

УДК 581.8

**ДИНАМИКА ДЕМОГРАФИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ
TULIPA SUAVEOLENS ROTH (LILIACEAE, MAGNOLIOPHYTA)
В НИЖНЕМ ПОВОЛЖЬЕ**

А. С. Кашин, Н. А. Петрова, И. В. Шилова, А. С. Пархоменко

*Ботанический сад Саратовского национального исследовательского
государственного университета имени Н. Г. Чернышевского
Россия, 410010, Саратов, Навашина
E-mail: kashinas2@yandex.ru*

Поступила в редакцию 15.09.2018 г., после доработки 14.12.2018 г., принята 15.02.2019 г.

Кашин А. С., Петрова Н. А., Шилова И. В., Пархоменко А. С. Динамика демографической структуры ценопопуляций *Tulipa suaveolens* Roth (Liliaceae, Magnoliophyta) в Нижнем Поволжье // Поволжский экологический журнал. 2019. № 3. С. 291 – 310. DOI: <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2019-3-291-310>

Исследована демографическая структура 39 ценопопуляций *Tulipa suaveolens* Roth в Нижнем Поволжье. Показано, что они занимают площадь от 0.01 до 20000 и более га. При этом малые по площади популяции произрастают в основном ближе к северной границе ареала вида. Плотность всех особей (1.6 – 240.7 экз./м²) и количество генеративных растений (0.1 – 58.2 экз./м²) на межпопуляционном уровне варьировали в широком диапазоне, но по годам существенно изменялись преимущественно в популяциях, подверженных рекреационной нагрузке или выпасу. Доля генеративных особей составляла от 2 до 96%. При этом в 2013 – 2016 гг. имела место значимая отрицательная корреляция между географической широтой, соответствующей месту нахождения ценопопуляций, и долей растений генеративного состояния в них. Напротив, в 2017 – 2018 гг. на юге и западе исследуемой части ареала преобладали растения прегенеративного периода и существенно снизилась доля цветущих растений. Наблюдавшаяся динамика хорошо соотносится с погодными условиями периодов вегетации тюльпанов. В 2013 – 2016 гг. в южной части исследованной территории засушливые условия формировались уже весной и проростки выпадали на ранней стадии развития. Весенние периоды 2017 и 2018 гг. здесь были более влажными и проростки успешно прошли ранние стадии онтогенеза. То есть циклические колебания погодных условий существенно отражаются на демографической структуре ценопопуляций *T. suaveolens*. Соответственно и вклад погодных условий различных лет в возобновление популяций различен. Популяции в южных районах поддерживают высокую численность особей и занимают большие площади преимущественно за счёт длительного времени их жизни. Редкие сезоны с благоприятными погодными условиями обеспечивают вспышки численности ювенильных растений. В северных же районах исследованной территории складываются более подходящие условия для развития проростков этого вида, а колебания в демографической структуре ценопопуляций выражены слабее.

Ключевые слова: *Tulipa suaveolens*, редкий вид, ценопопуляции, демографическая структура, плотность, климатические факторы, Нижнее Поволжье.

DOI: <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2019-3-291-310>

ВВЕДЕНИЕ

Ценопопуляции (далее – ЦП), являясь системами надорганизменного уровня, представляют собой основную форму существования растений в природе (Злобин и др., 2013). Изучение ценопопуляционных характеристик в динамике в конкретных экологических условиях является основой для прогнозирования вероятности сохранения уязвимых видов в фитоценозах. Под ЦП понимается совокупность особей вида в пределах одного фитоценоза (Ценопопуляции..., 1976; Миркин, Наумова, 2014).

Тюльпан душистый (*Tulipa suaveolens* Roth (Zonneveld, 2009; Everett, 2013)), (= *T. gesneriana* L., = *T. schrenkii* Regel (Мордак, 1990)) признан охраняемым на территории России, является видом-ассектатором ковыльных степей и исчезает при их нарушении. Вместе с тем довольно плохо восстанавливается на залежах, так как размножается исключительно семенами (Литвинская, 2008) и имеет длительный прегенеративный период. Вид распространен в Причерноморье, Крыму, Нижнем Поволжье, Дагестане, Закавказье, на юге Западной Сибири, в Казахстане и Украине, в Китае у границы с Казахстаном и Монголией (Введенский, 1935; Иващенко, 2005; Сагалаев, 2006; Xing et al., 2017).

Динамика численности и демографической структуры ЦП данного вида до последнего времени остаётся слабо изученной. Известные в этом отношении работы носят узколокальный характер: охватывают малое число ЦП и ограничиваются отдельными регионами исследования (Поканинов, Куйкунов, 2005; Перегрим и др., 2009; Джапова и др., 2010; Боктаева и др., 2013; МаксUTOва, Калмыкова, 2013; Шаповалова, 2013; Беляченко и др., 2016; Лыу, 2017). С охватом значительной части ареала и большого числа ЦП подобного рода исследования ранее не проводились.

Цель данной статьи – выявление демографической структуры ЦП *T. suaveolens* в Нижнем Поволжье, а также возможных лимитирующих её факторов и закономерностей изменчивости этого параметра.

В качестве рабочей гипотезы мы полагаем, что динамика демографической структуры ЦП *T. suaveolens* определяется в первую очередь географическим положением (погодно-климатическими условиями произрастания). Погодные условия влияют на количество проростков, прохождение ранних стадий развития растений, а также на количество временно нецветущих особей в популяции. Антропогенное воздействие в виде выпаса, рекреационной нагрузки или пожаров, если оно не носит постоянного многолетнего характера, ведёт к обратимым изменениям в демографической структуре ЦП.

При этом известно, что в естественных условиях семенное размножение у *T. suaveolens* является основным способом увеличения численности и заселения новых территорий (Литвинская, 2008). Считается, что для успешного прорастания семян тюльпанов необходимы низкие положительные температуры (Силина, 1977). З. П. Бочанцева (1962) указывает на то, что способность семян в естественных условиях прорасти только при низких положительных температурах и необычайная растянутость прорастания является хорошим приспособлением к специфике климата с осадками в холодное время года. Прорастание семян надземное,

после чего следует закрепление корня. Первая вегетация длится несколько недель. По имеющимся данным, семена данного вида способны прорасти не только весной следующего после созревания года, но и осенью текущего года (Перегрим и др., 2009). Учитывая, что особи *T. suaveolens* зацветают лишь на 5 – 13-й годы, а генеративный период длится до 30 – 50 лет (Литвинская, 2008), существенное варьирование доли цветущих особей в ЦП по годам указывает на наличие в них временно не цветущих растений генеративного периода (Кашин и др., 2016).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

С 2013 по 2018 г. исследовано в общей сложности 39 ЦП *T. suaveolens* в составе различных степных фитоценозов на территории Саратовской (Alg – Александровогайский район, Blk-1 и Blk-2 – Балаковский район, Bls – Балашовский район, Drg-1 – Дергачевский район, Drg-2 – на границе Новоузенского и Дергачевского районов, Eng – Энгельский район, Ersh – Ершовский район, Fdr – Фёдоровский район, Hvl-1 и Hvl-2 – Хвалынский район, Ivп – Ивантеевский район, Kgm и Kgm-V – Красноармейский район, Nvz – Новоузенский район, Ozn – Озинский район, Pgv-1 и Pgv-2 – Пугачевский район, Prl-1 и Prl-2 – Перелюбский район, Ptr – Питерский район, Rvn – Ровенский район, Slп – Пугачевский район, Slv – Воскресенский район, Srt – Саратовский район, Svt – Советский район, Vls – Вольский район), Волгоградской (Blc – Быковский район, Dnl – Даниловский район, Ktl – Котельниковский район, Lnn – Ленинский район, Mhl – Михайловский район, Pls, Elt – Палласовский район, Tng – Светлоярский район), Астраханской (Bsk – Ахтубинский район), Ростовской (Rst-1 и Rst-2 – Зимовниковский район) областей и Республики Калмыкия (Klm – Приютненский район) (рис. 1).

Площадь, занятую каждой популяцией, определяли с помощью GPS-навигатора. Общую численность растений рассчитывали как произведение площади и плотности особей (количества экз. на 1 м²).

При изучении ЦП использовалась традиционная методика описания онтогенетической структуры (Ценопопуляции..., 1976, 1988). Сбор данных проводился на учётных площадках размером в 1 м². В каждой ЦП в пределах постоянной пробной площади (в 100 м²) случайным образом закладывали (5) 10 учётных площадок, на которых подсчитывали все растения тюльпана с учетом онтогенетических состояний. Если ЦП имели незначительные размеры, подсчитывали все растения в них. Плотность растений оценивали усреднением данных с 10 учётных площадок.

Так как изучаемый вид имеет охранный статус, онтогенетическое состояние особей определялось по надземным органам (в основном на основании соотношения длины и ширины листа). Состояние подземных органов при определении онтогенетических состояний не принималось во внимание. Поэтому сенильные луковицы не учитывались, а генеративные растения не подразделялись на молодые генеративные, средневозрастные и старые генеративные растения (g_1 , g_2 и g_3). Учитывая специфические особенности вида, всего было выделено четыре группы особей: проростки и ювенильные (pl+j), иматурные (im), взрослые вегетативные (виргинильные и временно не цветущие генеративные растения) (v), генеративные

растения (g). Присутствие в популяциях вида большого количества временно нецветущих особей было продемонстрировано ранее (Кашин и др., 2016), но отличить их от виргинильных без выкопки растений не представляется возможным.

