

Оригинальная статья

УДК 581.52+581.9

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2022-2-150-172>

ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ РАСТЕНИЙ *TULIPA SUAVEOLENS* ROTH (LILIACEAE, MAGNOLIOPHYTA) ПО ОКРАСКЕ ЦВЕТКА В ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ АРЕАЛА

А. С. Кашин^{1✉}, Т. А. Крицкая¹, А. О. Кондратьева¹, Н. А. Петрова¹,
И. В. Шилова¹, А. С. Пархоменко¹, Р. А. Муртазалиев²

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

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

² Прикаспийский институт биологических ресурсов

Дагестанского Федерального исследовательского центра РАН

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

Поступила в редакцию 14.01.2022 г., после доработки 11.02.2022 г., принята 17.02.2022 г.

Аннотация. Ареал полихромного *Tulipa suaveolens* охватывает почти всю Понтийско-Каспийскую степь – от юго-востока Украины до западного Казахстана. Уникальной особенностью этого вида является высокое разнообразие окраски цветка, особенности географического распределения которого неочевидны. Исследована изменчивость растений по окраске листочков околоцветника в 56 популяциях *Tulipa suaveolens* в европейской части ареала. Определение цвета листочков околоцветника проводилось по цифровым фотографиям в соответствии с цветовой моделью Lab по двум хроматическим компонентам: *a* – красной и *b* – желтой. Сделан вывод о том, что в европейской части ареала вида ярко выражен градиент окраски листочков околоцветника в направлении с юго-запада на северо-восток, по которому интенсивность «красной» хроматической составляющей снижается. Сходный градиент имеет место и при возрастании высоты над уровнем моря мест произрастания популяций. Показано, что хроматическая составляющая *a* имеет пространственную автокорреляцию и зависит от многолетних биоклиматических параметров среды – температуры и осадков. То есть выявленные географические тренды в распределении окраски цветка *Tulipa suaveolens* на исследуемой части ареала являются следствием естественного отбора, вызванного абиотическими факторами.

Ключевые слова: биогеография, окраска цветка, околоцветник, пространственная регрессия, флоральная пигментация

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

ORCID и e-mail адреса: Кашин Александр Степанович: <https://orcid.org/0000-0002-2342-2172>, kashinas2@yandex.ru; Крицкая Татьяна Алексеевна: <https://0000-0003-0181-3022>, kritskayata@info.sgu.ru; Кондратьева Анна Олеговна: <https://0000-0001-5000-8914>, porova.ao@mail.ru; Петрова Надежда Андреевна: <https://0000-0003-1969-2783>, nasch-1@yandex.ru; Шилова Ирина Васильевна: <https://0000-0002-9828-4229>, schiva1952@yandex.ru; Пархоменко Алёна Сергеевна: <https://0000-0002-9948-7298>, parkhomenko_as@mail.ru; Муртазалиев Рамазан Алибекович: <https://0000-0002-2895-213X>, murtazaliev.ra@yandex.ru.

ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ РАСТЕНИЙ

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

Для цитирования. Кашин А. С., Крицкая Т. А., Кондратьева А. О., Петрова Н. А., Шилова И. В., Пархоменко А. С., Муртазалиев Р. А. Географические особенности распределения растений *Tulipa suaveolens* Roth (Liliaceae, Magnoliophyta) по окраске цветка в европейской части ареала // Поволжский экологический журнал. 2022. № 2. С. 150 – 172. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2022-2-150-172>

ВВЕДЕНИЕ

Географическая изменчивость морфологии растений связана с биогеографической историей вида, генетической изменчивостью и фенотипическими изменениями в ответ на местные экологические условия (Кашин и др., 2016a; Ellison et al., 2004; Zhao, Tao, 2015). Географические закономерности фенотипической изменчивости могут проявляться клинально или мозаично и могут быть связаны с абиотическими факторами (Franiel, Więski, 2005; Kashin et al., 2017), биотическими факторами (Thompson, 2005) или с обоими (Hampe, 2005). Фенотипические вариации часто коррелируют с физическими факторами, такими как температура, осадки или фотопериод (которые обычно варьируются в широтном, долготном или высотном диапазонах) (Кашин и др., 2017; Arista et al., 2013; Veiga et al., 2016).

Вариация окраски цветка – обычное явление на видовом уровне; оно особенно часто встречается у тех видов, цветы которых содержат розовые, фиолетовые или синие антоциановые пигменты (Warren, Mackenzie, 2001; Rausher, 2008). Традиционно изменение цвета внутри популяций или близкородственных видов объясняется пространственными изменениями в фауне опылителей, предпочтениями опылителей в отношении определенных цветковых морф (Irwin, Strauss, 2005; Streisfeld, Kohn, 2007; Rausher, 2008) или случайным генетическим дрейфом (Faegri, Pijl, 1979; Wang et al., 2017).

Кроме того, ряд авторов утверждают, что полиморфизм окраски цветков может быть результатом естественного отбора, вызванного абиотическими факторами (Frey, 2004; Irwin, Strauss, 2005). Например, растения начинают синтезировать определенные пигменты, чтобы защитить себя от экстремального ультрафиолетового (УФ) излучения или засухи (Coberly, Rausher, 2003; Schemske, Bierzychudek, 2007). В частности, антоцианы, придающие цветкам красную, фиолетовую и синюю окраску, вырабатываются по пути биосинтеза флавоноидов. Данный путь также генерирует соединения, защищающие растения от ультрафиолетового излучения и повышающие их устойчивость к тепловому стрессу (Rausher, 2008). Этот факт говорит о том, что абиотические факторы, такие как высота над уровнем моря (Körner, 2007), температура, осадки и солнечная радиация, могут способствовать вариабельности окраски цветков. Кроме того, цветовой полиморфизм может быть побочным эффектом отбора абиотическими факторами через скоррелированные признаки (Chittka et al., 2001; Armbruster, 2002; Conner, 2002; Zhao, Tao, 2015).

Согласно более ранним биохимическим исследованиям рода *Tulipa*, красные, розовые, оранжевые, пурпурные и лиловые оттенки в листочках околоцветника тюльпанов обусловлены присутствием антоцианов, тогда как за желтые оттенки

отвечают каротиноиды (van Eijk et al., 1987; Nieuwhof et al., 1989, 1990; Torskangerpoll et al., 2005; Yuan et al., 2013). Молекулярный механизм формирования окраски околоцветника сортовых тюльпанов (*Tulipa gesneriana* L.) разного цвета представлен в работе Wang с соавторами (2022).

