произрастания ЦП вида. Впервые выявлены корреляционные связи морфологических параметров и особенности экологической стратегии вида.

Теоретическая и практическая значимость работы. Результаты многолетних исследований вносят вклад в разработку и дополнение методических основ изучения популяций редких видов и в решение такой фундаментальной проблемы, как сохранение подобных видов. Полученные данные позволяют оптимизировать работы по восстановлению численности популяций *B. versicolor*, а также проведение мероприятий по сохранению фиторазнообразия.

Материалы работы дополнили сведения о биологии и экологии *B. versicolor* и особенностях её адаптации. Могут быть использованы для сравнения и обобщения данных, полученных по другим регионам, при составлении справочников и учебных пособий. Сформулированные выводы могут быть востребованы при организации и ведении ООПТ, составлении флористических списков, реинтродукции похожих видов. Результаты учитывались при составлении третьего издания Красной книги Саратовской обл., используются в курсах «Введение в ботанику», «Ботаника» и «Биогеография» на биологическом факультете ФГБОУ ВО «СГУ имени Н. Г. Чернышевского».

Личный вклад автора. В диссертации автором поставлены цель и задачи исследования, проведены анализ литературных источников, полевые работы и лабораторные эксперименты, обработаны и интерпретированы экспериментальные данные, сформулированы выводы. Доля личного участия автора в написании совместных публикаций составляет 50–70 %.

Степень достоверности. Достоверность полученных результатов и обоснованность выводов обеспечены значительным объёмом экспериментального материала, корректно обработанного с применением современных статистических методов.

Апробация работы. Основные положения и результаты работы докладывались и обсуждались на Международной научно-практической конференции «Вавиловские чтения» (Саратов, 2015–2018); II–VI Международной научно-практической конференции «Особо охраняемые природные территории: прошлое, настоящее, будущее» (Хвалынский, 2015–2019); V Всероссийской научно-практической конференции «Биологические системы: устойчивость, принципы и механизмы функционирования» (Нижний Тагил, 2017); III Международной научно-практической конференции «Экология биосистем: проблемы изучения, индикации и прогнозирования» (Астрахань, 2017); XII Всероссийском популяционном семинаре памяти Николая Васильевича Глотова «Проблемы популяционной биологии» (Йошкар-Ола, 2017); Международной научной конференции «Биоразнообразие: подходы к изучению и сохранению» (Тверь, 2017); Международной научно-практической конференции «Актуальные проблемы экологии и природопользования в современных условиях» (Киров, 2018); Всероссийской (с международным

участием) научной конференции «Изучение и сохранение фиторазнообразия экосистем восточной Европы», посвящённой 145-летию со дня рождения д.биол.н., проф. И. И. Спрыгина и 10-летию Тольяттинского отделения Русского ботанического общества (Тольятти, 2018); международной научно-практической конференции молодых учёных «Малые вавиловские чтения» (Саратов, 2018); XIV съезде Русского ботанического общества и конференции «Ботаника в современном мире» (Махачкала, 2018); Межрегиональных XV краеведческих чтениях «Естественно-историческое краеведение: прошлое и настоящее» (Саратов, 2018); XVIII Международной научно-практической конференции «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии» (Барнаул, 2019); X Международной конференции по экологической морфологии растений, посвященной памяти И. Г. и Т. И. Серебряковых (Москва, 2019); Международной научно-практической конференции «Качественное экологическое образование и инновационная деятельность – основа прогресса и устойчивого развития» (Саратов, 2019); VII Всероссийской научно-практической конференции «Биоразнообразие и антропогенная трансформация экосистем» (Балашов, 2019).

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 25 научных работ, 4 из них – в изданиях, рекомендованных списком ВАК РФ и входящих в системы цитирования Scopus и WoS.

Структура и объём диссертации. Диссертация состоит из введения, 10 глав, выводов, списка использованных источников (в том числе 66 – на иностранных языках) и 7 приложений. Общий объём работы – 195 страниц, включая 26 рисунков и 13 таблиц.

Благодарности. Автор благодарен всем, кто помогал, консультировал и создавал рабочую атмосферу при сборе полевого материала и написании диссертационной работы, в первую очередь сотрудникам Учебно-научного центра «Ботанический сад» ФГБОУ ВО «СГУ имени Н. Г. Чернышевского» и особенно научному руководителю, доктору биологических наук, профессору А. С. Кашину.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. БОТАНИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА *B. VERSICOLOR*

В главе дано представление о систематическом положении *B. versicolor* (Тахтаджян, 1966; Tutin et al., 1980; Govaerts, 1996; The Plant List, 2020 и др.). Даются морфологическая характеристика (Мельник и др., 2007), описываются биологические и экологические особенности вида (Печеницын, 1989; Кузнецов, 2007 и др.). Приводятся сведения о распространении вида (Menghini, Mincigrucci, 1976; Bădăraș et al., 1997; Pál, 1999; Сагалаев, 2004). Рассматриваются особенности онтогенеза вида (Седельникова, 2004; Абдураимов, 2017). Дан обзор по популяционно-экологическим исследованиям (Приходько, 1994; Криворучко, 2008; Соколов и др., 2011; Кузнецов и др., 2011, и др.). Делается вывод о том, что экологические аспекты в исследовании вида явно недостаточны для разработки эффективных мер по его охране и определению его охранного статуса.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проводили в 2014–2019 гг. в период массового цветения растений и массового созревания семян в 23 ЦП *B. versicolor*, произрастающих в шести районах Саратовской и в 10 районах Волгоградской обл. (рисунок 1). Приводятся метеоусловия в период исследования, рассчитанные с использованием данных архива сайта: gr5.ru.