Поэтому мы относили их к группе «взрослые вегетативные» вместе с виргинильными растениями.

Для всех ЦП рассчитывался индекс генеративности ($I_{генер}$) как отношение растений генеративного периода к сумме растений прегенеративного и генеративного периодов (Коваленко, 2005).

Индекс генеративности косвенно отражает показатель эффективной или репродуктивной численности популяции, который широко используется в популяционной генетике в качестве меры вклада их в генофонд следующего поколения и, на наш взгляд, является важной характеристикой популяции. Это тем более оправданно, учитывая гермафродитизм подавляющего большинства цветковых растений и, в частности, объекта нашего исследования, а значит, и потенциально равный вклад каждой особи в генофонд

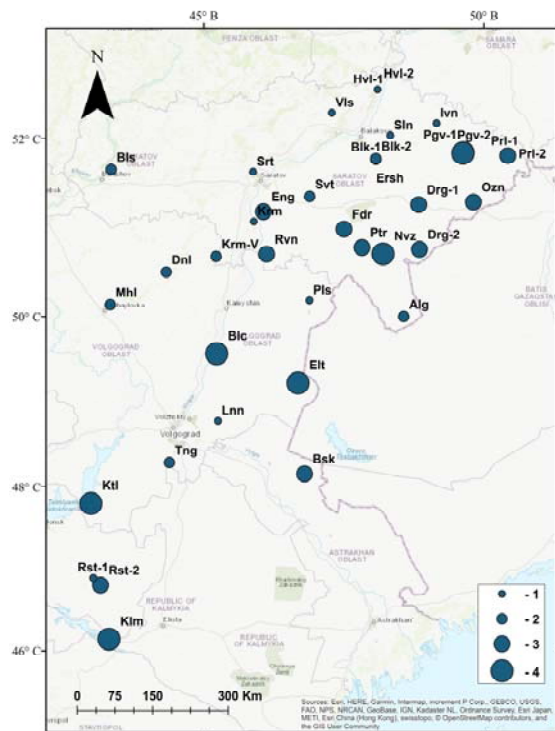


Рис. 1. Расположение и площадь (1 – 0.01 – 0.66, 2 – 0.66 – 2.5, 3 – 2.5 – 50, 4 – 50 – 20000 га) исследованных ценопопуляций *T. suaveolens*

следующего поколения и в качестве женской, и в качестве мужской составляющих. По определению у таких видов фактически всегда имеет место равновесное соотношение полов.

Поскольку усреднение данных по учётным площадкам и рассмотрение их по ценопопуляции в среднем возможно только при гомогенности выборки (Глотов и др., 2012; Иванов, 2012; Иванов и др., 2013), для полученных нами гетерогенных выборок индекс генеративности ($I_{генер}$) рассчитывался с использованием бутстреп-процедуры оценки среднего и доверительного интервала среднего значения при уровне значимости 95% и 1000 итераций (Hammer et al., 2001). Исходные данные проверялись на гетерогенность выборок с помощью критерия хи-квадрат для сопряженных таблиц (Глотов и др., 2012).

В каждой изученной ЦП закладывалась пробная площадь в 100 м², на которой проводилось фитоценоотическое описание. Для выделения сообществ использовали

доминанты и содоминанты. Учитывалось обилие видов по шкале О. Друде (Воронov, 1973). Отмечалось общее проективное покрытие в процентах. Биологическое разнообразие растительных ассоциаций оценивали с помощью индекса Шеннона (Мэгарран, 1992; Леонтьев, 2008).

Среднюю температуру и сумму осадков периода вегетации *T. suaveolens* (с 1 апреля по 15 мая) рассчитывали по данным архивов метеостанций, ближайших к постоянным пробным площадкам. Среднеголетние значения температуры и среднеголетняя сумма осадков получены из открытой базы климатических данных WorldClim по географическим координатам постоянной пробной площадки.

Влияние факторов на индекс генеративности оценивалось с помощью корреляционного анализа. В силу того, что данные не соответствуют нормальному распределению, использован ранговый коэффициент корреляции Спирмена. Онтогенетические спектры ценопопуляций представлены в виде круговых диаграмм, нанесенных на карту-основу.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Изученные в Нижнем Поволжье популяции *T. suaveolens* занимают разную площадь – от 0.01 – 0.05 до 20 000 и более га (см. рис. 1). Так, площадь менее 1 га занимают популяции Hvl-1, Vls, Srt, Krm-V, Krm, Alg, Pls, Lnn, Tng, Rst-1, Sln, Ivn, Bls, Dnl, Mhl. Растения вида в таких популяциях, как правило, расположены в пределах одного фитоценоза более или менее равномерной группой. Характерно, что малые по площади популяции *T. suaveolens* расположены в основном в Правобережье и на севере Левобережья Саратовской области, т.е. ближе к северной и северо-западной границам ареала вида. Одной из основных причин малочисленности составляющих их растений является существование их в условиях, близких к критическим для данного вида. В большинстве подобных случаев в окрестных участках сходной степи данный вид отсутствует на протяжении многих километров, – до сотни и более, как это имеет место, например, между популяциями Bls и Krm. Однако в части случаев подобные сохранившиеся небольшие участки представляют собой остатки некогда обширных природных территорий, не затронутых распахкой и прочим антропогенным воздействием. Так, например, в окрестностях г. Саратова ранее вид был распространен гораздо шире (Янишевский, 1934).

ЦП Blk-1, Blk-2, Svt и Ptr занимают площадь 2.0 – 4.0 га. Остальные популяции имеют площадь от 10 – 15 до 20000 и более га. В подобных популяциях растения входят в разные по составу фитоценозы, поэтому площадь исследуемой ЦП составляет лишь часть площади всей популяции. Значительных изменений площади популяций за годы наблюдений не наблюдалось (см. рис. 1).

Максимальная средняя плотность растений (100 и более экз./м²) была отмечена в ЦП Nvz, Drg-1 и Ptr во все годы наблюдения, в ЦП Vls – во все годы, кроме 2018, в ЦП Ozn – только в 2014, 2015 и 2018 гг., в ЦП Eng – только в 2014 г. Крайне низкая плотность (1 – 5 экз./м²) имела место в ЦП Srt, Mhl, Lnn, а в ЦП Rvn отмечена в отдельные годы (в частности, в 2016 г.).

Средняя плотность особей на межпопуляционном уровне варьировала в широком диапазоне (1.6 – 240.7 экз./м²), но по годам существенно (в 1.5 – 3 раза) изменялась только в ряде ЦП (табл. 1). ЦП с широкой амплитудой погодичной внут-

рипопуляционной изменчивости плотности особей расположены в центральной части и на юге Правобережья (Srt, Krm-V) и на крайнем востоке и юге Левобережья (Ozn, Rvn, Alg) Саратовской области, а также в Палласовском районе Волгоградской области (Pls). Большая часть из них подвержена сильному антропогенному прессу либо в виде рекреационной нагрузки, либо в виде интенсивного выпаса. К тому же в ЦП, подверженных сильному антропогенному прессу, плотность особей была существенно ниже, чем в популяциях, лишённых подобного воздействия. В пределах остальных ЦП параметр отличался большей стабильностью по годам наблюдения (рис. 2).

Таблица 1

Площадь, плотность и индекс генеративности ценопопуляций *T. gesneriana*

ЦП	S плл, га	Год	Число растений на уч. площадке, min – max	Средняя плотность, экз./м ² и 95% доверительный интервал среднего	Среднее значение I _{генер} и 95% доверительный интервал среднего
1	2	3	4	5	6
Alg	1.05	2014	8–60	4.80 – 23.20 – 35.60	0.52 – 0.67 – 0.83
		2015	17–94	38.40 – 54.50 – 71.20	0.08 – 0.18 – 0.25
		2016	4–58	19.40 – 28.70 – 37.00	0.32 – 0.42 – 0.51
		2017	24–60	34.90 – 42.20 – 49.80	0.12 – 0.17 – 0.22
Blc	150.00	2015	3–32	11.80 – 18.60 – 25.90	0.14 – 0.20 – 0.27
		2016	7–41	18.60 – 25.20 – 32.20	0.24 – 0.32 – 0.40
Blk-1	2.00	2013	17–66	22.80 – 37.40 – 51.20	0.02 – 0.10 – 0.16
		2014	15–80	28.20 – 47.00 – 64.80	0.02 – 0.04 – 0.07
		2015	3–83	38.45 – 24.90 – 51.40	0.04 – 0.08 – 0.11
		2016	6–83	16.60 – 29.90 – 41.30	0.06 – 0.11 – 0.15
Blk-2	2.00	2017	8–61	19.50 – 30.50 – 40.60	0.10 – 0.15 – 0.20
		2014	15–144	31.60 – 72.20 – 106.80	0.06 – 0.09 – 0.11
Bls	<1	2016	8–71	21.80 – 33.30 – 43.10	0.12 – 0.17 – 0.22
		2017	3–34	13.00 – 18.90 – 24.60	0.01 – 0.06 – 0.11
Bsk	>50	2015	1–20	4.50 – 7.80 – 10.90	0.23 – 0.47 – 0.70
Dnl	<1	2016	0–34	0.00 – 8.70 – 15.80	0.10 – 0.40 – 0.67
Drg-1	10.00	2014	74–320	146.20 – 214.20 – 293.80	0.07 – 0.12 – 0.16
		2015	56–335	145.00 – 190.40 – 239.10	0.03 – 0.05 – 0.07
		2016	107–230	135.90 – 162.70 – 186.40	0.07 – 0.11 – 0.14
		2017	48–131	77.40 – 89.20 – 104.10	0.11 – 0.16 – 0.21
		2018	85–244	121.70 – 158.40 – 192.20	0.14 – 0.18 – 0.21
Drg-2	40.40	2015	9–63	22.80 – 33.10 – 43.70	0.12 – 0.17 – 0.21
		2016	6–70	18.70 – 32.00 – 43.80	0.16 – 0.24 – 0.30
		2017	23–82	37.50 – 48.50 – 59.60	0.12 – 0.16 – 0.20
		2018	20–116	50.70 – 66.20 – 82.90	0.13 – 0.17 – 0.20
Elt	>20000	2015	19–115	38.50 – 58.30 – 75.50	0.13 – 0.16 – 0.19
		2016	35–106	44.90 – 58.00 – 69.00	0.30 – 0.37 – 0.43
		2017	23–146	43.10 – 64.40 – 80.90	0.05 – 0.07 – 0.10
		2018	23–161	49.60 – 72.70 – 93.90	0.08 – 0.11 – 0.14
Eng	<50	2014	88–132	90.80 – 105.60 – 118.80	0.07 – 0.12 – 0.16
		2015	3–166	59.00 – 91.20 – 124.00	0.04 – 0.10 – 0.14
		2016	18–85	37.40 – 52.40 – 66.40	0.23 – 0.28 – 0.33
		2017	50–302	115.30 – 161.90 – 209.60	0.03 – 0.05 – 0.07
		2018	46–129	59.00 – 76.60 – 92.80	0.10 – 0.15 – 0.19