Tulipa suaveolens (= *T. schrenkii* Regel (Zonneveld, 2009; Christenhusz et al., 2013)) – луковичный поликарпик, эфемероид. Предпочитает дерновинно-злаковые и полынно-дерновинно-злаковые сообщества, степные, каменистые, щебнистые склоны балок, степные солонцы. Цветение приходится на конец апреля – начало мая. Опыляется, главным образом, жуками и пчелами (Петрова и др., 2019), цветки гелиофильные. Распространен в семиаридных районах Восточной Европы, Западной Сибири, Кавказа, Средней и Малой Азии (Everett, 2013). Популяции вида в настоящее время зачастую представлены изолированными участками, некоторые из них регрессируют. Ареал сокращается до дизъюнктивных очагов. Вид занесен в Красные книги России, Украины, Казахстана (как *T. schrenkii*) и Азербайджана (как *T. gesneriana*).

T. suaveolens отличается высокой изменчивостью окраски цветков (Botschantzeva, 1982; Everett, 2013). Наиболее частыми являются желтые и красные разновидности; в популяциях они часто встречаются наряду с белыми, оранжевыми, лососевыми, розовыми, фиолетовыми и бордовыми формами, а также формами с неоднородной окраской околоцветника (Kritskaya et al., 2020). Характер географического распространения окраски цветка *T. suaveolens* и факторы, формирующие его распространение, до сих пор неясны.

Цель данной работы – выявить географические закономерности распределения окраски околоцветника *T. suaveolens* по всему европейскому ареалу вида и оценить влияние абиотических факторов на особенности этого пространственного распределения.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследование проводилось в 56 природных популяциях *T. suaveolens* (табл. 1). Фотографирование осуществлялось в ясный солнечный день цифровой камерой NIKON D3300 (Nikon Corporation, Япония), зафиксированной на штативе, с объективом NIKON DX VR AF-P NIKKOR (18 – 55 mm, 1:3/5-5/6 G) (Nikon Corporation, Япония). Настройки камеры: автоматический баланс белого, выдержка 1/60, ISO-A 1200, диафрагма 4.5, фокусное расстояние 55 мм, разрешение изображения 6000×4000.

Определение цвета листочков околоцветника проводилось по цифровым фотографиям при помощи программы Adobe Photoshop CS9 (Adobe Inc., USA).

Количество различных цветовых форм, снятых для каждой популяции, определялось, исходя из степени ее цветового полиморфизма. В этом случае количество фотографий для каждой популяции составляло не менее 30, даже в случае ее абсолютной визуальной монохромности. После отбора изображений был составлен набор фотографий цветков (с разрешением более 300 точек на дюйм), которые отображали хроматический состав каждой исследуемой популяции. Учитывая то, что полученные фотографии были без размытия (камера была настроена на

ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ РАСТЕНИЙ

автоматическую резкость на околоцветниках), смешивание соседних цветов пикселей было исключено. Площадь, занимаемая цветком, всегда превышала 100 пикселей. Дальнейший анализ окраски проводился по отдельным пикселям каждой из полученных фотографий. Для каждой фотографии цветка отбиралась случайная (независимо от расположения в пределах цветового пятна лепестков), неповторная (одна и та же цветовая точка никогда не анализировалась дважды) выборка из 10 пикселей, которые анализировались в соответствии с цветовой моделью LAB (<http://www.spectrophotometry.ru>). Затем цвет каждого цветка был усреднен.

Таблица 1. Средние значения хроматических составляющих окраски околоцветника в различных популяциях *Tulipa suaveolens*

Table 1. Mean values of the chromatic tepal components in several *Tulipa suaveolens* populations

№ / No.	Место произрастания популяции / Location	Географические координаты / Geographical coordinates	Высота н.у.м., м / Altitude mamsl	Хроматические компо- ненты (усредненные) / Chromatic components (mean)	
				a	b
1	2	3	4	5	6
1	Республика Дагестан, Кумторкалинский район, окрестности бархана Сарыкум / Republic of Dagestan, Kumtorkalinsky district, near the dune of Sarykum	42.99583 / 47.21125	275.00	63.1	53.4
2	Республика Дагестан, Кизилюртовский район, с. Новый Гельбах / Republic of Dagestan, Kizilyurtovsky district, village of Novy Gelbakh	43.14903 / 46.92839	225.00	-0.9	54.9
3	Республика Крым, окрестности г. Балаклава, плато Инжир / Crimea, near the town of Balaklava, Inzhir plateau	44.48571 / 33.62071	598.00	-6.6	80.6
4	Республика Крым, окрестности г. Ялта, Ай-Петринская яйла, вершина Ставри-Кая / Crimea, near the city of Yalta, Ai-Petri mountain	44.49861 / 34.09944	547.16	-5	74
5	Краснодарский край, окрестности пос. Кабардинка / Krasnodar region, near the town of Kabardinka	44.68267 / 37.91261	224.00	-3.5	76.1
6	Республика Крым, окрестности г. Коктебель, Тихая бухта / Crimea, near the town of Koktebel, Tikhaya Bukhta	44.97333 / 35.31556	55.17	62.3	31.6
7	Республика Крым, Керченский полуостров, берег оз. Узунлар / Crimea, Kerch Peninsula, bank of Uzunlar Lake	45.06005 / 36.14495	5.49	45.1	51.3
8	Республика Крым, Керченский полуостров, Приазовье, Караларская степь / Crimea, Kerch Peninsula, Karalar steppe	45.45028 / 36.18528	46.14	59.2	51.1
9	Краснодарский край, окрестности г. Новороссийск, гора Маркотх / Krasnodar Region, near the city of Novorossiysk, Markotkh mountain	45.72611 / 37.86667	479.69	67.2	26.1
10	Республика Калмыкия, Приютненский район, с. Приютное / Republic of Kalmykia, Priyutnensky district, village of Priyutnoye	46.14329 / 43.30573	20.30	59.3	40.7
11	Ростовская область, Орловский район, пос. Маныч, оз. Грузское / Rostov region, Orlovsky district, town of Manych, Gruzskoe Lake	46.42897 / 42.72749	11.00	39.7	43.8
12	Ростовская область, Орловский район, хут. Островянский / Rostov region, Orlovsky district, village of Ostroviansky	46.60565 / 42.50530	18.00	66.3	52.8
13	Ростовская область, Ремонтненский район, с. Ремонтное / Rostov region, Remontnensky district, town of Remontnoye	46.80916 / 43.15451	148.83	20.7	58.6
14	Ростовская область, Дубовский район, хут. Хуторской / Rostov region, Dubovsky district, village of Khutorskoy	46.89667 / 43.02668	74.65	45.3	36.1
15	Республика Калмыкия, Яшкульский район, пос. Хулхута / Republic of Kalmykia, Yashkuly district, town of Khulkhuta	47.29410 / 46.59533	-01.00	2.7	76.8