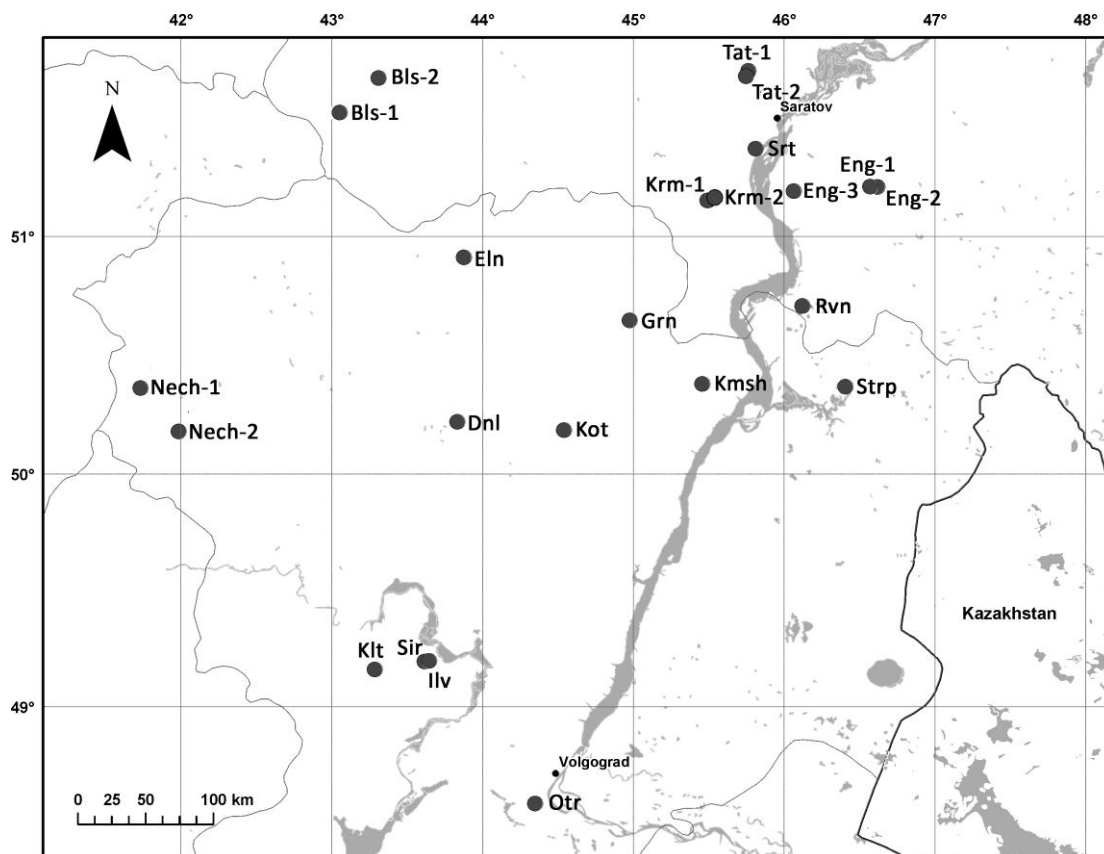


Рисунок 1 – Локалитеты исследованных ЦП *B. versicolor*. Здесь и далее: Bls – из Балашовского, Tat – из Татищевского, Srt – из Саратовского, Krm – из Красноармейского, Eng – из Энгельского, Rvn – из Ровенского р-нов Саратовской обл.; Eln – из Еланского, Grn – из Жирновского, Kmsk – из Камышинского, Strp – из Старополтавского, Nech – из Нехаевского, Dnl – из Даниловского, Kot – из Котовского, Klt – из Клетского, Sir и Ilv – из Иловлинского, Otr – из Светлоярского р-нов Волгоградской обл.

Моделирование потенциального биоклиматического ареала осуществлено методом максимальной энтропии (Phillips et al., 2006; Phillips, 2010) в программе SDMtoolbox v 2.4, написанной на Python (v 2.7) (Brown et al., 2017) с использованием матрицы, содержащей координаты 166 местонахождений вида. Источником информации о параметрах среды послужила открытая база данных WorldClim (<http://www.worldclim.org>). Использован набор из 19 биоклиматических коэффициентов (Fick, Hijmans, 2017). Моделирование выполнено одним из инструментов Run MaxEnt: Spakerally Jackknife (Brown et al., 2017). Окончательная обработка результатов осуществлена в программе DIVA-GIS 7.5.0 (<http://www.diva-gis.org/>). Модель спроецирована на карту, построенную в программе ArcGis 10.7.

Фитоценоотические описания 23 сообществ с *B. versicolor* сделаны в период массового цветения растений вида. Описание проводилось в пределах пробной площади в 100 м². Выявлялся флористический состав сообществ, определялось обилие видов по шкале Друде, оценивались общее проективное покрытие и проективное покрытие видов в сообществах. Всего проанализировано 102 описания. Для обозначения сообществ использовались виды, имеющие обилие от sor1 до soc. Оценку местообитаний и степень пастбищной нагрузки проводили по состоянию растительного покрова согласно экологическим шкалам (Раменский и др., 1956) и дополнениям к ним, учитывающим особенности региона (Горин, Болдырев, 2013), с использованием программы EcoScaleWin (Зубкова и др., 2008).

Для выяснения видового сходства сообществ использовали коэффициент Жаккара K_j (Воронов, 1973), отображённый в виде плеяды Терентьева (Новаковский, 2006). При расчёте индексов оценки разнообразия в качестве меры обилия использовали проективное покрытие видов (%). Биологическое разнообразие оценивали с помощью индекса Шеннона (Мэгарран, 1992; Леонтьев, 2008), а доминирование – с помощью индекса Симпсона. Разнообразие сообществ охарактеризовано с помощью индекса полидоминантности. Вычисления произведены с использованием программного модуля GRAPHS (Новаковский, 2006, 2016).

Морфологическая изменчивость. У 30 случайно выбранных в ЦП растений генеративного состояния проводили измерение 14 морфометрических показателей. Всего в анализе использовано 2044 особи. Уровень изменчивости оценивали по С. А. Мамаеву (1972). Признаки использовали в качестве системных индикаторов, объединяя в четыре группы по особенностям общей (C_V) и согласованной (R^2ch) изменчивости (Ростова, 2002). Корреляционные связи морфологических параметров оценивали с помощью рангового коэффициента корреляции Спирмена с использованием программного модуля GRAPHS (Новаковский, 2006). Факторный анализ выполнен средствами программы Past 3.17 (Hammer et al., 2001; Боровиков, Боровиков, 1998) методом главных компонент (PCA) (Sneath, 1973; Podani, 2000). Перед проведением факторного анализа данные стандартизировались.

Виталитетную структуру ЦП оценивали по методике Ю. А. Злобина (1989). Для оценки виталитета особи использовали индекс виталитета особи (IVI) (Ишмуратова, Ишбирдин, 2004). Ряд особей, ранжированных по индексу виталитета, разбивали на три класса – высший (a), средний (b) и низший (c). Границы класса b определяли по доверительному интервалу среднего значения ($\bar{x}_{cp} \pm \sigma$). Для характеристики жизненности популяций использовался индекс виталитета ЦП (IVC) (Ишбирдин и др., 2005). Виталитетный тип ЦП определяли с использованием критерия Q (Злобин, 2009). Для оценки степени процветания или депрессивности ЦП использовали индекс I_Q (Ишбирдин и др., 2005).

Онтогенетическая структура, плотность и пространственное размещение особей. В каждой ЦП случайным образом закладывали 10 квадратов размером 1 м², на которых подсчитывали все особи с учётом онтогенетических состояний (Ценопопуляции ..., 1976). Последние выделяли по общепринятой методике (Диагнозы ..., 1987). Выделяли ювенильные, имматурные, взрослые вегетативные (виргинильные или временно не цветущие генеративные), генеративные состояния. Результаты представлены в виде возрастных спектров. Для сравнения параметров

онтогенетической структуры выборок использован алгоритм статистических методов, реализованный в программе «OntoParam» в статистической среде R (Глотов, Иванов, 2019). Для определения способности ЦП к самовосстановлению использовали индекс восстановления I_B (Ценопопуляции ..., 1988; Жукова, 1995).

Семенная продуктивность. В каждой ЦП для 30 растений определяли потенциальную и реальную семенную продуктивность (Вайнагий, 1974), массу 1000 шт. семян и их всхожесть в лабораторных условиях (Методы ..., 2007). В контроле чашки с прорастающими семенами содержали на свету при температуре 22–25 °С. В экспериментальном варианте семена проращивали в условиях низкой температуры (5–10 °С) в темноте.

Определение онтогенетической стратегии выживания вида проведено по характеру изменения морфологической целостности растений, оцениваемой по индексу морфологической интеграции (I) на эоклине, выраженному через IVC (Ишбирдин и др., 2004, 2005). Кроме того, проверялась достоверность линейной зависимости изменения варьирования индекса морфологической интеграции (I), а также средних значений и коэффициентов вариации конкретных признаков в ЦП от условий произрастания, выраженных через IVC (Ишбирдин, 2011). Проверка осуществлялась с помощью простого регрессионного анализа (Боровиков, 1998; Халафян, 2007). Для оценки соответствия данных требованиям нормальности использован тест Шапиро – Уилкса (Реброва, 2006). Эколого-фитоценотическая стратегия определялась по системе Раменского – Грайма (Миркин, 2001; Марков, 2012). Градиент ухудшения условий существования строили по IVC , рассчитанному по результатам мониторинга в 2018 г. Об экологической амплитуде судили по индексу размерной пластичности ISP (Ишмуратова, Ишбирдин, 2004).

Использовали значения интегрированного показателя природоохранной значимости (SC) в трёх градациях (Стратегия..., 2000; Ишмуратова и др., 2010). Интегрированный показатель определяли по среднему показателю из всех оцениваемых параметров: площадь популяции, плотность особей, индивидуальная жизненность, выраженность защитной стратегии на морфологическом уровне, степень антропогенного воздействия. Все они выражались в трёхбалльной системе.