ДИНАМИКА ДЕМОГРАФИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ

Продолжение табл. 1

1	2	3	4	5	6
Erch	–	2018	65–167	83.80 – 108.40 – 133.90	0.05 – 0.07 – 0.09
		2016	7–122	37.10 – 59.10 – 82.10	0.10 – 0.17 – 0.22
Fdr	15.00	2013	34–102	41.20 – 62.20 – 82.40	0.11 – 0.14 – 0.18
		2014	50–95	51.20 – 67.00 – 79.80	0.11 – 0.14 – 0.17
		2015	21–93	39.00 – 52.60 – 67.20	0.02 – 0.05 – 0.08
		2016	32–67	41.10 – 47.80 – 54.50	0.08 – 0.12 – 0.15
		2017	21–71	26.60 – 36.20 – 44.30	0.03 – 0.06 – 0.09
		2018	12–37	19.30 – 24.10 – 28.60	0.05 – 0.10 – 0.15
Hvl-1	0.04	2015	2–39	2.10 – 10.20 – 16.40	0.10 – 0.21 – 0.31
		2016	0–49	1.40 – 12.90 – 21.90	0.27 – 0.50 – 0.69
Hvl-2	–	2017	22–77	31.70 – 43.00 – 53.80	0.15 – 0.20 – 0.25
Ivn	0.26	2015	1–20	5.60 – 9.50 – 13.30	0.12 – 0.24 – 0.35
		2016	12–57	23.20 – 31.10 – 38.30	0.00 – 0.04 – 0.07
		2017	26–157	34.10 – 59.20 – 76.40	0.06 – 0.09 – 0.11
		2018	25–132	73.80 – 92.00 – 112.00	0.04 – 0.05 – 0.06
Klm	>20000	2015	3–32	8.20 – 14.10 – 19.60	0.31 – 0.45 – 0.60
Krm	0.01	2013	67–158	69.00 – 98.60 – 121.80	0.26 – 0.34 – 0.39
		2014	54–110	75.60 – 90.60 – 110.00	0.11 – 0.17 – 0.24
		2015	27–148	44.20 – 70.50 – 94.50	0.21 – 0.31 – 0.40
		2016	21–176	58.70 – 85.60 – 111.60	0.30 – 0.39 – 0.52
		2017	10–120	56.50 – 74.60 – 93.90	0.10 – 0.12 – 0.15
Krm-V	0.87	2014	3–23	9.60 – 14.80 – 21.80	0.09 – 0.18 – 0.25
		2015	19–29	22.28 – 24.86 – 27.86	0.05 – 0.08 – 0.10
		2016	17–70	33.80 – 43.80 – 53.60	0.03 – 0.05 – 0.08
		2017	7–154	32.30 – 62.10 – 92.60	0.06 – 0.10 – 0.13
		2018	6–109	20.80 – 41.20 – 58.00	0.03 – 0.06 – 0.09
Ktl	>20000	2015	2–12	5.45 – 7.18 – 8.90	0.31 – 0.46 – 0.59
Lnn	0.28	2015	1–5	2.60 – 3.50 – 4.50	0.62 – 0.76 – 0.91
		2016	0–3	1.00 – 1.60 – 2.20	0.92 – 0.96 – 1.04
Mhl	<1	2016	0–11	2.40 – 4.50 – 6.80	0.14 – 0.34 – 0.51
Nvz	140.00	2014	135–275	148.60 – 192.80 – 230.20	0.09 – 0.12 – 0.14
		2015	73–268	127.30 – 161.10 – 197.90	0.05 – 0.06 – 0.07
		2016	104–354	163.80 – 211.30 – 260.50	0.23 – 0.27 – 0.31
		2017	97–185	134.00 – 148.80 – 165.20	0.05 – 0.07 – 0.10
		2018	85–160	116.60 – 129.80 – 144.00	0.08 – 0.10 – 0.13
Ozn	10.00	2013	15–90	30.00 – 52.20 – 74.40	0.32 – 0.44 – 0.58
		2014	77–185	67.60 – 107.00 – 131.40	0.17 – 0.23 – 0.31
		2015	94–313	139.30 – 184.80 – 229.20	0.04 – 0.07 – 0.09
		2016	22–177	59.70 – 87.40 – 112.70	0.05 – 0.10 – 0.14
		2017	40–105	67.10 – 78.50 – 90.90	0.06 – 0.08 – 0.10
		2018	70–209	130.00 – 154.10 – 180.60	0.06 – 0.10 – 0.13
Pgv-1	60.00	2013	10–22	14.40 – 17.80 – 22.00	0.32 – 0.42 – 0.53
		2014	7–26	8.60 – 15.60 – 22.60	0.19 – 0.31 – 0.41
		2015	1–29	7.20 – 13.10 – 18.30	0.04 – 0.09 – 0.14
		2017	1–22	7.40 – 11.50 – 15.60	0.10 – 0.28 – 0.41
		2018	4–36	14.60 – 20.90 – 27.70	0.06 – 0.19 – 0.29
Pgv-2	60.00	2013	28–31	27.75 – 29.00 – 30.00	0.23 – 0.33 – 0.46
		2014	13–24	15.80 – 19.80 – 24.20	0.22 – 0.31 – 0.40
		2016	6–34	11.50 – 16.00 – 19.50	0.03 – 0.08 – 0.14
		2017	8–26	14.00 – 17.50 – 21.00	0.17 – 0.21 – 0.26
		2018	11–29	15.80 – 19.60 – 23.20	0.02 – 0.05 – 0.08

Окончание табл. 1

1	2	3	4	5	6
Pls	0.66	2014	3–73	0.03 – 20.16 – 34.50	0.39 – 0.58 – 0.76
		2015	5–41	13.44 – 19.78 – 25.44	0.20 – 0.30 – 0.38
		2016	1–15	3.60 – 6.30 – 8.90	0.60 – 0.73 – 0.85
		2017	2–53	11.20 – 22.90 – 33.90	0.09 – 0.22 – 0.33
		2018	9–94	24.40 – 39.80 – 53.20	0.12 – 0.22 – 0.30
Prl-1	15.00	2014	16–46	17.80 – 29.60 – 41.40	0.30 – 0.35 – 0.41
		2015	8–30	14.50 – 18.80 – 23.00	0.00 – 0.02 – 0.04
		2016	11–41	20.00 – 25.10 – 29.50	0.17 – 0.24 – 0.32
		2017	8–37	13.90 – 19.90 – 25.70	0.02 – 0.05 – 0.82
		2018	20–51	24.00 – 30.00 – 35.30	0.08 – 0.12 – 0.16
Prl-2	–	2016	28–62	37.00 – 44.10 – 50.70	0.15 – 0.21 – 0.27
		2017	14–66	33.60 – 43.10 – 53.90	0.10 – 0.12 – 0.14
		2018	31–62	36.30 – 42.80 – 48.70	0.11 – 0.15 – 0.20
Ptr	3.85	2016	6–348	27.50 – 105.70 – 172.70	0.24 – 0.40 – 0.57
		2017	24–208	82.90 – 117.20 – 150.00	0.04 – 0.08 – 0.11
		2018	49–440	171.50 – 240.70 – 310.90	0.09 – 0.11 – 0.12
Rst-1	0.05	2015	0–29	1.60 – 7.90 – 13.50	0.69 – 0.82 – 1.01
Rst-2	16.54	2015	1–32	10.30 – 16.00 – 22.00	0.07 – 0.25 – 0.37
Rvn	<50	2014	4–26	7.10 – 13.30 – 19.10	0.30 – 0.41 – 0.51
		2015	0–18	0.00 – 4.00 – 6.67	0.07 – 0.29 – 0.47
		2016	1–11	1.30 – 3.40 – 4.90	-0.04 – 0.17 – 0.31
		2017	8–43	14.60 – 20.20 – 25.20	0.15 – 0.22 – 0.29
		2018	2–46	8.10 – 15.60 – 22.20	0.22 – 0.32 – 0.43
Sln	0.15	2015	2–64	9.90 – 22.70 – 34.70	0.06 – 0.20 – 0.31
		2016	28–106	32.50 – 68.75 – 105.00	0.16 – 0.28 – 0.42
		2017	13–69	26.90 – 37.00 – 45.50	0.02 – 0.06 – 0.10
		2018	11–59	25.30 – 36.20 – 47.70	0.05 – 0.09 – 0.12
Slv		2016	6–118	20.40 – 42.60 – 61.90	0.11 – 0.17 – 0.24
		2017	21–189	92.80 – 63.00 – 118.60	0.03 – 0.05 – 0.06
		2018	16–95	29.20 – 47.50 – 64.60	0.02 – 0.03 – 0.05
Srt*	0.02	2013	–	15.00	0.40
		2014	–	39.00	0.13
Svt	2.50	2014	23–42	29.00 – 34.00 – 40.20	0.02 – 0.03 – 0.05
		2015	8–66	18.30 – 30.40 – 40.40	0.05 – 0.08 – 0.12
		2016	2–51	14.60 – 23.90 – 33.00	0.02 – 0.22 – 0.35
		2017	18–53	28.40 – 35.20 – 41.80	0.09 – 0.13 – 0.17
		2018	13–46	19.40 – 26.10 – 32.40	0.07 – 0.11 – 0.14
Tng	0.01	2015	2–24	5.60 – 10.40 – 14.40	0.29 – 0.37 – 0.45
Vls	0.03	2013	25–176	80.00 – 126.50 – 191.75	0.01 – 0.12 – 0.18
		2014	85–254	124.60 – 175.40 – 228.60	0.07 – 0.10 – 0.14
		2015	38–271	80.10 – 126.90 – 168.10	0.05 – 0.08 – 0.10
		2016	32–611	85.80 – 187.10 – 269.00	0.06 – 0.11 – 0.14
		2017	48–208	69.00 – 104.60 – 135.30	0.02 – 0.40 – 0.06
		2018	19–180	55.50 – 88.00 – 118.00	0.09 – 0.23 – 0.36