Продолжение табл. 1
Table 1. Continuation

1	2	3	4	5	6
16	Республика Калмыкия, Юстинский район, пос. Цаган-Аман / Republic of Kalmykia, Yustinsky district, town of Tsagan-Aman	47.52493 / 46.62867	-04.00	4.1	75.8
17	Ростовская область, Октябрьский район, хут. Суворовка / Rostov region, Oktabsrsky district, town of Suvorovka	47.58227 / 40.07978	57.00	68.9	59
18	Волгоградская область, Котельниковский район, хут. Захаров / Volgograd Province, Kotelnikovskiy district, town of Zakharov	47.80037 / 42.98359	53.89	57.7	30.9
19	Астраханская область, Ахтубинский район, оз. Баскунчак / Astrakhan region, Akhtubinsky district, Baskunchak Lake	48.15412 / 46.79805	11.62	30.5	47
20	Волгоградская область, Светлоярский район, пос. Тингута / Volgograd region, Svetloyarsky district, town of Tinguta	48.28901 / 44.38388	103.96	54.4	50.1
21	Волгоградская область, г. Ленинск / Volgograd region, city of Leninsk	48.78429 / 45.25273	3.50	24.2	43.1
22	Волгоградская область, оз. Эльтон / Volgograd region, Elton Lake	49.22758 / 46.68075	13.98	56	33
23	Волгоградская область, Быковский район, с. В. Балыклей / Volgograd region, Bykovsky district, village of V. Balykey	49.56962 / 45.22902	56.34	40.2	42.7
24	Волгоградская область, Палласовский район, с. Гончары / Volgograd region, Pallasovsky district, village of Gonchary	49.76391 / 46.59170	26.00	3.9	53.4
25	Саратовская область, Алтайский район, окрестности хут. Тюлюнев / Saratov region, Algaitsky district, town of Tyulyunev	50.12810 / 48.56750	24.55	24.5	36.5
26	Волгоградская область, Михайловский район, хут. Б. Орешкин / Volgograd region, Mikhaylovsky district, town of B. Oreshkin	50.13443 / 43.32866	114.58	45	13.6
27	Волгоградская область, Палласовский район, с. Коршунновка / Volgograd region, Pallasovsky district, village of Korshunovka	50.18482 / 46.88461	49.38	-1	62.4
28	Волгоградская область, Даниловский район, с. Орехово / Volgograd region, Danilovsky district, village of Orekhovo	50.50875 / 44.32844	239.42	-2.2	48
29	Саратовская область, Питерский район, пос. Трудовик / Saratov region, Pitsersky district, town of Trudovik	50.67670 / 47.82387	70.70	1.7	67.3
30	Саратовская область, Красноармейский район, с. Каменка / Saratov region, Krasnoarmeysky district, village of Kamenka	50.68414 / 45.21844	271.10	-10.7	76.4
31	Саратовская область, Новоузенский район, с. Куриловка / Saratov region, Novouzensky district, village of Kurilovka	50.70997 / 48.19899	51.14	12	35.7
32	Саратовская область, Ровенский район, пос. Лиманный / Saratov region, Rovensky district, town of Limanny	50.71128 / 46.11988	33.59	21.2	55.2
33	Саратовская область, Новоузенский район, хут. Песчаный Мар / Saratov region, Novouzensky district, village of Peschany Mar	50.76599 / 48.84904	106.68	43.3	38.8
34	Саратовская область, Фёдоровский район, урочище Иваново поле / Saratov region, Fyodorovsky district, natural boundary Ivanovo pole	50.99456 / 47.50141	75.96	6.7	53
35	Саратовская область, Красноармейский район, с. Ахмат / Saratov region, Krasnoarmeysky district, village of Akhmat	51.06992 / 45.89126	83.80	13.8	35.2
36	Казахстан, Западно-Казахстанская область, с. Усихино / Kazakhstan, West-Kazakhstan region, village of Usikhino	51.11488 / 50.55714	111.63	1.3	36.6
37	Саратовская область, Энгельсский район, с. Красноармейское / Saratov region, Engelsky district, village of Krasnoarmeyskoye	51.18691 / 46.06225	57.65	1.7	66.6
38	Саратовская область, пос. Дергачи / Saratov region, town of Dergachi	51.24100 / 48.83522	80.08	0.5	70.6

ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ РАСТЕНИЙ

Окончание табл. 1
Table 1. Continuation

1	2	3	4	5	6
39	Казахстан, Западно-Казахстанская область, пос. Долинный / Kazakhstan, West-Kazakhstan region, town of Dolinnyi	51.26543 / 52.18179	88.71	2.1	28.7
40	Саратовская область, Озинский район, окрестности с. Непряхино / Saratov region, Ozinsky district, village of Nepryakhino	51.29777 / 49.81248	94.28	5.7	56.4
41	Саратовская область, Советский район, пос. Степное / Saratov Province, Sovetsky district, town of Stepnoye	51.35949 / 46.88935	70.12	30.5	37.7
42	Саратовская область, Ершовский район, с. Новоряженка / Saratov region, Yershovsky district, village of Novoryazhenka	51.48933 / 48.07589	84.16	6.1	56.3
43	Саратовская область, Саратов, пос. Елшанка / Saratov, town of Yelshanka	51.63427 / 45.87958	97.96	-4.3	71.2
44	Саратовская область, Балашовский район, с. Ключи / Saratov region, Balashovsky district, village of Klyuchi	51.66076 / 43.34537	165.29	-3.3	70.5
45	Саратовская область, Перелюбский район, с. Натальин Яр / Saratov Province, Perelyubsky district, village of Natalyin Yar	51.76080 / 50.61770	113.69	3	70.7
46	Саратовская область, Балаковский район, с. Б. Кушум / Saratov region, Balakovsky district, village of B. Kushum	51.77339 / 48.07111	34.46	1.7	68.1
47	Саратовская область, Перелюбский район, с. Бригадировка / Saratov region, Perelyubsky district, Brigadirovka	51.81430 / 50.42612	99.15	0.7	64.4
48	Самарская область, Большеchernиговский район, с. Грызлы / Samara region, Bolshechernigovsky district, village of Gryzly	51.81720 / 50.79396	169.00	-15.4	77.2
49	Саратовская область, Воскресенский район, с. Славянка / Saratov region, Voskresensky district, village of Slavvanka	51.84077 / 46.25151	50.00	-7	65.6
50	Саратовская область, Пугачевский район, с. Максютово / Saratov region, Pugachyovsky district, village of Maksyutovo	51.84572 / 49.63029	85.12	-1.2	69.8
51	Саратовская область, Пугачевский район, пос. Солянский / Saratov region, Pugachyovsky district, town of Solyansky	52.03747 / 48.32847	55.98	-1.5	70.8
52	Саратовская область, Ивантеевский район, п.г.т. Ивантеевка / Saratov region, Ivanteyevsky district, town of Ivanteyevka	52.26872 / 49.15485	70.20	1.9	63.9
53	Саратовская область, Вольский район, с. Н. Чернавка / Saratov region, Volsky district, village of N. Chernavka	52.28618 / 47.28517	79.47	-3.5	76.9
54	Оренбургская область, Переволочский район, с. Абрамовка / Orenburg region, Perevolotsky district, village of Abramovka	52.33744 / 54.24413	205.00	-17.6	77.4
55	Саратовская область, Хвалынский район, урочище Цыганский дол / Saratov region, Khvalynsky district, natural boundary Tsygansky Dol	52.54050 / 48.10072	112.62	26.8	37.7
56	Саратовская область, Хвалынский район, окрестности пос. Возрождение / Saratov region, Khvalynsky district, near the town of Vozrozhdeniye	52.64050 / 48.20872	161.54	27.5	36.5