ГЛАВА 3. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследованные ЦП произрастают в Саратовской (11 шт.) и Волгоградской (12 шт.) областях. Район исследования охватывает восточную часть ареала вида в пределах Нижнего Поволжья. Дана его подробная физико-географическая характеристика.

ГЛАВА 4. ПОТЕНЦИАЛЬНЫЙ БИОКЛИМАТИЧЕСКИЙ АРЕАЛ B. *VERSICOLOR* И СОВРЕМЕННЫЕ ДАННЫЕ О РАСПРОСТРАНЕНИИ ВИДА

Было осуществлено сеточное картирование на основе квадратов атласа флоры Европы (Петрова и др., 2015). При анализе гербарных сборов и мест произрастания вида выявлено, что данные о его распространении крайне фрагментарны.

По результатам моделирования на основе биоклиматических переменных получена прогнозная карта распространения исследуемого вида в пределах Европейской России (рисунок 2). Точность полученной модели подтверждает показатель AUC (для тренировочных данных – 0,992; для тестовых – 0,991) (Агаџо et al., 2005). Модель демонстрирует, что в современных климатических условиях *B. versicolor* может встречаться заметно шире на территории Белгородской, Воронежской, Волгоградской, Липецкой, Ростовской и Саратовской областей. Максимальная прогнозируемая вероятность составляет 70 %, но в среднем находится на уровне 30–50 %. По результатам моделирования на распространение вида влияют, прежде всего, осадки самого теплого и самого влажного кварталов.

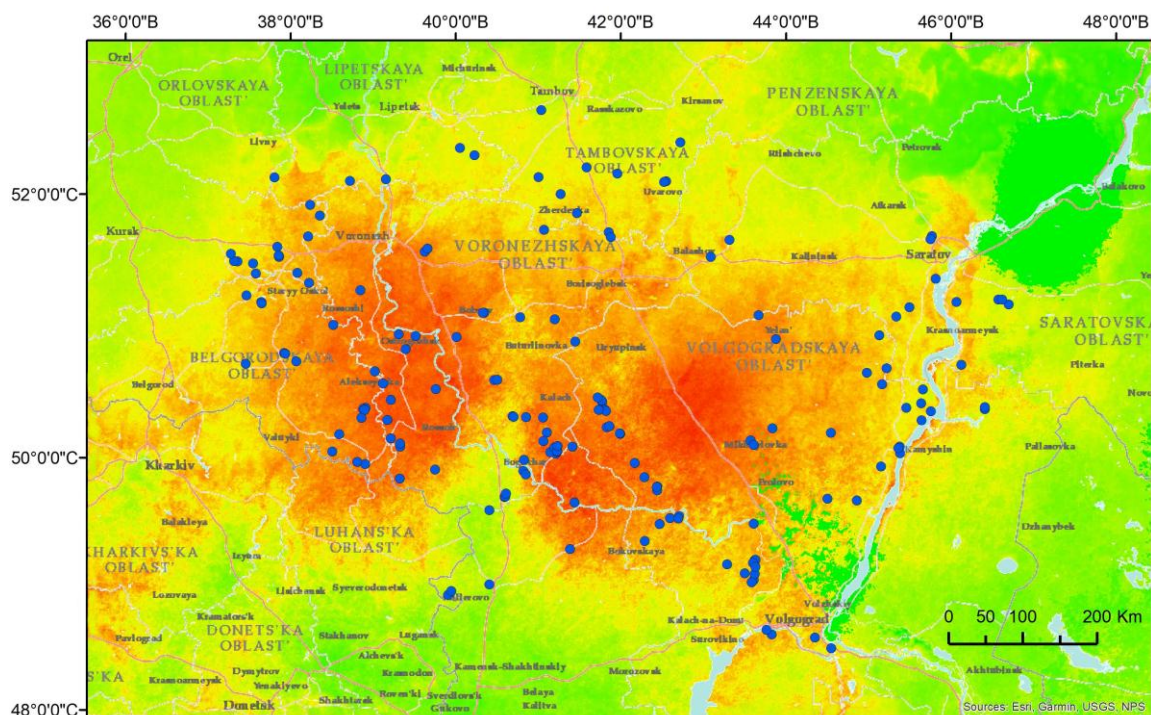


Рисунок 2 – Модель потенциального климатического ареала *B. versicolor* в Европейской России. Синими точками отмечены известные местонахождения. Цветная заливка обозначает области вероятного распространения: с вероятностью встречи 0–17,3 % (зелёный); 17,3–37,7 % (светло-зелёный); 37,7–58,4 % (жёлтый); 58,4–79,6 % (оранжевый); 79,6–100 % (красный)

ГЛАВА 5. РАСТИТЕЛЬНЫЕ СООБЩЕСТВА С УЧАСТИЕМ *B. VERSICOLOR*

Во всех сообществах в период цветения *B. versicolor* отмечено 207 видов со-судистых растений. На одно описание приходилось 9–36 видов. В шести местообитаниях за весь период исследования зарегистрировано 30–67 видов в каждом. Древесно-кустарниковые растения, как правило, не встречаются. Полукустарнички представлены 7 видами. Общее проективное покрытие в большинстве сообществ колеблется от 75 до 90 %, снижаясь в некоторых из них в отдельные годы вследствие степных пожаров, сенокоса или интенсивного выпаса до 30–45 %. В 70–80 % сообществ доминировали *B. versicolor*, в 50–60 % сообществ – *Festuca valesiaca*. В единичных сообществах в число доминантов и содоминантов входили еще до 40 видов злаков и разнотравья. Отмечено 9 охраняемых видов.

Значения коэффициента Жаккара (K_j) колебались от 2,44 до 51,52 % (рисунок 3). По видовому составу в большинстве случаев сообщества имели умеренное сходство с другими (30–49 %).

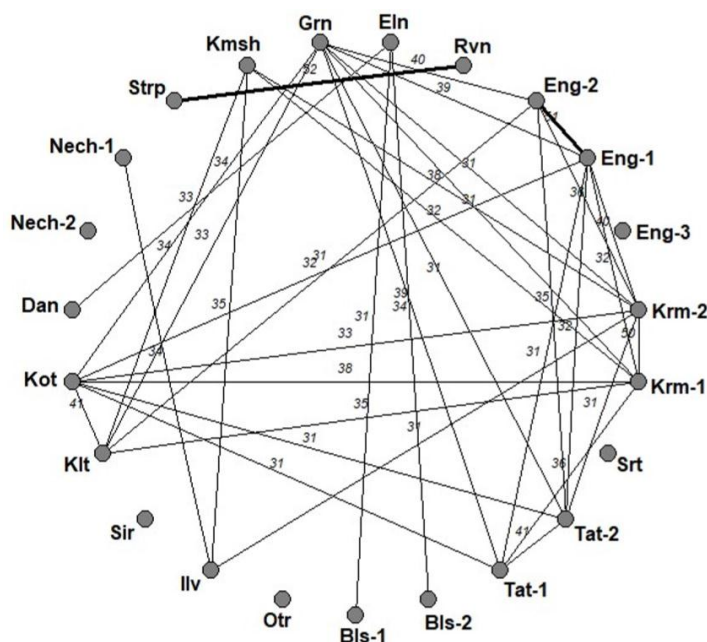


Рисунок 3 – Сходство-различие сообществ с участием *B. versicolor* по коэффициенту Жаккара

Не имели сходства сообщества Sir, Srt, Nech-2, Eng-3. Bls-1, Bls-2 и Dnl имели умеренное сходство лишь с одним и тем же сообществом, а именно – Eln. Все четыре произрастают на пойменных лугах. Заметную связь имели лишь три пары сообществ: Strp и Rvn (на днищах лиманов); Eng-1 и Eng-2 (в степи вдоль берега р. Нахой); Krm-1 и Krm-2 (на степном склоне одной и той же балки).