* Указано общее число растений в ЦП.

О сравнительно стабильности численности особей в популяциях свидетельствуют и данные по другим регионам. Например, плотность ценопопуляций вида вдоль побережья оз. Маныч-Гудило (Республика Калмыкия) в 2009 – 2012 гг. составила от 29 ± 6 до 36 ± 5 экз./м² (Боктаева и др., 2013).

ДИНАМИКА ДЕМОГРАФИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ

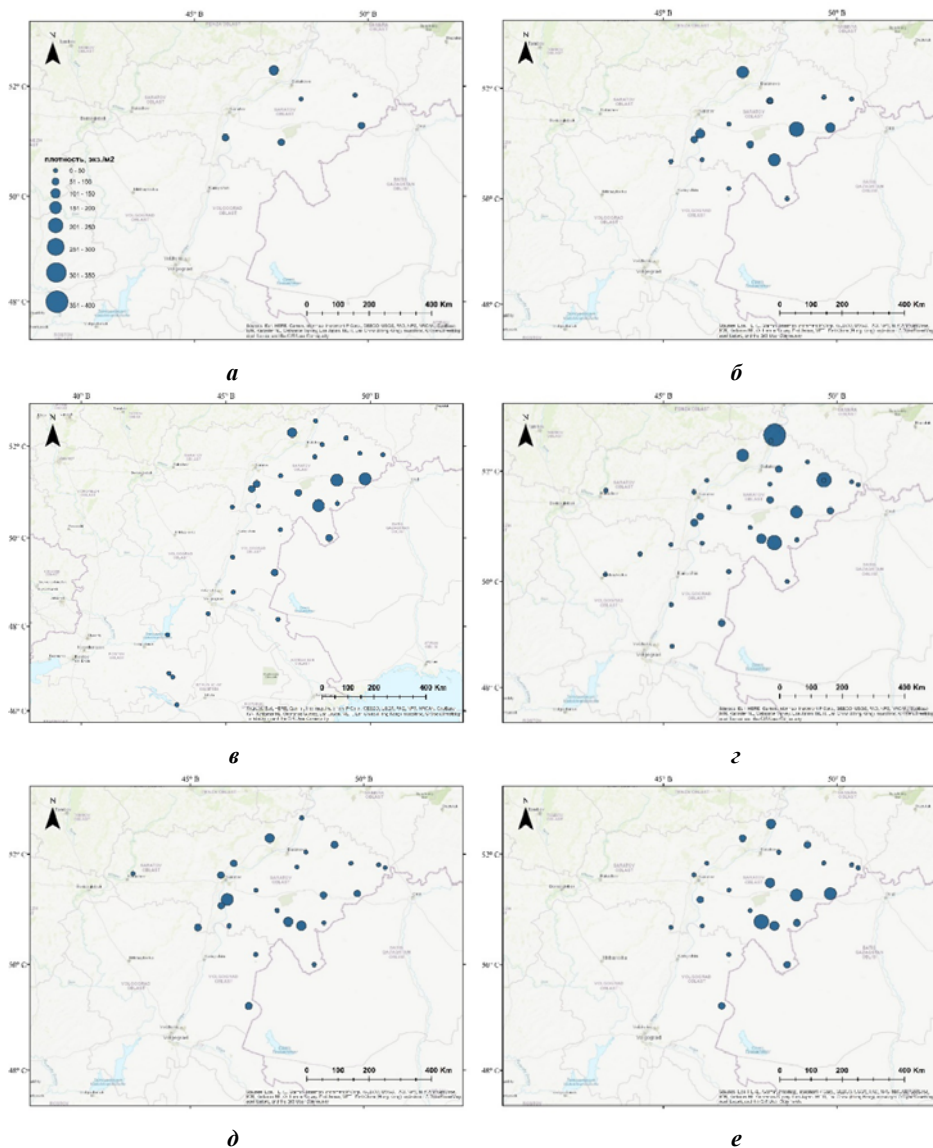


Рис. 2. Плотность растений *T. suaveolens* в различные годы наблюдений: *а* – 2013, *б* – 2014, *в* – 2015, *г* – 2016, *д* – 2017, *е* – 2018 гг.

Количество генеративных особей в исследованных ценопопуляциях *T. suaveolens* на межпопуляционном уровне варьировало в диапазоне 0.1 – 58.2 экз./м². Самой низкой плотностью генеративных особей (менее 1 экз./м²) характеризовались ЦП Srt, Prl-1, Rvn, Pgv-2, подверженные сильному рекреационному прессу, либо

страдающие от выпаса. К снижению плотности ведёт и отсутствие воздействия, выражающееся в нарастании мощного степного войлока – ЦП Pgv-1 и Prl-2. Среди 17 ЦП, исследованных в течение пяти – шести лет, варьирование плотности генеративных особей по годам было двух – семикратным в 10 ЦП: Vls, Krm, Pgv-1, Svt, Ozn, Fdr, Eng, Drg, Rvn, Nvz. В наиболее страдающих от негативных факторов ЦП различия достигали 25.5 (Prl) и даже 70 раз (Srt).

Индекс генеративности в исследованных ЦП существенно варьировал. В разные годы он составлял от 0.03 до 0.96 (см. табл. 1). Менее 10% от общей численности составляли цветущие растения в 2013–2018 гг. в следующих ЦП: Vls, Blk-1, Srt, Blk-2, Krm-V, Sln, Slv, Pgv-1, Pgv-2, Prl, Svt, Ozn, Fdr, Eng, Drg-1, Bls, Elt, Nvz. В 2015 г. во многих ЦП произошло снижение как общей плотности особей, так и доли цветущих растений. Особенно существенное варьирование доли генеративных особей по годам отмечено в ЦП Srt, Pgv-1, Prl, Svt, Ozn, хотя имело место и в других ЦП (Кашин и др., 2016).

Процентное соотношение четырех выделенных онтогенетических групп в исследованных ценопопуляциях в разные годы наблюдений представлено на рис. 3. Как следует из рисунка, в большинство лет наблюдений в северной и северо-западной части района исследований преобладали ЦП с большой долей растений прегенеративного периода. На юге и юго-западе преобладали генеративные растения, а также растения условно виргинильной группы, значительную часть которой составляют, по всей видимости, временно не цветущие (в год наблюдения) особи. Такое географическое распределение ценопопуляций по демографической структуре наблюдалось с 2013 по 2016 г. включительно. При этом имела место значимая (при $p \leq 0.05$) отрицательная корреляция между географической широтой, соответствующей месту произрастания ценопопуляций, и долей растений генеративного состояния в них. Например, в 2015 г. коэффициент корреляции Спирмена между этими параметрами составил -0.71 , в 2016 г. – -0.61 (табл. 2).