Используемая цветовая модель Lab основана на следующих параметрах: яркость L и два хроматических компонента – a и b . Параметр a изменяется от темно-зеленого до серого и алого. Параметр b изменяется от синего до серого и желтого. Оба хроматических компонента варьируют в диапазоне от -128 до 127 , в то время как параметр L варьирует в диапазоне от 0 до 100 . При $L = 50$ нулевые значения хроматических компонентов дают серый цвет; при $L = 100$ они дают белый, а при $L = 0$ – черный цвет. Модель Lab была выбрана по следующим причинам. Она аппаратно независима, составляет ядро системы управления цветом Photoshop и служит промежуточной моделью при каждом преобразовании других цветовых

моделей. По сравнению с моделями RGB, HSB и CMYK, она имеет более широкую цветовую гамму с более точными цветами. Еще одним преимуществом модели является полное отделение яркости от изображения. Благодаря этому модель Lab очень эффективна при сравнении мельчайших различий в цвете объекта при различных условиях освещения (Cheng et al., 2001). Кроме того, использование модели Lab в качестве собственной в редакторе Photoshop уменьшает количество ошибок цветопередачи при нормализации преобразования RGB в HSB, которое требуется для учета влияния освещения на цвет объекта (Gupta, Ibaraki, 2015). Чтобы убедиться в этом, мы снимали основные цветовые палитры при различных условиях освещения в контролируемых лабораторных условиях (результаты не включены в статью) и выяснили, что параметр L был довольно переменным, в то время как параметры a и b колебались в пределах погрешности. Таким образом, учитывая, что в диких популяциях *T. suaveolens* монохроматические красный и желтый являются крайними значениями градиента цвета околоцветника, мы выбрали модель LAB как наиболее подходящую для хроматического анализа вида на популяционном уровне.

Картографические материалы были разработаны в программном обеспечении ArcMap 10.3 (Esri Inc., CA, USA). Категории нанесенных на карту круговых диаграмм соответствовали пропорциям образцов с желтыми, красными и другими листочками околоцветника. В категорию «желтая окраска» включены образцы со значениями a -30 – 22 и значениями b 60 – 100. К категории «красная окраска» отнесены образцы со значениями a 47 – 100 и значениями b 45 – 70. Образцы с другими комбинациями значений a и b , а также пестролепестные образцы были включены в категорию «другие» (рис. 1).

Результаты предварительных расчетов были проанализированы в программном обеспечении Statistica 13.0 (Dell Technologies Inc., TX, USA). Для объективности сравнения мономорфных и полиморфных по окраске особей популяций учитывали средние значения компонент a и b для каждой популяции.

Следующий статистический анализ был проведен для хроматических компонентов в среде R версии 4.4.1 (R Core Team, 2021). Сначала распределение каждого хроматического компонента было нанесено на координатную сетку для визуальной оценки пространственного градиента. Затем проводили тест Морана I (Bivand, Wong, 2018) – использовался для каждого хроматического компонента для проверки пространственной автокорреляции. В качестве меры близости использовался метод ближайшего соседа с $k = 3$. Матрицу весов нормализовали по числу соседей.

Для выявления характера взаимоотношений цветового полиморфизма с факторами окружающей среды использовали модели множественной регрессии. В качестве предикторов выступали географические переменные, такие как широта, долгота, солнечная радиация, высота над уровнем моря мест обитания исследованных популяций, а также биоклиматические переменные, рассчитанные на основе многолетних показателей температуры и увлажнения. Широта и долгота определялись в поле по навигатору GARMIN Etrex touch 35 (Garmin, США).

ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ РАСТЕНИЙ

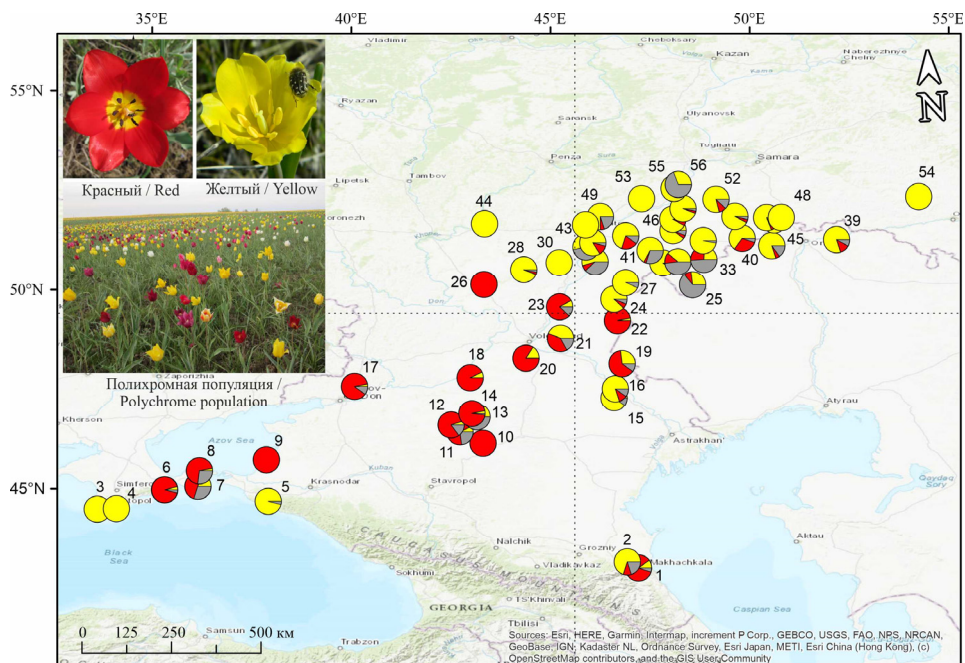


Рис. 1. Красная, желтая и другие формы *Tulipa suaveolens* и их доли в популяциях на всем европейском ареале вида: «желтая» категория – экземпляры со значениями *a* -30 – 22 и значениями *b* 60 – 100; «красная» категория – растения со значениями *a* 47 – 100 и значениями *b* 45 – 70; категория «другие» – экземпляры с другими сочетаниями значений *a* и *b*, а также экземпляры с неоднородной окраской листочков околоцветника