Биоразнообразие сообществ по индексу Шеннона – 0,97–2,65. Большим биоразнообразием характеризовались сообщества Srt, Tat-1, Tat-2,

Krm-2, Eng-2, Bls-1, Bls-2, Kmsch и Grn, причём преимущественно в 2016 г. Низкое разнообразие отмечено в сообществах Strp, Eng-1, Krm-1, Srt, причём преимущественно в 2014 г.

По индексу Симпсона все сообщества отличаются высоким уровнем доминирования (0,1–0,49). Он в одних и тех же сообществах в существенной степени варьировал по годам и был максимальным в большинстве сообществ в 2014 г. Наиболее стабильными при относительно невысоком уровне доминирования были сообщества, занимающие местообитания по днищу балки на слабо развитых почвах (Eng-3), по пойменным лугам (Bls-2, Eln) или по периферии лимана (Rvn). Минимальный уровень доминирования отмечен в сообществах Srt, Tat-2, Bls-1, Eng-2, Bls-2, Kmsch, Grn, причём преимущественно в 2016 г.

Таким образом, *B. versicolor* входит в состав разнообразных сообществ, отличающихся по богатству, разнообразию и видовому составу. Практически все они не имеют значительного сходства с остальными. Из чего следует, что вид не имеет строгой приуроченности к определенным фитоценозам. Однако по годам значения индексов сильно варьируют.

Анализ флоры показал, что в сообществах *B. versicolor* преобладают гемикриптофиты, преимущественно стержнекорневые, короткокорневищные и длиннокорневищные травянистые многолетники. В фитоценоотическом отношении большинство видов (более 60 %) принадлежит к зональному типу растительности – степному. Заметно участие луговых видов (более 20 %). Весьма велика доля сорных видов, что свидетельствует о большом антропогенном воздействии на сообщества. Преобладают сухой режим увлажнения с господством видов-ксерофитов > суховатый, с оптимумом для мезоксерофитов > свежеватый, с оптимумом для ксе-

ромезофитов > свежий, с оптимумом для видов-мезофитов. Сообщества распространены преимущественно на среднеплодородных и плодородных почвах. Здесь господствует осветлённый тип режима освещения. Преобладание растений-мезотермов соответствует умеренному поясу.

Анализ местообитаний по растительному покрову показал, что в местах произрастания *B. versicolor* почвы чаще всего богатые, реже – довольно богатые или слабосолонцеватые. Аллювиальность их чаще слабая. Увлажнение происходит за счёт атмосферных осадков, изредка – паводковых вод. Чаще всего оно соответствует сухостепному и среднестепному, в два раза реже – лугово-степному и сухолуговому, являясь умеренно переменным, в некоторых случаях (на днищах лиманов и т.п.) – сильно переменным. Влияние выпаса для большинства сообществ оценено по шкалам Раменского как умеренное, очень редко – слабое.

ГЛАВА 6. ДИНАМИКА ПЛОТНОСТИ И ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *B. VERSICOLOR* В РАЗЛИЧНЫХ ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ НИЖНЕГО ПОВОЛЖЬЯ

ЦП *B. versicolor* зачастую проявляют существенную гетерогенность онтогенетических спектров субвыборок и индекса восстановления. Доля влияния межпопуляционной изменчивости индекса восстановления в общей изменчивости всех онтогенетических спектров составила 0,7.

Онтогенетические спектры большинства ЦП имеют пик на численности генеративных особей (рисунок 4,а). В ЦП Krm-1, Krm-2, Grn и Kmsh пик приходится на ювенильные (рисунок 4,б), а в ЦП Tat-1, Eng-3 и Nech-1 – на имматурные и виргинильные особи (рисунок 4,с).

Индекс восстановления ЦП в 2018 г. варьировал от 0,15 до 0,87. Минимальным он был в ЦП Srt и Sir с низкой общей плотностью растений на сильно задернованных участках с густой ветошью. Максимальный характерен для ЦП, в которых максимум в онтогенетическом спектре приходился на ювенильные (ЦП Krm-1, Krm-2) или одновременно на имматурные и виргинильные особи (ЦП Eng-3). В половине ЦП он был $\geq 0,5$, что свидетельствует о возможности их самовосстановления.

При снижении конкурентных отношений, например, после пожара, интенсивного выпаса или сенокоса (ЦП Krm-1, Krm-2, Grn, Kmsh), или произрастания на слаборазвитых почвах (ЦП Tat-1, Eng-3, Nech-1), доля прегенеративных особей *B. versicolor* существенно возростала. В зарастающих сообществах с высоким общим проективным покрытием и густой ветошью (ЦП Bls-1, Tat-2, Srt) доля растений ранних онтогенетических состояний и средняя плотность растений в них снижались.

Таким образом, снижение общего проективного покрытия в сообществе ведёт 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 (осенний пожар, сенокос в предыдущий наблюдению год), происходит, прежде всего, увеличение численности растений *B. versicolor* ювенильного состояния (рисунок 4,б), 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 (рисунок 4,с).

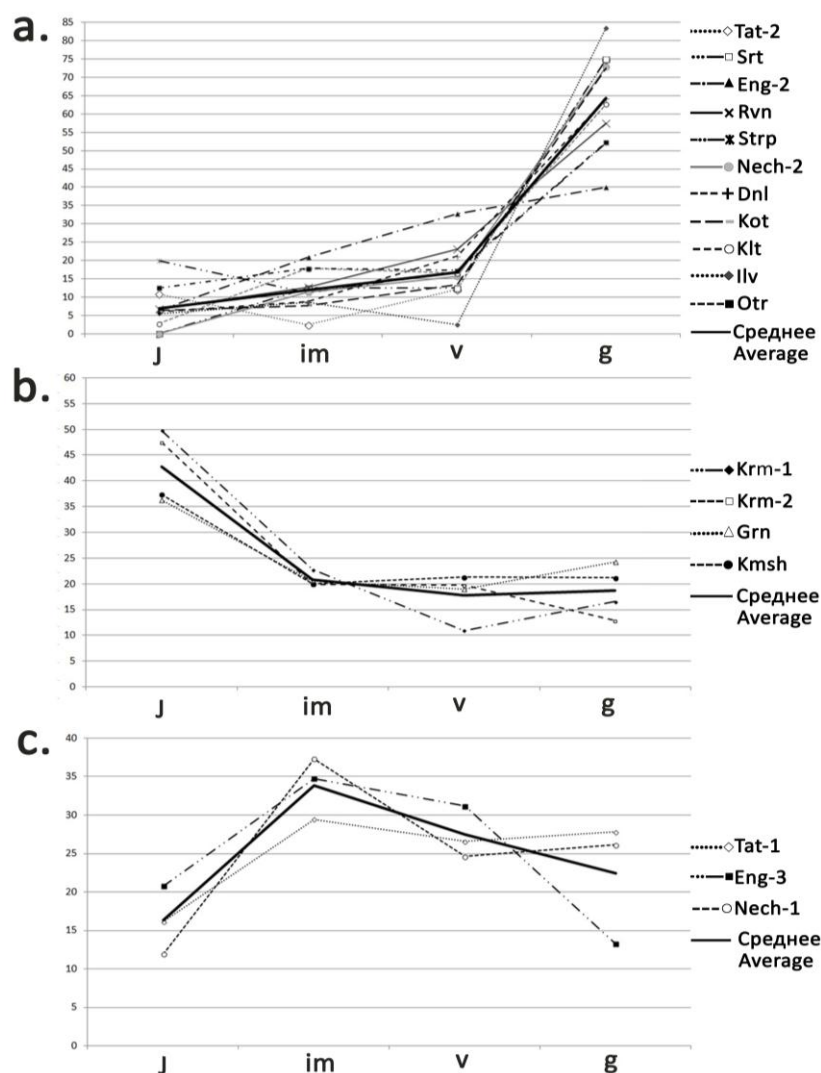


Рисунок 4 – Онтогенетические спектры некоторых ЦП *B. versicolor* Нижнего Поволжья в 2018 г.: с пиком на генеративных (а), ювенильных (б), имматурных и виргинильных (с) особях. По оси ординат – доля особей (%); по оси абсцисс – онтогенетические группы

Результаты исследования ЦП *B. versicolor* в 2018 г. показали наличие умеренной отрицательной корреляции ($r = -0,49$) между общим проективным покрытием и индексом восстановления, в то время как между плотностью растений и общим проективным покрытием корреляция не выявлена. 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 ($r = 0,74$), из чего следует, что средняя плотность растений вида определяется, прежде всего, количеством особей прегенеративного периода.