Этой закономерности противоречат лишь данные 2017 и 2018 гг. наблюдения, когда на юге и западе исследуемой части ареала вида, напротив, преобладали растения прегенеративного периода и существенно снизилась доля цветущих растений. При этом в северо-восточной части данной территории в эти годы не наблюдалось значительного числа проростков и ювенильных растений, а доля цветущих особей также снизилась. Все эти изменения соотносятся с погодными условиями периодов вегетации тюльпанов 2013 – 2018 гг. В 2013 – 2016 гг. в южной части исследованной территории засушливые условия формировались уже весной, и по этой причине, вероятно, проростки выпадали на ранней стадии развития. В подтверждение этого нами в ряде популяций были отмечены проростки в густой ветоши, которые погибли, не закрепив корень в грунте. Весенние периоды 2017 и 2018 гг. были более влажными, и семена, сформировавшиеся соответственно в 2016 и 2017 гг. проросли и успешно прошли ранние стадии онтогенеза, наиболее зависящие от погодных условий. Из вышеизложенного следует, что циклические колебания погодных условий (смена засушливых и влажных периодов) существенно отражаются на демографической структуре ценопопуляций *T. suaveolens*, – прежде всего на доле ювенильных, временно нецветущих и цветущих растений. Однако эти колебания не однонаправленны на всей территории Нижнего Повол-

ДИНАМИКА ДЕМОГРАФИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ

жья. Соответственно и вклад погодных условий различных лет в возобновление популяций различен и зависит, вероятно, от засухливости или влажности погодных условий в период прорастания семян.

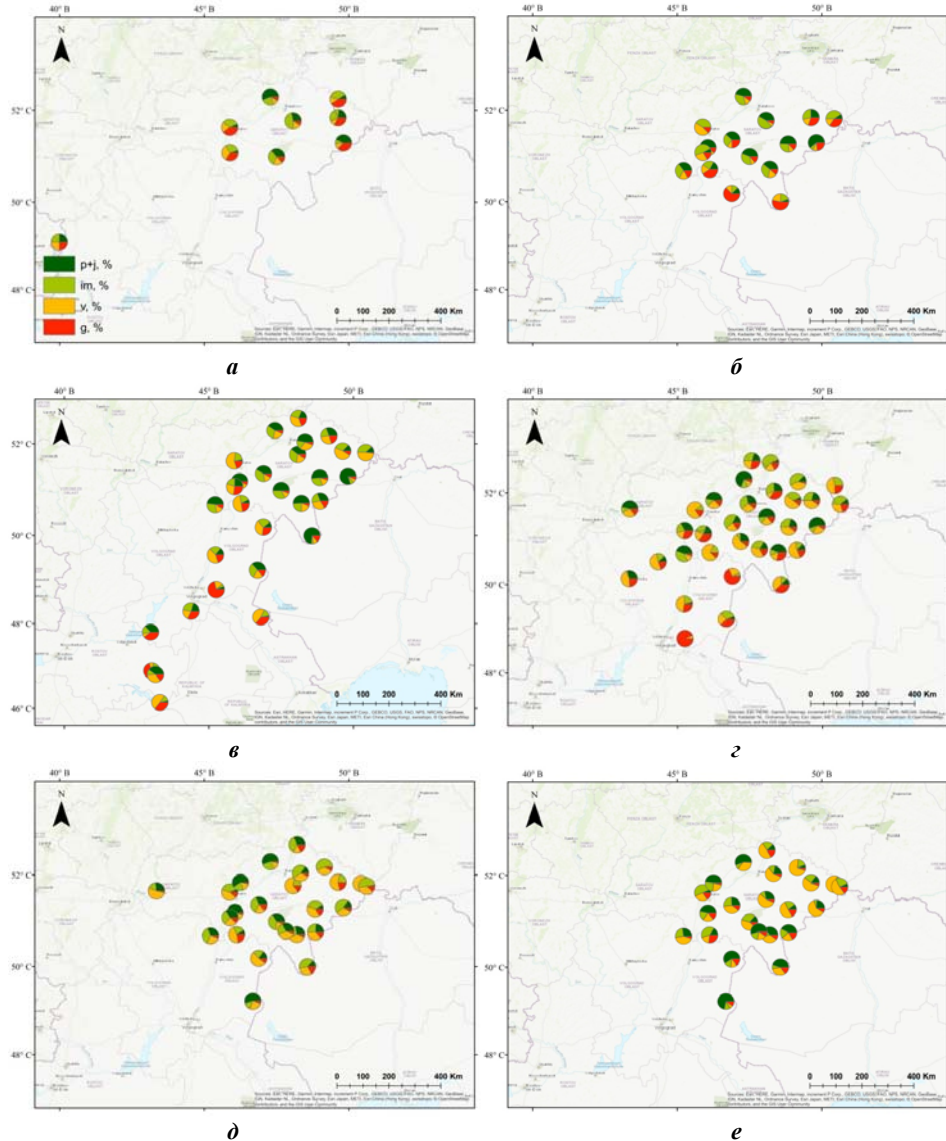


Рис. 3. Демографическая структура исследованных ценопопуляций *T. suaveolens*: *a* – 2013, *б* – 2014, *в* – 2015, *г* – 2016, *д* – 2017, *е* – 2018 г.; *p+j* – проростки и ювенильные растения; *im* – иммаатурные растения; *v* – виргинильные растения; *g* – генеративные растения

Таблица 2

Ранговые корреляции Спирмена между различными параметрами среды и долей цветущих особей (индексом генеративности) в популяциях *T. suaveolens* в различные годы наблюдения

Сравниваемые параметры	Число ЦП	<i>r</i>	<i>p</i> -уровень
2013			
<i>I</i> _{генер.} : Средняя плотность <i>T. suaveolens</i> , экз./м ²	8	-0.4048	0.3199
<i>I</i> _{генер.} : Средняя температура периода вегетации	8	0.1687	0.6897
<i>I</i> _{генер.} : Сумма осадков периода вегетации	7	0.0360	0.9389
<i>I</i> _{генер.} : Средняя многолетняя температура	8	-0.2036	0.6287
<i>I</i> _{генер.} : Средняя многолетняя сумма осадков	8	-0.5868	0.1262
2014			
<i>I</i> _{генер.} : Средняя плотность <i>T. suaveolens</i> , экз./м ²	20	-0.4346	0.0554
<i>I</i> _{генер.} : Средняя температура периода вегетации	20	0.0582	0.8075
<i>I</i> _{генер.} : Сумма осадков периода вегетации	18	0.1566	0.5350
<i>I</i> _{генер.} : Средняя многолетняя температура	20	0.4724	0.0355
<i>I</i> _{генер.} : Средняя многолетняя сумма осадков	20	-0.0737	0.7574
2015			
<i>I</i> _{генер.} : Средняя плотность <i>T. suaveolens</i>, экз./м²	29	-0.6952	0.000028
<i>I</i> _{генер.} : Средняя температура периода вегетации	29	0.5151	0.0043
<i>I</i> _{генер.} : Сумма осадков периода вегетации	27	-0.2735	0.1675
<i>I</i> _{генер.} : Средняя многолетняя температура	29	0.7152	0.000013
<i>I</i> _{генер.} : Средняя многолетняя сумма осадков	29	-0.2853	0.1335
2016			
<i>I</i> _{генер.} : Средняя плотность <i>T. suaveolens</i> , экз./м ²	32	-0.1248	0.4961
<i>I</i> _{генер.} : Средняя температура периода вегетации	27	0.4889	0.0097
<i>I</i> _{генер.} : Сумма осадков периода вегетации	24	0.2167	0.3091
<i>I</i> _{генер.} : Средняя многолетняя температура	32	0.5791	0.0005
<i>I</i> _{генер.} : Средняя многолетняя сумма осадков	32	-0.4036	0.0220
2017			
<i>I</i> _{генер.} : Средняя плотность <i>T. suaveolens</i> , экз./м ²	26	-0.2930	0.1463
<i>I</i> _{генер.} : Средняя температура периода вегетации	26	-0.1818	0.3741
<i>I</i> _{генер.} : Сумма осадков периода вегетации	22	-0.0766	0.7347
<i>I</i> _{генер.} : Средняя многолетняя температура	26	-0.0657	0.7500
<i>I</i> _{генер.} : Средняя многолетняя сумма осадков	26	-0.0298	0.8852
2018			
<i>I</i> _{генер.} : Средняя плотность <i>T. suaveolens</i> , экз./м ²	24	-0.1932	0.3657
<i>I</i> _{генер.} : Средняя температура периода вегетации	24	-0.0321	0.8816
<i>I</i> _{генер.} : Сумма осадков периода вегетации	23	-0.0458	0.8356
<i>I</i> _{генер.} : Средняя многолетняя температура	24	0.2020	0.3440
<i>I</i> _{генер.} : Средняя многолетняя сумма осадков	24	-0.2474	0.2438

Примечание. Полужирным шрифтом отмечены корреляции, значимые при $p < 0.05$.

При выявлении возможного влияния отдельных факторов на долю цветущих особей в популяциях *T. suaveolens* показано, что в 2015 и 2016 гг. имела место положительная корреляция средней силы между долей цветущих растений и средней температурой в период активной вегетации растений (в апреле – первой половине мая) ($r = 0.5$) и ещё большая степень положительной корреляции со среднемноголетней температурой в местах произрастания популяций ($r = 0.6 - 0.7$ соответствен-

ДИНАМИКА ДЕМОГРАФИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ

но). Кроме того, в 2015 г. имела место обратная корреляция средней силы ($r = -0.7$) между долей цветущих растений и их плотностью в популяциях, а в 2016 г. – обратная корреляция слабой силы наблюдалась между долей цветущих растений и средней многолетней суммой осадков. Примечательно, что в 2017 и 2018 гг. ни по одному из проанализированных параметров корреляция не наблюдалась (см. табл. 2). В ряде ЦП снижение индекса генеративности в 2017 г. произошло из-за увеличения числа проростков и ювенильных растений, а в 2018 г. – из-за увеличения числа имматурных растений.