Fig. 1. Red, yellow and other morphs of *Tulipa suaveolens* and their proportions in populations throughout the European range of the species: the 'yellow' category includes all specimens with the *a* values of -30–22 and the *b* values of 60–100; the 'red' category involves the plants with the *a* values of 47–100 and the *b* values of 45–70; the 'others' category denotes the specimens with other combinations of the *a* and *b* values as well as those exhibiting non-uniform tepal coloration

Высота над уровнем моря, количество солнечной радиации в апреле и мае (время цветения тюльпана) и 19 биоклиматических переменных с пространственным разрешением 2.5 минуты были взяты из базы WorldClim (Fick, Hijmans, 2017). Анализ коэффициентов корреляции Спирмена между переменными окружающей среды показал наличие высокого уровня мультиколлинеарности (не показано). Для решения данной проблемы из набора данных были удалены сильно скоррелированные переменные ($k \geq 0.85$). Выбор наиболее экономичной модели, основанный на поиске компромисса между качеством и сложностью, проводился с использованием информационного критерия Акаике (AIC). Процедура пошагового обратного выбора модели на основе AIC с помощью функции stepAIC из пакета MASS (Venables, Ripley, 2002) использовалась для нахождения компромисса между качеством модели и ее сложностью. Остатки модели были проверены на наличие простран-

ственной автокорреляции с помощью теста Морана. Проверка остальных допущений модели, а также визуализация взаимоотношений переменной отклика с предикторами осуществлялась с помощью пакета *car* (Fox, Weisberg, 2019).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ 56 природных популяций *T. suaveolens* показал, что во всем европейском ареале вида *T. suaveolens* демонстрирует широкий спектр окраски цветков (см. рис. 1; Kritskaya et al., 2020). Средние значения хроматических составляющих приведены для каждой популяции в табл. 1. Географическое распределение окраски цветка *T. suaveolens* по популяциям отражено на рис. 1. Из рисунка видно, что особи с жёлтой окраской цветка доминируют на севере, а также распространены на крайнем востоке и крайнем юге исследованной части ареала. Особи же с красной окраской цветка доминируют на юго-западе. Однако анализ распределения хроматических компонентов показал, что только хроматическая компонента *a* демонстрирует выраженный пространственный градиент, тогда как для хроматической компоненты *b* он сомнителен (рис. 2).

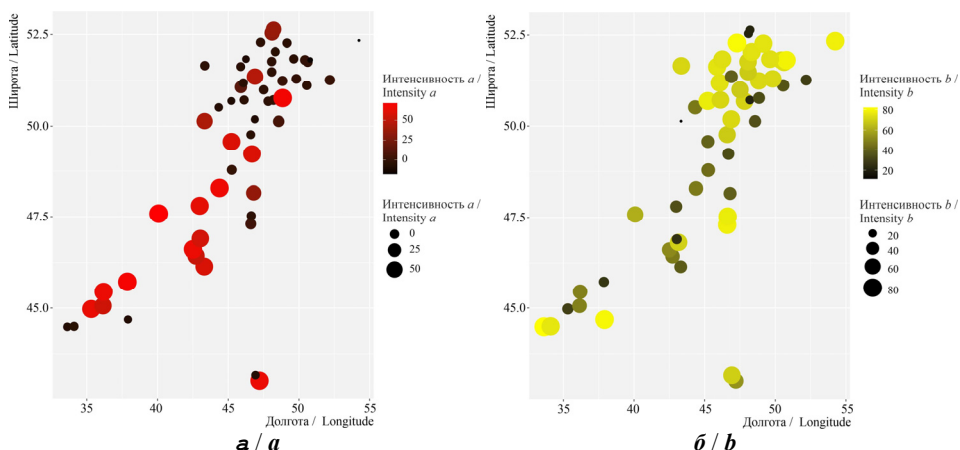


Рис. 2. Распределение интенсивности хроматических составляющих в координатной сетке: *a* – красная хроматическая составляющая; *b* – желтая хроматическая компонента

Fig. 2. Distribution of the chromatic components' intensity in the coordinate grid: *a* – the red chromatic component; *b* – the yellow chromatic component

Глобальный тест Морана I показал, что хроматическая компонента *a* имеет сильную пространственную автокорреляцию ($z = 3.8306$, $p = < 0.001$), тогда как хроматическая компонента *b* распределена случайным образом ($z = -0.0013$, $p = 0.5005$). Принимая во внимание результаты теста Морана I, последующий анализ пространственной регрессии был выполнен только для хроматического компонента *a*.

После процедуры исключения сильно скоррелированных переменных в набор предикторов вошли: высота над уровнем моря (alt), широта (lat), долгота (long),

ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ РАСТЕНИЙ

количество солнечной радиации в апреле, среднемесячная суточная амплитуда температуры (bio2), изотермальность (bio3), максимальная температура наиболее теплого месяца (bio5), средняя температура наиболее влажного квартала (bio8), средняя температура наиболее сухого квартала (bio9), средняя температура наиболее теплого квартала (bio10), среднегодовое количество осадков (bio12), сезонность выпадения осадков (коэффициент вариации, bio15).

Таким образом, полная модель с хроматической переменной a в виде отклика и всеми оставленными предикторами описывалась формулой:

$$a \sim \text{bio2} + \text{bio3} + \text{bio5} + \text{bio8} + \text{bio9} + \text{bio10} + \text{bio12} + \text{bio15} + \text{long} + \text{lat} + \text{alt} + \\ + \text{количество солнечной радиации в апреле}.$$

В результате обратного пошагового отбора была получена наиболее экономичная модель. Сводная статистика по полной и оптимальной модели (с минимальным AIC) представлена в табл. 2. Из неё следует, что только три предиктора были включены в оптимальную модель: bio2, bio5 и bio15. При этом все коэффициенты статистически значимы. Доля объясненной дисперсии составила 56.1%, что не многим меньше, чем у полной модели (59.2%), при этом значения стандартной ошибки остатков и AIC уменьшились. Таким образом, мы можем утверждать, что влияние удаленных в ходе процедуры пошагового исключения предикторов существенно не влияет на качество модели и позволяет использовать более простую модель для описательных и предсказательных целей.

Согласно рассчитанным коэффициентам регрессии, значение интенсивности красной компоненты возрастает с увеличением максимальной температуры самого теплого месяца (bio5) и убывает с увеличением среднемесячной суточной амплитуды температуры (bio2) и сезонности осадков (bio15) (рис. 3).

Диагностика модели (не показано) подтвердила, что модель соответствует всем допущениям, включая нормальность распределения и гомоскедастичность остатков модели, а также пространственную независимость: тест Морана не выявил присутствия пространственной автокорреляции в остатках ($z = 1.2581$, $p = 0.104$).