Выявленные закономерности подтверждены при многолетнем (в течение 5–6 лет) мониторинге ЦП Саратовской обл. Показано, что возможны разные сценарии изменения онтогенетической структуры ЦП в зависимости от складывающихся экологических условий и особенностей мест произрастания. Плотность пространственного распределения особей разных онтогенетических состояний также суще-

ственно различается и кардинально варьирует 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 при сильной задернованности участка. При отсутствии изменения внешних факторов онтогенетические спектры ЦП остаются относительно стабильными. Лабильность показателей *B. versicolor* указывает на то, что вид является эксплерентом, способным не только очень быстро захватывать освободившиеся площади, но и освобождать их при возрастании конкуренции в сообществах.

ГЛАВА 7. СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ И ВСХОЖЕСТЬ СЕМЯН

Размеры плодов различались до 1,5–2,0 раз (от 1,46 до 2,07 см в длину и от 0,51 до 1,08 см в ширину). Растения с двумя и более коробочками встречались редко, однако вызревала и завязывала семена, как правило, только одна коробочка.

Средняя потенциальная семенная продуктивность *B. versicolor* в исследованных популяциях была 15,33–52,28 семязачатков на плод (различалась почти четырёхкратно) и в среднем составила около 32 семязачатков на плод. В одной коробочке данного вида в разных ЦП созревало в среднем около 23 выполненных семян. Максимальное количество семян в коробочке отмечено в ЦП КmsH в 2016 г. (до 140 шт.). Доля выполненных семян колебалась в ЦП от 34,18 до 94,30 % от потенциальной семенной продуктивности и составила в среднем по популяциям 56,95 %. Реальная продуктивность в 2015 г. составляла в среднем около 67 %, в 2016 г. была выше – около 75 %, в 2018 г. наблюдалась самая низкая – около 41 %.

На исследованной территории потенциальная и реальная семенная продуктивность *B. versicolor* существенна, особенно в популяциях Саратовской обл., уступает таковой, отмеченной по другим регионам произрастания вида. По литературным данным в каждой коробочке *B. versicolor* образуется 160–180 семян (Карташова и др., 2004; Муковнина, Кузнецов, 2005; Кузнецов, 2007).

Масса 1000 шт. семян на исследованной территории варьировала от 2,97 до 13,98 г, т.е. различалась четырёхкратно. В большинстве ЦП в 2018 г. из-за неблагоприятных погодных условий в коробочках сформировалось недостаточное для измерения их массы количество выполненных семян, а в 2017 г. семена вообще не завязались. В тех ЦП, в которых в 2018 г. сформировались семена, они оказались намного легче семян, собранных в 2015 и 2016 гг.

Таким образом, в регионе исследования *B. versicolor* имеет существенно более низкую потенциальную и реальную семенную продуктивность. При этом завязываемость и выполненность семян существенно зависят от условий произрастания. Нестабильность параметров семеношения в Нижнем Поволжье связана, вероятно, с тем, что здесь вид произрастает на восточной границе ареала в экстремальных условиях.

В 2015 г. при низкой температуре семена из выборок Tat-1, Bls-1 не проросли, тогда как всхожесть семян по выборкам из других ЦП была до 61–79 %. Семена сбора 2016 г. прорастали с меньшим процентом всхожести, чем сбора 2015 г.

При этом семена из ЦП Srt и Gm не проросли. Средняя всхожесть семян была низкой и составила около 20 %. Известно, что в других регионах всхожесть семян данного вида отмечена на уровне 90–95 % (Карташова и др., 2004; Кузнецов, 2007).

Семенам *B. versicolor* требуется длительный период от момента закладки на проращивание до начала их прорастания – 41–51 день. Семена прорастали крайне неэнергично. Весь период прорастания в трёх выборках семян (Gm, Rvn, Srt) занимал около месяца, в двух (Krm-2, Eng-3) – два с половиной месяца.

Таким образом, относительно низкая потенциальная и реальная семенная продуктивность, низкая всхожесть семян *B. versicolor* указывают на низкий потенциал самовоспроизводства этого вида в Нижнем Поволжье и являются, вероятно, одним из факторов, делающих популяции вида в регионе уязвимыми.

ГЛАВА 8. ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОМЕТРИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ И ЖИЗНЕННОСТЬ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ

Учитывая, что корреляционная структура морфологических признаков варьирует в зависимости от условий окружающей среды, генотипа и иных внешних и внутренних факторов (Ростова, 2002), в корреляционный анализ вовлечены все измеренные за шесть лет растения *B. versicolor* – 2044 шт. Показано, что в ЦП изменчивость морфологических признаков чаще всего средняя или высокая и на межпопуляционном уровне существенно варьирует.

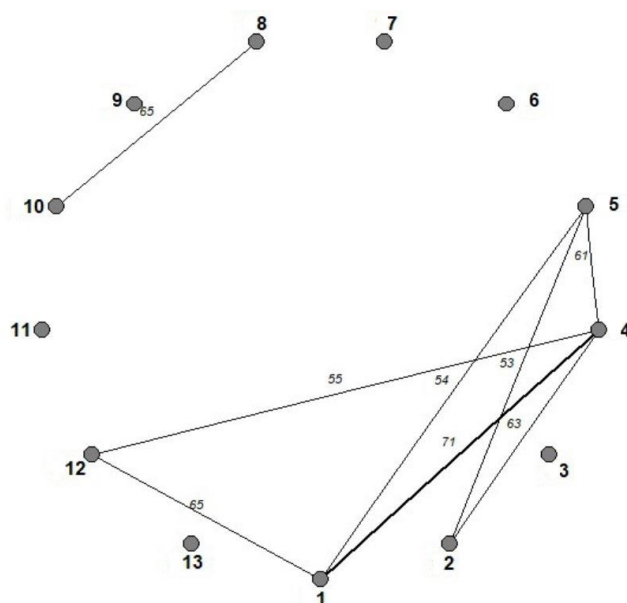


Рисунок 5 – Корреляционные связи морфологических параметров *B. versicolor*. Тонкими линиями отмечены связи средней силы, жирными линиями – сильные связи. Здесь и далее: 1 – высота растения; 2 – диаметр растения; 3 – число листьев; 4 – длина нижнего листа; 5 – ширина нижнего листа; 6 – толщина листовой пластинки нижнего листа; 7 – количество цветков; 8 – высота бокала; 9 – диаметр бокала; 10 – длина отгиба лепестка; 11 – ширина отгиба лепестка; 12 – длина ноготка; 13 – диаметр трубки

Корреляционные связи морфологических параметров.

Имеет место малая степень связанности признаков (рисунок 5). Наиболее значительная связь ($|r| = 0,71$) выявлена между длиной нижнего листа и высотой растения. Связь заметной силы ($|r| = 0,50–0,69$) отмечена между параметрами цветка – длиной отгиба лепестка и высотой бокала цветка, а также между параметрами вегетативных органов, таких как длина и ширина нижнего листа, длина нижнего листа и диаметр растения, ширина нижнего листа и высота растения, ширина нижнего листа и диаметр растения, длина ноготка и высота растения, длина ноготка и длина нижнего листа. При этом наибольшее число отношений с достоверной корреляционной связью значительной

силы имеют высота и диаметр растения, длина и ширина нижнего листа, а также длина ноготка.