Так как в 2017 и 2018 гг. было исследовано меньшее число ЦП, места произрастания которых охватывали существенно меньшую часть ареала по сравнению с теми, что были исследованы в 2015 – 2016 гг., нами отдельно проанализирован характер корреляционных отношений между теми же параметрами и долей цветущих растений в 2015 – 2016 гг., принимая во внимание только те популяции, которые были исследованы в 2017 – 2018 гг. Выявлено, что достоверная положительная корреляция средней силы имела место только между долей цветущих растений и средней многолетней температурой в местах расположения популяций (табл. 3).

Таблица 3

Ранговые корреляции Спирмена между различными параметрами среды и долей цветущих особей (индексом генеративности) по данным 2015 и 2016 гг. в совокупности популяций *T. suaveolens*, которые были охвачены исследованиями в 2017 и 2018 гг.

Сравниваемые параметры	Число ЦП	r	p -уровень
2015			
$I_{генер}$: Средняя плотность <i>T. suaveolens</i> , экз./м ²	20	-0.4348	0.0554
$I_{генер}$: Средняя температура периода вегетации	20	0.0582	0.8075
$I_{генер}$: Сумма осадков периода вегетации	18	0.1566	0.5350
$I_{генер}$: Средняя многолетняя температура	20	0.4724	0.0355
$I_{генер}$: Средняя многолетняя сумма осадков	20	-0.0737	0.7574
2016			
$I_{генер}$: Средняя плотность <i>T. suaveolens</i> , экз./м ²	24	-0.0148	0.9453
$I_{генер}$: Средняя температура периода вегетации	21	0.3093	0.1725
$I_{генер}$: Сумма осадков периода вегетации	18	0.0211	0.9339
$I_{генер}$: Средняя многолетняя температура	24	0.4788	0.0179
$I_{генер}$: Средняя многолетняя сумма осадков	24	-0.3734	0.0723

Примечание. Полужирным шрифтом отмечены корреляции, значимые при $p < 0.05$.

Кстати, при примерно том же числе исследованных популяций и сходной площади территории, обследованной в 2014 г., отмечена та же закономерность, а именно: в этот год значимая положительная корреляция средней силы имела место только между среднемноголетней температурой и долей генеративных растений в популяциях (см. табл. 2). Это обстоятельство указывает на то, что на долю цветущих растений в популяциях оказывает влияние не только, и, скорее, не столько температура в период активной вегетации *T. suaveolens*, сколько температура в какой-то иной период годового цикла. Однако значимой корреляции между индексом генеративности ценопопуляций и средней температурой периода летнего по-

кою луковиц в предшествующем сезоне (июнь – октябрь), а также суммой выпавших в этот период осадков не установлено. Другим объяснением этого напрашивается то, что температура в период вегетации растений вида начинает сказываться только по протяжённому географическому градиенту – с северо-востока на юго-запад европейской части России в пределах, по крайней мере, всего Нижнего Поволжья.

Для того чтобы выявить возможную корреляцию между структурой сообществ с *T. suaveolens* и долей цветущих растений этого вида в них, биоразнообразие сообществ с его участием оценивали по индексу Шеннона. Полученные значения индекса изменяются в пределах от 1.57 до 2.58. Судя по литературным данным, величина индекса Шеннона обычно укладывается в интервал от 1.5 до 3.5 (Мэгарен, 1992). Большим биоразнообразием характеризуются сообщества Fdr, Prl-1, Hvl-2, Ktl, Sln, Drg-2, Bls, Prl-2, Krm, Svt. Низкое разнообразие отмечено в сообществах Ptr, Lnn, Bsk, Elt, Nvz, Mchl, Pgv-2, Ozn, Dnl, Krm-V (рис. 4). Это свидетельствует в пользу того, что самые бедные и не выровненные в видовом отношении сообщества (Lnn, Bsk) произрастают на крайнем юго-востоке исследованной территории – в пустынных степях Заволжско-Казахстанской степной провинции. Наиболее разнообразные в видовом отношении сообщества выявлены на территории Саратовской области: в Правобережье – в окрестностях Саратова (Srt) и Красноармейском районе (Krm), в Левобережье – в Советском (Svt) и Дергачёвском (Drg-2) районах.

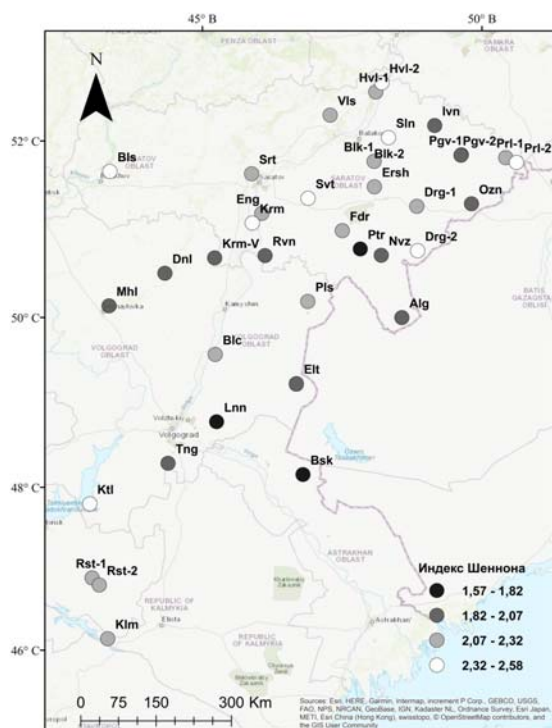


Рис. 4. Значения индекса Шеннона в исследованных сообществах с участием *T. suaveolens*

(Krm), в Левобережье – в Советском (Svt) и Дергачёвском (Drg-2) районах.

Однако корреляции между долей цветущих растений в популяциях и индексом биоразнообразия сообществ, в которых они произрастают, не выявлено. Это указывает на то, что биоразнообразие сообществ, в состав которых входят ЦП *T. suaveolens*, не оказывает заметного влияния на демографическую структуру последних.

Таким образом, вероятной причиной своеобразия пространственного распределения ЦП *T. suaveolens* по их демографической структуре может быть то, что в

пределах от 1.57 до 2.58. Судя по литературным данным, величина индекса Шеннона обычно укладывается в интервал от 1.5 до 3.5 (Мэгарен, 1992). Большим биоразнообразием характеризуются сообщества Fdr, Prl-1, Hvl-2, Ktl, Sln, Drg-2, Bls, Prl-2, Krm, Svt. Низкое разнообразие отмечено в сообществах Ptr, Lnn, Bsk, Elt, Nvz, Mchl, Pgv-2, Ozn, Dnl, Krm-V (рис. 4). Это свидетельствует в пользу того, что самые бедные и не выровненные в видовом отношении сообщества (Lnn, Bsk) произрастают на крайнем юго-востоке исследованной территории – в пустынных степях Заволжско-Казахстанской степной провинции. Наиболее разнообразные в видовом отношении сообщества выявлены на территории Саратовской области: в Правобережье – в окрестностях Саратова (Srt) и Красноармейском районе

ДИНАМИКА ДЕМОГРАФИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ

южных районах Нижнего Поволжья проростки в существенной массе гибнут из-за малоснежности в зимнее время или из-за засухи в летнее время. Популяции в этих районах поддерживают высокую численность особей и занимают большие площади исключительно или преимущественно за счёт длительного времени жизни особи (до 40 и более лет). Редкие сезоны с благоприятными погодными условиями обеспечивают вспышки численности ювенильных растений. В северных же районах исследованной территории складываются более подходящие условия для прорастания семян и развития проростков этого вида, а колебания в демографической структуре ценопопуляций выражены слабее.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 16-04-00142).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Беляченко Ю. А., Беляченко А. А., Серова Л. А. Краткая характеристика ценопопуляций тюльпана Геснера на территории урочища «Иваново поле» Федоровского района Саратовской области // Экологические проблемы субъектов экономики : сб. материалов VI междунар. науч.-практ. конф. Пенза : Изд-во Пенз. гос. техн. ун-та, 2016. С. 81 – 85.

Боктаева А. П., Атуева Д. Н., Уланова Я. М. Ценопопуляция тюльпана Геснера на участке дерновиннозлаковой степи, перспективном для создания ООПТ // Флора, растительность и растительные ресурсы Забайкалья и сопредельных территорий. Чита : Изд-во Забайкальск. гос. ун-та, 2013. С. 90 – 93.

Бочанцева З. П. Тюльпаны. Морфология, цитология и биология. Ташкент : Изд-во АН УзССР, 1962. 407 с.

Введенский И. А. Тюльпан – *Tulipa* // Флора СССР. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1935. Т. 4. С. 320 – 364.

Воронов А. Г. Геоботаника: учебное пособие для университетов и педагогических институтов. Изд. 2-е, испр. и доп. М. : Высш. шк., 1973. 384 с.

Глотов Н. В., Суетина Ю. Г., Трубянов А. Б., Ямбердова Е. И., Иванов С. М. Демографическая структура популяции эпифитного лишайника *Evernia prunastri* (L.) Ach. в липняках Республики Марий Эл // Вестн. Удмурт. гос. ун-та. Биология. Науки о Земле. 2012. Вып. 3. С. 41 – 49.

Джапова Р. Р., Хулхачиева Г. С., Чоникова К. Ю. Эколого-биологические особенности ценопопуляции тюльпана Геснера (т. Шренка) на каштановых почвах // Проблемы сохранения и рационального использования биоразнообразия Прикаспия и сопредельных регионов : материалы VII междунар. науч.-практ. конф. Элиста : Изд-во Калм. гос. ун-та, 2010. С. 26 – 29.