Выявлен градиент в географическом распределении цветового полиморфизма *T. suaveolens*. В соответствии с ним в направлении с северо-востока на юго-запад в популяциях увеличивается интенсивность красной хроматической составляющей и доля красноцветковых особей.

Этот градиент нельзя объяснить изменениями в фауне опылителей или их цветовыми предпочтениями, поскольку на исследованной части ареала тюльпаны опыляются одними и теми же насекомыми (Петрова и др., 2019). По всему региону основными видами-опылителями являются жуки семейства Scarabaeidae (*Amphicoma vulpes*, *Epicometis hirta* и др.) и пчелы рода *Andrena* (*Andrena gravida*, *Andrena nanula* и др.). Большинство пчел не обладают рецепторами красного цвета (Chittka, Waser, 1997; Briscoe, Chittka, 2001). Однако это не означает, что они не различают красные оттенки (Rodríguez-Gironés, Santamaría, 2004); они просто различают их хуже, чем желтые оттенки, которые они видят очень хорошо. Тем не менее, в исследовании Н. А. Петровой с соавторами (2019) пчелы отлавливались как с желтых, так и с красных цветков *T. suaveolens*. Это может быть связано с

уникальной способностью листочков околоцветника тюльпана отражать свет (Vignolini, 2013). Учитывая, что оптическая сигнатура клеток эпидермиса околоцветника похожа на дифракционную решетку, солнечный свет не только зеркально отражается, но и делает поверхность околоцветника радужной (Vignolini, 2013). Последнее, в свою очередь, может привлекать жуков-опылителей, которые способны видеть поляризованный свет (Warrant, 2010; Carter et al., 2016). Следовательно, уникальные оптические свойства листочков околоцветника *Tulipa* (Vignolini, 2013) позволяют всем возможным вариантам окраски быть одинаково привлекательными для основных групп опылителей.

Таблица 2. Сводная статистика полной и оптимальной моделей множественной регрессии
Table 2. Summary statistics of full and the optimal models of multiple regression

Предиктор / Predictor	Зависимая переменная <i>a</i> / Dependent variable <i>a</i>	
	полная / full	оптимальная / optimal
Bio2	-16.796 (22.781)	-22.541*** (3.215)
Bio3	-3.323 (6.880)	–
Bio5	14.618 (19.208)	11.860*** (2.117)
Bio8	0.286 (0.363)	–
Bio9	-0.979 (0.917)	–
Bio10	-8.841 (20.544)	–
Bio12	0.056 (0.068)	–
Bio15	-3.026* (1.534)	-1.790** (0.799)
Долгота / Longitude	-0.215 (3.865)	–
Широта / Latitude	-5.054 (5.208)	–
Высота над у.м. / Altitude	-0.007 (0.033)	–
Солнечная радиация в апреле / Solar radiation in April	0.004 (0.024)	–
Постоянная / Constant	251.521 (509.152)	-73.625 (60.801)
Наблюдения / Observations	56	56
R^2	0.592	0.561
Скорректированное R^2 / Adjusted R^2	0.479	0.536
Остатки стандартной ошибки / Residual S.E.	18.383	17.343
AIC	337.29	323.41
F-статистика / F Statistic	5.209*** (df = 12; 43)	22.184*** (df = 3; 52)

Примечание. * $p < 0.1$; ** $p < 0.05$; *** $p < 0.01$; bio2 – среднемесячная суточная амплитуда температуры, bio3 – изотермальность, bio5 – максимальная температура наиболее теплого месяца, bio8 – средняя температура наиболее влажного квартала, bio9 – средняя температура наиболее сухого квартала, bio10 – средняя температура наиболее теплого квартала, bio12 – среднегодовое количество осадков, bio15 – сезонность выпадения осадков (коэффициент вариации).

Note. * $p < 0.1$; ** $p < 0.05$; *** $p < 0.01$; bio2 is the mean of monthly diurnal temperature range, bio3 – isothermality, bio5 – the maximum temperature of the warmest month, bio8 – the mean temperature of the wettest quarter, bio9 – the mean temperature of the driest quarter, bio10 – the mean temperature of the warmest quarter, bio12 – the annual precipitation, bio15 – the precipitation seasonality (coefficient of variation).

Характер географического распределения цветового полиморфизма у *T. suaveolens* можно было бы объяснить следствием флуктуаций уровня Понто-Каспия и особенностями вторичного заселения данных территорий после регрессий в Четвертичном периоде. Отпечаток этих исторических событий был выявлен в резуль-

ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ РАСТЕНИЙ

тате филогеографических исследований популяций этого вида с использованием ISSR маркеров и секвенирования пластидной ДНК и ITS региона рибосомальной ДНК (Кашин и др., 2016б; Kritskaya et al., 2020, 2021). Однако предпринятая в последней работе попытка связать пластидные или ядерные гаплотипы с окраской цветка у образцов оказалась безуспешной. К тому же трансгрессии Каспийского и Чёрного морей имели более или менее четкую географическую локализацию, не совпадающую с современным пространственным распределением цветового полиморфизма *T. suaveolens*.

Выявленный географический градиент также невозможно объяснить прямым или косвенным воздействием антропогенного фактора. А priori очевидно, что ни избирательность изыятия из популяций цветков на букеты или луковиц для декоративного садоводства, ни выпас разной интенсивности, ни разная степень распашки земель в пределах исследованной территории не могли так своеобразно сказаться на распределении цветового полиморфизма.