Факторный анализ показал, что наибольшую положительную нагрузку (0,6–0,7) на первые две компоненты, в сумме объясняющих 44 % общей дисперсии, имели: по первой компоненте – высота и диаметр растения, длина и ширина листа, высота бокала, длина ноготка; по второй компоненте – диаметр трубки (таблица 1).

Таблица 1 – Факторный анализ морфологических показателей *B. versicolor*

Признак	PC 1	PC 2
1	0,78	–0,34
2	0,64	–0,06
3	0,27	0,17
4	0,78	–0,37
5	0,78	0,13
6	0,32	0,17
7	0,45	0,54
8	0,62	–0,01
9	0,49	0,07
10	0,56	–0,03
11	0,51	0,54
12	0,61	–0,38
13	0,14	0,64
Дисперсия, %	32,47	11,34

Примечание. Полужирным выделены значения факторных нагрузок $\geq 0,70$. PC – главная компонента. Здесь и далее условные номера признаков те же, что и на рисунке 5.

На основании этих данных к числу ключевых признаков отнесли высоту и диаметр растения, длину и ширину нижнего листа, высоту бокала и длину ноготка.

По результатам исследования **структуры морфологической изменчивости** (Ростова, 2002), проведенного по 13 признакам, в группу экологических системных индикаторов попали количество цветков, диаметр трубки, диаметр бокала, ширина отгиба лепестка и толщина листовая пластинки нижнего листа (рисунок 6,а). К эколого-биологическим системным индикаторам (рисунок 6,б) отнесены диаметр и высота растения, длина и ширина нижнего листа, дли-

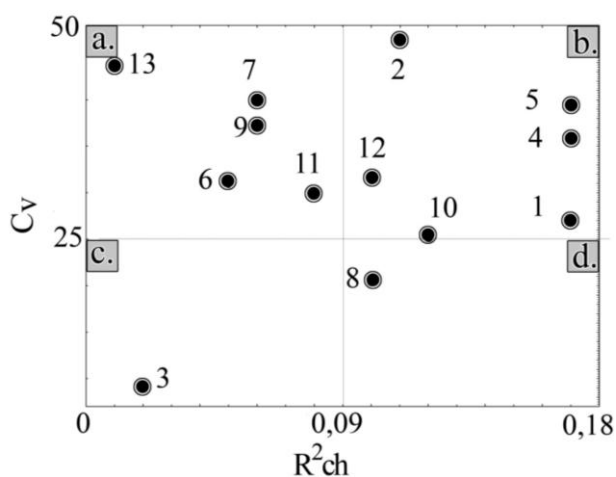


Рисунок 6 – Ординация морфологических параметров *B. versicolor* по структуре морфологической изменчивости. Условные номера признаков те же, что и на рисунке 5. Группы системных индикаторов (по: Ростова, 2002): а – экологические, б – эколого-биологические, с – генотипические, д – биологические

на отгиба лепестка и длина ноготка. К группе генотипических (таксономических) системных индикаторов отнесено число листьев (рисунок 6,с). Высота бокала – к группе биологических системных индикаторов (рисунок 6,d). Так как при расчете виталитета следует учитывать биолого-экологические свойства видов (Злобин, 1989), для исследования виталитетной структуры выбраны диаметр и высота растения, длина и ширина нижнего листа, длина ноготка.

Жизненность и виталитетная структура ценопопуляций. Жизненность ЦП по годам мониторинга варьировала в широких пределах – от 0,45 до 1,51. Максимальные параметры жизненности по отдельным годам характерны исключительно для заволжских популяций из Саратовской обл. Из волгоградских популяций наиболее высокой жизненностью (до 1,25) характеризовались ЦП Kmsh в 2018 г. и Eln – в 2017 г. Минимальной жизненностью – ЦП Srt (0,45), Sir (0,53) и Eng-3 (0,60) – в 2018 г. и ЦП Tat-1 (0,61) – в 2016 г. Максимальная нестабильность параметра отмечена в ЦП Eng-2 (0,97–1,51), Tat-1 (0,61–1,61), Tat-2 (0,63–1,29) из Саратовской обл. и ЦП Sir (0,53–1,15) из Волгоградской обл.

Наиболее стабильной по этому параметру в Саратовской обл. (0,89–1,11), а в Волгоградской обл. – ЦП Eln (1,21–1,25), Gm (0,96–1,11) была ЦП Km-2,11), Strp (0,97–1,14) и Kot (1,03–1,21). Стабильно высокую жизненность (выше 1,00) во все годы имели только ЦП Kot и Eln из Волгоградской обл. Низкий уровень виталитета во всех ЦП проявился в 2014 г. Из трёх лет мониторинга (2016–2018), в которые отслеживалось состояние максимального числа ЦП, в ЦП из Волгоградской обл. жизненность была несколько выше, чем в Саратовской обл.

Таким образом, ЦП *B. versicolor*, произрастающие на северо-востоке Нижнего Поволжья, по сравнению с ЦП, находящимися юго-западнее, характеризуются меньшей жизненностью, большей нестабильностью и большим диапазоном изменчивости этого параметра. Следовательно, на северо-востоке ареала популяции вида оказываются более уязвимыми.

Размерная пластичность. Индекс размерной пластичности (ISP) *B. versicolor* (3,31) оказался промежуточным между таковым у рудеральных растений (4,95–6,28) (Ишбирдин и др., 2005), с одной стороны, и редких растений (1,3–1,9) (Ишбирдин и др., 2005; Kashin et al., 2017; Богослов и др., 2019) – с другой. Исходя из анализа необходимых условий произрастания, индекса размерной пластичности и варьирования индексов виталитета природных ЦП, следует считать, что *B. versicolor* обладает относительно узкой экологической амплитудой.

ГЛАВА 9. ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ СТРАТЕГИЯ ВИДА

Анализ местообитаний *B. versicolor* в Нижнем Поволжье показал, что её эколого-ценотический оптимум реализуется в степных экзарционных сообществах и в экотонах между лесной и степной растительностью. Растения независимо от географической приуроченности вегетируют и цветут в сходных экологических условиях: при отсутствии дефицита влаги, при относительно низких температурах почвы и воздуха, в условиях низкой конкуренции с другими видами. В случае изменения этих условий, особенно при устойчивом снижении степени увлажнения

биотопа и увеличении общего проективного покрытия растительности в нём, *B. versicolor* выпадает из ценоза.

Для ЦП по IVC составлен ряд, отражающий градиент ухудшения условий:
ЦП Eng-2→Krmsh→Kot→Grn→Strp→Krm-1→Krm-2→Dnl→Otr→Klt→Tat-2→
Tat-1→Nech-1→Nech-2→Eng-3→Sir→Srt.

По результатам регрессионного анализа выявлена достоверная слабая линейная зависимость индекса морфологической интеграции (IVC) от жизненности ЦП, свидетельствующая о том, что с ухудшением условий роста морфологическая целостность растений понижается (рисунок 7), т.е. в стратегии выживания вида проявляется слабо выраженная стрессовая компонента.

Показано, что значения индекса морфологической интеграции (I) в исследованных ЦП изменяются в диапазоне от 2,56 до 14,42 и даже в одной и той же ЦП значительно варьируют по годам. Из чего следует, что на степени морфологической интеграции растений *B. versicolor* оказывают влияние ряд экологических факторов, наследственность и локальное внешнее воздействие.

Выраженность защитной (стрессовой) составляющей в онтогенетической стратегии данного вида и относительно низкий индекс размерной пластичности указывают на проявление видов патиентности (S-стратегия). Экотопическая и фитоценотическая патиентность *B. versicolor* проявляется в способности длительное время удерживать занятую территорию и в уходе от конкуренции через выбор местообитаний. В условиях стресса растения реагируют миниатюризацией признаков. По результатам регрессионного анализа с ухудшением условий имеется снижение показателей высоты растения, его диаметра, длины и ширины листа, длины ноготка. При этом для показателей диаметра растения, ширины листа и длины ноготка отмечено достоверное возрастание вариативности этих показателей. Для генеративных показателей: диаметр трубки и высота бокала – отмечено их неопределённое варьирование на экоклинне.