Злобин Ю. А., Скляр В. Г., Клименко А. А. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения. Сумы : Университетская книга, 2013. 439 с.

Иванов С. М. О задаче сравнения гетерогенных выборок (качественные признаки) // Актуальные проблемы экологии, биологии и химии : материалы конф. по итогам НИР биолого-химического факультета за 2011 год. Йошкар-Ола : Изд-во Мар. гос. ун-та, 2012. С. 44 – 45.

Иванов С. М., Софронов Г. Ю., Глотов Н. В. Применение метода главных компонент при анализе онтогенетических спектров популяций // Материалы V междунар. науч. конф. Йошкар-Ола : Изд-во Мар. гос. ун-та, 2013. Ч. II. С. 197 – 202.

Иващенко А. А. Тюльпаны и другие луковичные растения Казахстана. Алматы : ИД «Две Столицы», 2005. 192 с.

Кашин А. С., Крицкая Т. А., Петрова Н. А., Шилова И. В. Тюльпан Геснера в Саратовской области и на прилегающей территории : распространение, разнообразие, состояние популяций. Саратов : Изд-во Сарат. ун-та, 2016. 72 с.

Коваленко І. М. Структура популяцій домінантів трав'яно-чагарничкового ярусу в лісових фітоценозах Деснянсько-Старогутського національного природного парку. І. Онтогенетична структура // Український ботанічний журн. 2005. Т. 62, № 5. С. 707 – 714.

Леонтьев Д. В. Флористический анализ в микологии : учеб. для студентов высших учеб. заведений. Харьков : ПП «Ранок-НТ», 2008. 110 с.

Литвинская С. А. Тюльпан Шренка – *Tulipa schrenkii* Regel // Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). М. : Т-во науч. изд. КМК, 2008. С. 333 – 334.

Льву Т. Н. Эколого-биоморфологическая характеристика и структура ценопопуляций видов рода тюльпан (*Tulipa* L.) в государственном природном биосферном заповеднике «Чёрные земли» : дис. ... канд. биол. наук. Ростов н/Д, 2017. 248 с.

Максимова Н. В., Калмыкова О. Г. Об эколого-ценотических особенностях местообитаний *Tulipa gesneriana* L. в Урало-Илекском междуречье // Вопр. степеведения. 2013. № 10. С. 54 – 58.

Миркин Б. М., Наумова Л. Г. Краткий энциклопедический словарь науки о растительности. Уфа : Гилем, 2014. 288 с.

Мордак Е. В. Что такое *Tulipa schrenkii* Regel и *T. heteropetala* Ledeb. (Liliaceae)? // Новости систематики высших растений. 1990. № 27. С. 27 – 32.

Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М. : Мир, 1992. 184 с.

Перегрим М. М., Мойсієнко І. І., Перегрим Ю. С., Мельник В. О. *Tulipa gesneriana* L. (Liliaceae) в Україні. Київ : Київський університет, 2009. 135 с.

Поканинов Л. Б., Куйкунов И. И. Биология и ритмы развития тюльпана Шренка на островах озера Маныч-Гудило // Экология и природная среда Калмыкии : сб. науч. тр. гос. природ. биосфер. заповедника «Черные земли» / Мин-во природных ресурсов РФ. Элиста, 2005. С. 46 – 50.

Сагалаев В. А. Сем. 39. Liliaceae Juss. – Лилейные // Флора Нижнего Поволжья. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2006. Т. 1. С. 355 – 368.

Силина З. М. Род 70. *Tulipa* L. // Декоративные травянистые растения для открытого грунта. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1977. Т. 2. С. 221 – 317.

Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М. : Наука, 1976. 217 с.

Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М. : Наука, 1988. 184 с.

Шаповалова А. А. Онтогенетическая характеристика тюльпана Шренка (*Tulipa schrenkii* Regel.) в Балашовском районе // Биоразнообразие и антропогенная трансформация природных экосистем : сб. материалов Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием. Саратов : ИЦ «Наука», 2013. С. 123 – 124.

Янишевский Д. Е. Из жизни тюльпанов на Нижней Волге // Сов. ботаника. 1934. № 3. С. 72 – 103.

Everett D. The Genus *Tulipa* : Tulips of the World. Kew : Kew Publ., 2013. 380 p.

Hammer O., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST : Palaeontological Statistics software package for education and data analysis // Palaeontological Electronica. 2001. Vol. 4, № 1. P. 1 – 9.

Xing G., Qu L., Zhang Y., Xue L., Su J., Lei J. Collection and Evaluation of Wild Tulip (*Tulipa* spp.) Resources in China // Genetic Resources and Crop Evolution. 2017. Vol. 64, iss. 4. P. 641 – 652. DOI: 10.1007/s10722-017-0488-2

Zonneveld B. The systematic value of nuclear genome size for «all» species of *Tulipa* L. (Liliaceae) // Plant Systematics and Evolution. 2009. Vol. 281, iss. 1 – 4. P. 217 – 245. DOI: 10.1007/s00606-009-0203-7

**Dynamics of the Demographic Structure of Coenopopulations
of *Tulipa suaveolens* Roth (Liliaceae, Magnoliophyta) in the Lower Volga Region**

Alexandr S. Kashin, <https://orcid.org/0000-0002-2342-2172>; kashinas2@yandex.ru

Nadezhda A. Petrova, <https://orcid.org/0000-0003-1969-2783>; nasch-1@ya.ru

Irina V. Shilova, <https://orcid.org/0000-0002-9828-4229>; schiva1952@yandex.ru

Alena S. Parkhomenko, <https://orcid.org/0000-0002-9948-7298>; parkhomenko_as@mail.ru

*Botanical Garden of Saratov State University
Navashina St., Saratov 410010, Russia*

Received 15 September 2018, revised 14 December 2018, accepted 15 February 2019

Kashin A. S., Petrova N. A., Shilova I. V., Parkhomenko A. S. Dynamics of the Demographic Structure of Coenopopulations of *Tulipa suaveolens* Roth (Liliaceae, Magnoliophyta) in the Lower Volga Region. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2019, no. 3, pp. 291–310 (in Russian). DOI: <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2019-3-291-310>

This article is an open access article distributed under the terms and conditions of the Creative Commons Attribution 4.0 License

The demographic structure of 39 coenopopulations of *Tulipa suaveolens* Roth in the Lower Volga region was studied. It has been shown that they occupy an area from 0.01 to 20,000 ha and more. Small-area populations grow mainly closer to the northern border of the species' range. The density of all individuals (1.6–240.7 PCs/m²) and the number of generative plants (0.1–58.2 PCs/m²) at the interpopulation level varied over a wide range, but changed significantly over years mainly in the populations exposed to recreational load or grazing. The fraction of generative individuals ranged from 2 to 96%. In 2013–2016 there was a significant negative correlation between the geographical latitude corresponding to the place of growth of a coenopopulation, and the proportion of plants of generative state therein. On the contrary, in 2017–2018 in the South and West of the surveyed part of the habitat the plants of the pregenerative period prevailed while the share of flowering plants significantly decreased. The observed dynamics correlates well with the weather conditions of the growing season of tulips. In 2013–2016, in the southern part of the territory studied, arid conditions were formed just in the spring and seedlings fell out at an early stage of their development. The spring periods of 2017 and 2018 were wetter there, and seedlings successfully passed through the early stages of ontogenesis. That is, cyclical fluctuations of weather conditions significantly affect the demographic structure of *T. suaveolens* coenopopulations. Accordingly, the contribution of different years to the renewal of populations is different. The populations in the southern regions maintain a high number of individuals and occupy larger areas mainly due to their long life. Rare seasons with favorable weather conditions provide outbreaks of juvenile plants. In the northern regions of the studied territory, more favorable conditions for the development of sprouts of this species are formed, and fluctuations in the demographic structure of coenopopulations are less pronounced.

Keywords: *Tulipa suaveolens*, rare species, cenopopulations, demographic structure, density, climatic factors, Lower Volga Region.

DOI: <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2019-3-291-310>

Acknowledgments: This work was partially supported by the Russian Foundation for Basic Research (project No. 16-04-00142).

REFERENCES

Belyachenko Yu. A., Belyachenko A. A., Serova L. A. The Brief characteristic of Tulipa Gesneriana coenopopulations in the “Ivanovo Field” Natural Boundary Area of Saratov Region, Fedorovsky District. *Ekologicheskie problemy subektov ekonomiki: sbornik materialov VI mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii* [Ecological Problems of Economic Entities: Proceedings of the VI International Scientific and Practical Conference]. Penza, Izdatel'stvo Penzenskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta, 2016, pp. 81–85 (in Russian).

Boktaeva A. P., Atueva D. N., Ulanova Ia. M. The cenopopulation of the *Gesner tulips* in the area of the turf and grassland steppes, promising for the creation of protected areas. In: *Flora, rastitel'nost' i rastitel'nye resursy Zabaikal'ia i sopredel'nykh territorii* [Flora, Vegetation and Plant Resources of Transbaikalia and Adjacent Territories]. Chita, Izdatel'stvo Zabaikal'skogo gosudarstvennogo universiteta, 2013, pp. 90–93 (in Russian).

Bochantseva Z. P. *Tiul'pany. Morfologiya, tsitologiya i biologiya* [Tulips. Morphology, Cytology and Biology]. Tashkent, Izdatel'stvo AN UzSSR, 1962. 407 p. (in Russian).