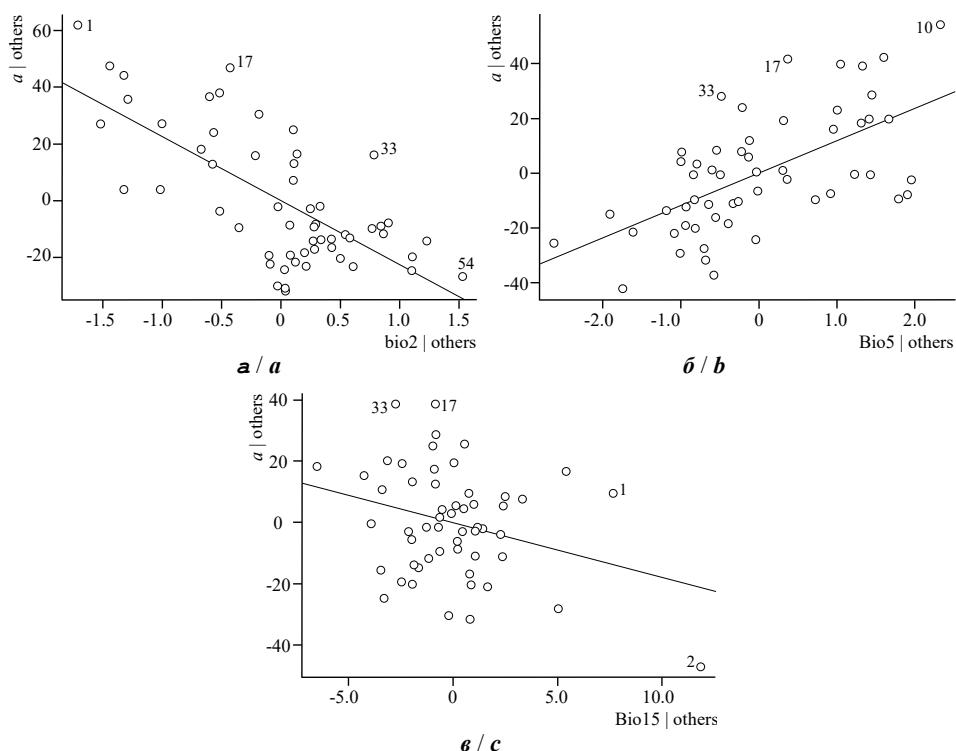


Рис. 3. Связь интенсивности хроматической компоненты a с биоклиматическими переменными по данным регрессионного анализа: a – bio2 (среднесуточные колебания температуры), b – bio5 (максимальная температура самого теплого месяца), c – bio15 (сезонность осадков (коэффициент вариации))

Fig. 3. Relationships between the chromatic component a and bioclimatic variables by regression analysis: a – bio2 (mean diurnal range), b – bio5 (*max* temperature of the warmest month), c – bio15 (precipitation seasonality (coefficient of variation))

Согласно полученным нами результатам на своеобразии пространственного распределения хроматического полиморфизма цветков *T. suaveolens* прежде всего сказываются абиотические факторы. Из результатов анализа очевидно, что значение интенсивности красной компоненты в окраске цветков вида увеличивается по выявленному географическому градиенту с увеличением максимальной температуры самого теплого месяца, но уменьшается с увеличением среднемесячных суточных колебаний температуры и сезонности выпадения осадков. Под сезонностью выпадения осадков (коэффициент вариации) понимается стандартное отклонение значений месячных осадков, выраженное в процентах от среднего этих значений (т.е. среднегодового). Все эти факторы имеют четко выраженный географический градиент в направлении с северо-востока на юго-запад. В этом направлении в целом возрастают максимальные температуры, а по мере снижения континентальности климата снижаются суточные колебания температур и сезонные колебания количества осадков. Очевидно, что увеличение максимальной температуры является для растений стрессовым фактором, а красная окраска цветков формируется антоцианами, которые как раз и защищают растения от теплового стресса. Особи тюльпанов с желтыми цветками оказываются выносливее в более высоких широтах. Так как жёлтый цвет цветка определяют в основном каротиноиды, обоснованно полагать, что роль этих соединений в условиях снижения уровня инсоляции в этих широтах возрастает в силу их светособирающей функции.

Считается, что абиотические факторы могут влиять на изменение окраски цветка несколькими путями (Rauscher, 2008; Arista et al., 2013). Например, изменение цвета может происходить как пластическая реакция на гетерогенные абиотические условия или цвет может изменяться из-за естественного отбора, связанного с абиотическими факторами. Учитывая, что в случае окраски цветка *T. suaveolens* очевиден географический градиент, охватывающий значительную часть его ареала, – фактически в пределах всей его европейской части, – обоснованно полагать, что это связано, прежде всего, с естественным отбором на эволюционно значимом отрезке времени и обусловленностью этого отбора вышеуказанными абиотическими факторами.

На первый взгляд, указанному градиенту интенсивности красной компоненты в окраске цветка противоречат результаты исследований по нескольким южным популяциям, произрастающим в Горном Крыму и на Северо-Западном Кавказе. Однако это, скорее всего, связано с тем, что здесь популяции произрастают на большей, сравнительно с остальными, высоте над уровнем моря. Известно, что градиенты абиотических факторов по географической широте и высоте над уровнем моря имеют сходное проявление.

Из вышеизложенного следует, что особи *T. suaveolens* с красными цветками доминируют в условиях более высоких температур, без резких суточных перепадов и более или менее равномерным увлажнением в течение года. При снижении температуры теплого периода, увеличении ее суточных колебаний и неравномерности годовых колебаний осадков по географическому градиенту в обратном направлении, т.е. с юго-запада на северо-востока, их замещают особи с желтой окраской.

ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ РАСТЕНИЙ

Ряд исследований указывает на существование подобной корреляции между цветом цветка и долготой у ряда покрытосеменных растений. Например, *T. veiga* с соавторами (2016) показывают, что у *Gentiana lutea* L. (Gentianaceae) на Пиренейском полуострове полиморфизм цветочной окраски географически структурирован с запада на восток: в этом направлении цвет цветков меняется с оранжевого на желтый.

Выявленная в наших исследованиях закономерность полиморфизма окраски цветков *T. suaveolens* сходна с той, которая была сформулирована В. И. Талиевым (1930) для *T. turkestanica*. Основываясь на визуальных наблюдениях, В. И. Талиев описывает следующий типичный цвет цветка *T. turkestanica*: внутренняя поверхность околоцветника кремово-белая, за исключением основания околоцветника, на котором есть желтое пятно; внешняя поверхность околоцветника имеет различные оттенки красного, красно-зеленого или фиолетового. Описанная окраска характерна для *T. turkestanica*, собранного из самых разных точек Средней Азии. Однако, по наблюдениям автора, в северной части ареала, выходящей за пределы туркестанского региона, распространены особи этого вида с полностью желтой окраской цветка.

Для *Primula vulgaris* Huds. был также описан географически структурированный и сходный с выявленным нами по географическому градиенту полиморфизм цвета листочков околоцветника, по крайней мере, от желтых к полиморфным цветкам. На большей части ареала (на севере и в центральной части Европы) растения вида имеют желтые цветки, а в южной (Кавказ, Турция, Иран) – наблюдается ярко выраженный цветовой полиморфизм: помимо желтых цветков в большинстве популяций встречаются растения с венчиками белого цвета и всех оттенков розового, фиолетового и пурпурного (Richards, 2003). Более того, локально в Северо-Западном Закавказье на протяжении всего 250 км преобладающий в популяции данного вида цвет венчиков изменяется от желтого до пурпурного при продвижении вдоль Черноморского побережья с севера на юг – от Новороссийска до Пицунды (Richards, 2003; Shipunov et al., 2011). Кроме того, у *P. vulgaris* наблюдался «горный сдвиг», выражающийся в значительных цветовых различиях между популяциями с различных высот над уровнем моря в пределах переходной зоны. При этом более светлые цвета в окраске были характерны для более холодных (более высоких или более северных) зон (Shipunov et al., 2011). Однако авторы признают, что природа пространственного распределения цветового полиморфизма остается неясной (Shipunov et al., 2011; Volkova et al., 2013). Скрининг генома *P. vulgaris* с помощью AFLP-анализа не выявил действия естественного отбора на трансектах разной высоты (Volkova et al., 2021).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Резюмируя вышесказанное, полагаем, что исторически сложившиеся условия температуры и влажности, т. е. абиотические факторы, являются наиболее вероятными факторами отбора, определяющими пространственный паттерн окраски околоцветника *T. suaveolens*. Доля образцов с красными цветками и интенсивность красной хроматической компоненты *a* возрастает в направлении с северо-востока