Однако, как показано в главе 6, по динамике онтогенетической структуры и плотности пространственного распределения *B. versicolor* является эксплерентом. В совокупности с анализом, приведённым в данной главе, следует считать что *B. versicolor* имеет промежуточную онтогенетическую стратегию жизни, проявляя свойства и эксплерента, и пациента (RS-стратегию, по классификации Раменского – Грайма). При этом этот вид в большей степени проявляет свойства эксплерента при относительно слабой выраженности патиентности.

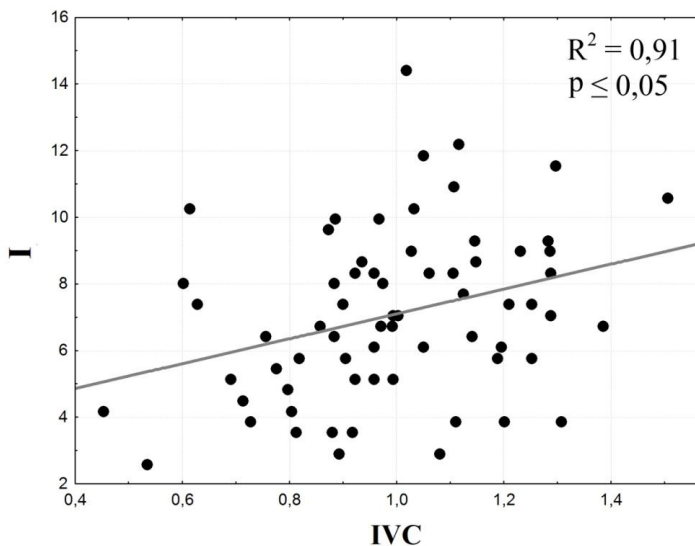


Рисунок 7 – Зависимость морфологической интеграции особей *B. versicolor* от жизненности ценопопуляций. По оси абсцисс – индекс виталитета (IVC), по оси ординат – индекс морфологической интеграции (I)

При изменении внешних условий уязвимыми оказываются, прежде всего, растения ранних онтогенетических групп. В то же время из-за неблагоприятных условий лета – осени предыдущего года растения генеративного состояния уходят в длительный покой. Поэтому у данного вида динамика онтогенетической структуры в большей мере отражает состояние популяций, чем показатель жизненности *IVC*, определяемый по уровню морфологических параметров растений генеративного состояния.

ГЛАВА 10. ПРИРОДООХРАННАЯ ЗНАЧИМОСТЬ ПОПУЛЯЦИЙ *B. VERSICOLOR*

Согласно интегрированному показателю природоохранной значимости, ЦП *B. versicolor* Нижнего Поволжья находятся в состоянии, близком к угрожающему. При этом в особенно критическом состоянии находятся обе популяции из Красноармейского р-на Саратовской обл., в которых по трём из четырёх лет мониторинга интегративный показатель природоохранной значимости был равен трем. Основными лимитирующими факторами в регионе являются, вероятно, аридизация климата, ранневесенние палы и перевод целинных земель в пахотные.

В Волгоградской обл. ООПТ с охраной вида целесообразно организовать в Еланском, Старополтавском, Камышинском, Котовском и Светлоярском районах, в Саратовской – в Ровенском, Энгельсском, Татищевском и Балашовском районах.

ВЫВОДЫ

1. *B. versicolor* входит в состав довольно разнообразных сообществ, отличающихся по богатству, разнообразию и видовому составу. Вид не имеет строгой приуроченности к определенным фитоценозам. Произрастает чаще всего на богатых, реже – довольно богатых или слабосолонцеватых почвах. Аллювиальность их чаще слабая, чем умеренная. Чаще увлажнение соответствует сухостепному либо полупустынному типу, редко – среднестепному, являясь умеренно переменным, в некоторых случаях – сильно переменным. Влияние выпаса – слабое, в отдельных сообществах – умеренное и даже сильное.

2. Онтогенетические спектры субвыборок *B. versicolor* в пределах ЦП чаще всего неоднородны, в большинстве имеют максимум на генеративных растениях. Спектры с пиком на растениях ювенильного состояния и высокая плотность растений в ЦП отмечены в нарушенных фитоценозах с низким общим проективным покрытием. Пик на растениях имматурного и (или) виргинильного онтогенетического состояния свойственен ЦП, произрастающим на слаборазвитых почвах. При зарастании фитоценоза длиннокорневищными злаками и последовательном увеличении общего проективного покрытия *B. versicolor* выпадает из сообщества.

3. Погодные условия 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).

4. Относительно низкая потенциальная (около 32 семязачатков на плод) и реальная (около 59 %) семенная продуктивность, а также низкая всхожесть семян (около 30 %) указывают на низкий потенциал самовоспроизводства этого вида в ЦП Нижнего Поволжья, по сравнению с другими регионами, и являются, вероятно, одним из факторов, делающих эти ЦП в регионе уязвимыми.

5. ЦП на северо-востоке Нижнего Поволжья, по сравнению с ЦП, произрастающими юго-западнее, характеризуются меньшей жизненностью, большей нестабильностью и большим диапазоном изменчивости этого параметра. По индексу размерной пластичности (3.31) вид обладает сравнительно узкой экологической амплитудой. Изменчивость морфологических признаков чаще всего средняя или высокая и существенно варьирует на межпопуляционном уровне.

6. *B. versicolor* в Нижнем Поволжье имеет промежуточную RS-стратегию жизни. В условиях стресса на морфологическом уровне растения реагируют миниатюризацией признаков.

7. Модель потенциального ареала *B. versicolor* в Европейской России показывает, что вид может встречаться шире на территории Белгородской, Воронежской, Волгоградской, Липецкой, Ростовской и Саратовской областей.

8. Согласно интегрированному показателю природоохранной значимости, популяции *B. versicolor* Нижнего Поволжья находятся в состоянии, близком к угрожающему, и требуют принятия срочных мер по их сохранению. Предлагается организация ООПТ с *B. versicolor* в Ровенском, Энгельсском, Татищевском и Балашовском районах Саратовской области, а также в Еланском, Старополтавском, Камышинском, Котовском, Светлоярском районах Волгоградской области.

ОСНОВНЫЕ ПУБЛИКАЦИИ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Публикации в изданиях, рекомендуемых ВАК РФ

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

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

3. Kulicova, L. V. Some ecological peculiarities of *Bulbocodium versicolor* (Ker-Gawl.) Spreng. (Colchicaceae, Magnoliophyta) in the Lower Volga region / L. V. Kulicova, A. S. Kashin, I. V. Shilova, N. A. Petrova // Biology Bulletin. – 2019. – Vol. 46, № 10. – P. 1294–1301.

4. Куликова, Л. В. Некоторые особенности экологии *Bulbocodium versicolor* (Ker-Gawl.) Spreng. (Colchicaceae, Magnoliophyta) в Нижнем Поволжье / Л. В. Куликова, А. С. Кашин, И. В. Шилова, Н. А. Петрова // Поволжский экологический журнал. – 2018. – № 2. – С. 207–221.

Публикации в других изданиях

5. Куликова, Л. В. Модель потенциального биоклиматического ареала в пределах Европейской России для *Bulbocodium. versicolor* (Ker-Gawl.) Spreng. / Л. В. Кули-

кова, А. С. Кашин, А. С. Пархоменко // Исследования молодых ученых в биологии и экологии : сб. науч. ст. по материалам I Междунар. и XII регион. науч. конф. – Саратов, 2020. – С. 74–78.

6. **Kulikova, L. V.** The issue of protection of *Bulbocodium versicolor* (Ker-Gawl.) Spreng. (Melanthiaceae) in Saratov oblast / L. V. Kulikova, A. S. Kashin // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. – 2019. – № 18. – С. 563–567.