Vvedenskii I. A. *Tiul'pan – Tulipa*. In: *Flora SSSR [Tulip – Tulipa]*. Flora of the USSR]. Moscow, Leningrad, Izdatel'stvo AN SSSR, 1935, vol. 4, pp. 320–364 (in Russian).

Voronov A. G. *Geobotanika: uchebnoe posobie dlia universitetov i pedagogicheskikh institutov. Izd. 2-e, ispr. i dop.* [Geobotany: a textbook for universities and pedagogical institutes. 2nd ed.]. Moscow, Vysshiaia shkola Publ., 1973. 384 p. (in Russian).

Glotov N. V., Suetina Yu. G., Trubianov A. B., Iambardova E. I., Ivanov S. M. The demographic structure of the epiphytic lichen population *Evernia prunastri* (L.) Ach. in limes of the Republic of Mari El]. *Bulletin of Udmurt University, Ser. Biology. Earth Sciences*, 2012, iss. 3, pp. 41–49 (in Russian).

Dzhapova R. R., Khulkhachieva G. S., Chonikova K. Yu. Ecological and biological features of the coenopopulation of tulip *Gesner* (t. *Shrenka*) on chestnut soils. *Problemy sokhraneniia i ratsional'nogo ispol'zovaniia bioraznoobraziia Prikaspiia i sopredel'nykh regionov: materialy VII mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii* [Problems of Conservation and Rational Use of Biodiversity of the Caspian and Adjacent Regions: Proceedings of the VII International Scientific and Practical Conference]. Elista, Izdatel'stvo Kalmytskogo gosudarstvennogo universiteta, 2010, pp. 26–29 (in Russian).

Zlobin Yu. A., Skliar V. G., Klimenko A. A. *Populiatsii redkikh vidov rastenii: teoreticheskie osnovy i metodika izuchenii* [Populations of Rare Plant Species: Theoretical Foundations and Methods of Study]. Sumy, Universitetskaia kniga, 2013. 439 p. (in Russian).

Ivanov S. M. On the problem of comparing heterogeneous samples (qualitative features). In: *Aktual'nye problemy ekologii, biologii i khimii: materialy konferentsii po itogam NIR biologokhimicheskogo fakul'teta za 2011 god* [Actual Problems of Ecology, Biology and Chemistry: Proceedings of the Conference Following the Results of Research of the Faculty of Biology and Chemistry in 2011]. Yoshkar-Ola, Izdatel'stvo Mariiskogo gosudarstvennogo universiteta, 2012, pp. 44–45 (in Russian).

Ivanov S. M., Sofronov G. Iu., Glotov N. V. Application of the principal component method in the analysis of ontogenetic spectra of populations. *Materialy V mezhdunarodnoi nauchnoi konferentsii* [Proceedings of the V International Scientific Conference]. Yoshkar-Ola, Izdatel'stvo Mariiskogo gosudarstvennogo universiteta, 2013, part 2, pp. 197–202 (in Russian).

Ivashchenko A. A. *Tiul'pany i drugie lukovichnye rasteniia Kazakhstana* [Tulips and Other Bulbous Plants of Kazakhstan]. Almaty, ID “Dve Stolitsy” Publ., 2005. 192 p. (in Russian).

Kashin A. S., Kritskaia T. A., Petrova N. A., Shilova I. V. *Tiul'pan Gesnera v Saratovskoi oblasti i na priliegaiushchei territorii: rasprostraneniye, raznoobrazie, sostoyaniye populatsii* [Gesner's Tulip in the Saratov Region and in the Adjacent Territory: Distribution, Diversity, State of Populations]. Saratov, Izdatel'stvo Saratovskogo universiteta, 2016. 72 p. (in Russian).

Kovalenko O. I. The structure of pollination of the dominant grass-shagernichkovogo tier in the forest foci of the Desniansk-Starogutsk National Natural Park. I. Ontogenetic structure. *Ukrainian Botanical J.*, 2005, vol. 62, no. 5, pp. 707–714 (in Ukrainian).

Leont'ev D. V. *Floristicheskiy analiz v mikologii: ucheb. dlia studentov vysshikh ucheb. zavedenii* [Floristic analysis in mycology: studies for students of higher education establishments]. Khar'kov, Ranok-NT Publ., 2008. 110 p. (in Russian).

Litvinskaya S. A. *Tulipa Shrenka – Tulipa schrenkii Regel*. In: *Krasnaia kniga Rossiiskoi Federatsii (rasteniia i griby)* [Tulipa schrenkii Regel. Red Book of the Russian Federation: Plants and Mushrooms]. Moscow, KMK Scientific Press Ltd., 2008, pp. 333–334 (in Russian).

Lyu T. N. *Ekologo-biomorfologicheskaya kharakteristika i struktura tsenopopulatsii vidov roda tiul'pan (Tulipa L.) v gosudarstvennom prirodnom biosfernom zapovednike «Chernye zemli»* [Ecological and Biomorphological Characteristics and Structure of Coenopopulations of Species of the Tulip Genus (*Tulipa L.*) in the State-owned Natural Biosphere Reserve “Black Lands”]. Diss. Cand. Sci. (Biol.). Rostov-na-Donu, 2017. 248 p. (in Russian).

Maksutova N. V., Kalmykova O. G. On the ecological-cenotic peculiarities of *Tulipa gesneriana L.* habitats in the Ural-Ilek interfluve. *Voprosy stepovedeniia*, 2013, no. 10, pp. 54–58 (in Russian).

Mirkin B. M., Naumova L. G. *Kratkiy entsiklopedicheskiy slovar' nauki o rastitel'nosti* [A Brief Encyclopedic Dictionary of the Science of Vegetation]. Ufa, Gilem Publ., 2014. 288 p. (in Russian).

Mordak E. V. What is *Tulipa schrenkii* Regel and *T. heteropetala* Ledeb. (Liliaceae)? *Novitates Systematicae Plantarum Vascularium*, 1990, no. 27, pp. 27–32 (in Russian).

Megarran E. *Ecological Diversity and Its Measurement*. Moscow, Mir Publ., 1992. 184 p. (in Russian).

Peregrym M. M., Moysiyenko I. I., Peregrim I. S., Melnik V. O. *Tulipa gesneriana L. (Liliaceae) v Ukraini* [Tulipa gesneriana L. (Liliaceae) in Ukraine]. Kiiv, Kiiv'skii universitet Publ., 2009. 135 p. (in Ukrainian).

Pokaninov L. B., Kuikunov I. I. Biology and rhythms of the development of the Schrenk tulip on the islands of Manych-Gudilo Lake. In: *Ekologiya i prirodnaia sreda Kalmykii: sbornik nauchnykh trudov gosudarstvennogo prirodnogo biosfernogo zapovednika «Chernye zemli»* [Ecology and natural environment of Kalmykia: Scientific works of the state natural biosphere reserve “Chernye zemli”]. Elista, Ministerstvo prirodnykh resursov RF Publ., 2005, pp. 46–50 (in Russian).

Sagalayev V. A. The Sem. 39. Liliaceae Juss. – Lily. In: *Flora Nizhnego Povolzh'ia* [Flora of the Lower Volga]. Moscow, KMK Scientific Press Ltd., 2006, vol. 1, pp. 355–368 (in Russian).

Silina Z. M. The Genus 70. *Tulipa L.* In: *Dekorativnyye travianistyye rasteniia dlia otkrytogo grunta* [Ornamental herbaceous plants for open ground]. Leningrad, Nauka Publ., 1977, vol. 2, pp. 221–317 (in Russian).

Tsenopopulatsii rastenii (osnovnye poniatii i struktura) [Plant Cenopopulations (Basic Concepts and Structure)]. Moscow, Nauka Publ., 1976. 217 p. (in Russian).

Tsenopopulatsii rastenii (ocherki populatsionnoi biologii) [Plant Cenopopulations (Population Biology Essays)]. Moscow, Nauka Publ., 1988. 184 p. (in Russian).

Shapovalova A. A. Ontogenetic characteristics of the Schrenk tulip (*Tulipa schrenkii* Regel.) in the Balashov District. In: *Bioraznoobrazie i antropogennaia transformatsiia prirodnykh ekos-*

tem: sbornik materialov Vserossiiskoi nauchno-prakticheskoi konferentsii s mezhdunar. uchastiem [Biodiversity and Anthropogenic Transformation of Natural Ecosystems: Proceedings of the All-Russian Scientific-Practical Conference with International Participation]. Saratov: Izdatel'skii tsentr Nauka Publ., 2013, pp. 123–124 (in Russian).

Ianischevskii D. E. From the Life of Tulips on the Lower Volga]. *Sovetskaia botanika*, 1934, no. 3, pp. 72–103 (in Russian).

Everett D. *The Genus Tulipa: Tulips of the World*. Kew, Kew Publ., 2013. 380 p.

Hammer O., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: Palaeontological Statistics software package for education and data analysis. *Palaeontological Electronica*, 2001, vol. 4, no. 1, pp. 1–9.

Xing G., Qu L., Zhang Y., Xue L., Su J., Lei J. Collection and Evaluation of Wild Tulip (*Tulipa* spp.) Resources in China. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 2017, vol. 64, iss. 4, pp. 641–652. DOI: 10.1007/s10722-017-0488-2

Zonneveld B. The systematic value of nuclear genome size for «all» species of *Tulipa* L. (Liliaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 2009, vol. 281, iss. 1–4, pp. 217–245. DOI: 10.1007/s00606-009-0203-7