7. **Куликова, Л. В.** Предварительные итоги интродукции некоторых видов растений, рекомендуемых к внесению в третье издание Красной книги Саратовской области / Л. В. Куликова, Л. А. Серова, Т. Н. Шакина, Н. А. Петрова, А. В. Мартынова // Научные труды Национального парка «Хвалынский». – 2019. – Вып. 11. – С. 83–87.

8. **Куликова, Л. В.** Семенная продуктивность *Bulbocodium versicolor* (Ker-Gawl.) Spreng. (Melanthiaceae) / Л. В. Куликова, А. С. Кашин, А. А. Леонова // Труды государственного природного заповедника «Воронинский». – 2019. – С. 62–65.

9. **Куликова, Л. В.** Особенности изучения онтогенетической структуры ценопопуляций некоторых охраняемых видов растений / Л. В. Куликова, А. С. Кашин, Н. А. Петрова // Качественное экологическое образование и инновационная деятельность – основа прогресса и устойчивого развития : сб. ст. Междунар. науч.-практ. конф. – Саратов, 2019. – С. 54–59.

10. **Куликова, Л. В.** Онтогенетические исследования популяций брандушки разноцветной на территории Волгоградской и Саратовской областей / Л. В. Куликова // Малые вавиловские чтения : материалы Междунар. науч.-практ. конф. молодых ученых. – Саратов, 2018. – С. 151–157.

11. **Куликова, Л. В.** Численность, плотность и онтогенетическая структура ценопопуляций *Bulbocodium versicolor* на севере Нижнего Поволжья / Л. В. Куликова, А. С. Кашин, И. В. Шилова // Ботаника в современном мире : тр. XIV съезда Русского ботанического общества. – Махачкала, 2018. – С. 278–280.

12. **Куликова, Л. В.** Моделирование потенциального ареала брандушки разноцветной (*Bulbocodium versicolor* (Ker-Gawl.) Spreng.) в Нижнем Поволжье / Л. В. Куликова, Н. А. Петрова, А. С. Кашин // Естественно-историческое краеведение: прошлое и настоящее : материалы межрегион. XV краеведческих чтений. – Саратов, 2018. – С. 45–52.

13. **Куликова, Л. В.** Особенности прорастания семян брандушки разноцветной (*Bulbocodium versicolor*) в лабораторных условиях / Л. В. Куликова, И. В. Шилова, Л. А. Серова, А. С. Кашин // Бюллетень ботанического сада Саратовского государственного университета. – 2017. – Т. 15, № 2. – С. 53–57.

14. **Куликова, Л. В.** Оценка жизненного состояния популяций *Bulbocodium versicolor* в Саратовской и Волгоградской областях / Л. В. Куликова, А. С. Кашин, И. В. Шилова, Н. А. Петрова // Актуальные проблемы экологии и природопользования в современных условиях : материалы Междунар. конф. (г. Киров, 5–7 декабря 2017 г.). – Киров, 2017. – С. 213–217.

15. **Куликова, Л. В.** Онтогенетическая структура ценопопуляций (*Bulbocodium versicolor* (Ker-Gawl.) Spreng.) / Л. В. Куликова, А. С. Кашин, Л. А. Серова, Т. Б. Решетникова, Н. А. Петрова // Экология биосистем: проблемы изучения, индикации и прогнозирования : материалы III Междунар. науч.-практ. конф. – Астрахань, 2017. – С. 108–113.

16. **Куликова, Л. В.** Мониторинг ценопопуляций брандушки разноцветной (*Bulbocodium versicolor* (Ker-Gawl.) Spreng.) / Л. В. Куликова, А. С. Кашин, Л. А. Серо-

ва, Т. Б. Решетникова // Биологические системы: устойчивость, принципы и механизмы функционирования : сб. ст. V Всерос. науч.-практ. конф. – Нижний Тагил, 2017. – С. 197–203.

17. **Куликова, Л. В.** Онтогенетические тактики *Bulbocodium versicolor* (Ker-Gawl.) Spreng. на востоке ареала / Л. В. Куликова, Н. А. Петрова, И. В. Шилова, Т. Б. Решетникова // Биоразнообразие: подходы к изучению и сохранению : материалы Междунар. науч. конф. – Тверь, 2017. – С. 201–203.

18. **Куликова, Л. В.** Сборы *Bulbocodium versicolor* в гербариях Саратова (SARBG, SARAT) и Москвы (MW, МНА) / Л. В. Куликова, А. С. Кашин, Н. А. Петрова, И. В. Шилова, Е. А. Архипова // Вавиловские чтения – 2017 : сб. ст. Междунар. науч.-практ. конф. – Саратов : Саратовский ГАУ, 2017. – С. 216–221.

19. **Куликова, Л. В.** Структура морфологической изменчивости *Bulbocodium versicolor* (Ker-Gawl.) Spreng. в Саратовской области / Л. В. Куликова, А. С. Кашин, Н. А. Петрова, Л. А. Серова // Проблемы популяционной биологии : материалы XII Всерос. популяционного семинара. – Йошкар-Ола : ООО ИПФ «СТРИНГ», 2017. – С. 143–146.

20. **Куликова, Л. В.** Биологическое разнообразие растительных сообществ с участием *Bulbocodium versicolor* (Ker-Gawl.) Spreng. / Л. В. Куликова, А. С. Кашин, Н. А. Петрова // Научные труды национального парка «Хвалынский». – 2017. – Вып. 9. – С. 13–17.

21. **Куликова, Л. В.** Характеристика жизненного состояния брандушки разноцветной в Нижнем Поволжье / Л. В. Куликова, А. С. Кашин, Н. А. Петрова, И. В. Шилова // Научные труды Национального парка «Хвалынский». – 2016. – Вып. 8. – С. 65–69.

22. **Куликова, Л. В.** Мониторинг популяций брандушки разноцветной в Саратовской и Волгоградской областях / Л. В. Куликова, А. С. Кашин, Т. Б. Решетникова // Вавиловские чтения – 2016 : сб. ст. Междунар. науч.-практ. конф. – Саратов, 2016. – С. 310–312.

23. **Куликова, Л. В.** Семенное возобновление в некоторых популяциях брандушки разноцветной в Саратовской области / Л. В. Куликова, Н. А. Петрова, И. В. Шилова, Л. А. Серова, А. С. Кашин // Бюллетень ботанического сада Саратовского университета. – 2016. – Т. 14, № 1. – С. 33–42.

24. **Куликова, Л. В.** Брандушка разноцветная (*Bulbocodium versicolor* (Ker-Gawl.) Spreng.) в коллекции ботанического сада СГУ / Л. В. Куликова, Л. А. Серова, Н. А. Петрова, О. В. Костецкий // Научные труды Национального парка «Хвалынский». – 2015. – Вып. 7. – С. 99–105.

25. **Куликова, Л. В.** Динамика возрастной структуры популяций брандушки разноцветной (*Bulbocodium versicolor* (Ker-Gawl.) Spreng.) / Л. В. Куликова, Н. А. Петрова, Л. А. Серова, О. В. Костецкий // Вавиловские чтения – 2015 : сб. ст. Междунар. науч.-практ. конф. – Саратов, 2015. – С. 220–224.

Научное издание

КУЛИКОВА Людмила Викторовна

**ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА
BULBOCODIUM VERSICOLOR (KER-GAWLER) SPRENG.
В НИЖНЕМ ПОВОЛЖЬЕ**

Специальность 03.02.08 – Экология (биология)

Редактор *Н. А. Сидельникова*
Технический редактор *Р. Б. Бердникова*
Компьютерная верстка *Р. Б. Бердниковой*

Распоряжение № 56/193 от 26.10.2020

Подписано в печать 27.10.2020. Формат 60×84¹/₁₆.
Усл. печ. л. 1,16. Заказ № 357. Тираж 100.

Издательство ПГУ.
440026, Пенза, Красная, 40.
Тел./факс: (8412) 56-47-33; e-mail: iic@pnzgu.ru