на юго-запад. Это объясняется тем фактом, что красная окраска цветков формируется антоцианами, которые также защищают растения от теплового стресса (Coberly, Rausher, 2003; Schemske, Bierzychudek, 2007; Rausher, 2008). Поэтому, по сравнению с другими вариантами, образцы с более высоким содержанием антоцианов в листочках околоцветника более устойчивы и продуктивны в жарком климате, тогда как особи с желтыми цветками оказываются более выносливыми в условиях более высоких широт и на больших высотах над уровнем моря.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Кашин А. С., Петрова Н. А., Шилова И. В. Состояние ценопопуляций и морфологическая изменчивость *Tulipa gesneriana* (Liliaceae) на севере Нижнего Поволжья // Ботанический журнал. 2016а. Т. 101, вып. 12. С. 1430 – 1465. <https://dx.doi.org/10.1134/S0006813616120061>
- Кашин А. С., Крицкая Т. А., Шанцер И. А. Генетический полиморфизм *Tulipa gesneriana* L. по данным ISSR маркирования // Генетика. 2016б. Т. 52, вып. 10. С. 1134 – 1145. <https://dx.doi.org/10.7868/S0016675816100040>
- Кашин А. С., Петрова Н. А., Шилова И. В., Крицкая Т. А., Угольников Е. В. Динамика жизнеспособности популяций *Tulipa gesneriana* L. (Liliaceae, Liliopsida) в Нижнем Поволжье и на прилегающих территориях // Поволжский экологический журнал. 2017. № 3. С. 260 – 274. <https://dx.doi.org/10.18500/1684-7318-2017-3-260-274>
- Петрова Н. А., Кашин А. С., Корнеев М. Г., Аникин В. В. Энтомофауна опылителей *Tulipa suaveolens* Roth в Нижнем Поволжье // Бюллетень Ботанического сада Саратовского государственного университета. 2019. Т. 17, вып. 1. С. 3 – 17. <https://dx.doi.org/10.18500/1682-1637-2019-1-3-17>
- Талиев В. И. Процесс видообразования в роде *Tulipa* // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 1930. Т. 24, вып. 2. С. 57 – 122.
- Arista M., Talavera M., Berjano R., Ortiz P. L. Abiotic factors may explain the geographical distribution of flower colour morphs and the maintenance of colour polymorphism in the scarlet pimpernel // Journal of Ecology. 2013. Vol. 101, iss. 6. P. 1613 – 1622. <https://dx.doi.org/10.1111/1365-2745.12151>
- Armbruster W. S. Can indirect selection and genetic context contribute to trait diversification? A transition-probability study of blossom-colour evolution in two genera // Journal of Evolutionary Biology. 2002. Vol. 15, iss. 3. P. 468 – 486. <https://dx.doi.org/10.1046/j.1420-9101.2002.00399.x>
- Bivand R., Wong D. W. S. Comparing implementations of global and local indicators of spatial association // TEST. 2018. Vol. 27, iss. 3. P. 716 – 748. <https://dx.doi.org/10.1007/s11749-018-0599-x>
- Botschantzeva Z. P. Tulips: Taxonomy, Morphology, Cytology, Phytogeography and Physiology. Rotterdam : Balkema, 1982. 230 p.
- Briscoe A. D., Chittka L. The evolution of color vision in insects // Annual Review of Entomology. 2001. Vol. 46. P. 471 – 510. <https://dx.doi.org/10.1146/annurev.ento.46.1.471>
- Carter I. E., Weir K., McCall M. W., Parker A. R. Variation in the circularly polarized light reflection of *Lomaptera* (Scarabaeidae) beetles // Journal of the Royal Society Interface. 2016. Vol. 13, iss. 120. Article number 20160015. <https://dx.doi.org/10.1098/rsif.2016.0015>
- Cheng D. H., Jiang X. H., Sun Y., Wang J. Color image segmentation : Advances and prospects // Pattern Recognition. 2001. Vol. 34, iss. 12. P. 2259 – 2281. [https://dx.doi.org/10.1016/S0031-3203\(00\)00149-7](https://dx.doi.org/10.1016/S0031-3203(00)00149-7)
- Chittka L., Waser N. M. Why red flowers are not invisible to bees // Israel Journal of Plant Sciences. 1997. Vol. 45. P. 169 – 183. <https://dx.doi.org/10.1080/07929978.1997.10676682>

Chittka L., Spaethe J., Schmidt A., Hickelsberger A. Adaptation, constraint, and chance in the evolution of flower color and pollinator color vision // Cognitive Ecology of Pollination: Animal Behavior and Floral Evolution. Cambridge : Cambridge University Press, 2001. P. 106 – 126.

Christenhusz M. J. M., Govaerts R., David J. C., Hall T., Borland K., Roberts P. S., Tuomisto A., Buerki S., Chase M. W., Fay M. F. Tiptoe through the tulips – cultural history, molecular phylogenetics and classification of *Tulipa* (Liliaceae) // Botanical Journal of the Linnean Society. 2013. Vol. 172. P. 280 – 328. <https://dx.doi.org/10.1111/boj.12061>

Coberly L., Rausher M. Analysis of a chalcone synthase mutant in *Ipomoea purpurea* reveals a novel function for flavonoids : Amelioration of heat stress // Molecular Ecology. 2003. Vol. 12, iss. 5. P. 1113 – 1124. <https://dx.doi.org/10.1046/j.1365-294x.2003.01786.x>

Conner J. K. Genetic mechanisms of floral trait correlations in a natural population // Nature. 2002. Vol. 420. P. 407 – 410. <https://dx.doi.org/10.1038/nature01105>

Ellison A. M., Buckley H. L., Miller T. E., Gotelli N. J. Morphological variation in *Sarracenia purpurea* (Sarraceniaceae) : Geographic, environmental, and taxonomic correlates // American Journal of Botany. 2004. Vol. 91, iss. 11. P. 1930 – 1935. <https://dx.doi.org/10.3732/ajb.91.11.1930>

Everett D. The Genus *Tulipa*. Tulips of the World. Kew : Kew Publishing, Royal Botanic Gardens, 2013. 380 p.

Faegri K., Pijl L. V. D. The Principles of Pollination Ecology. 3rd ed. Oxford : Pergamon Press, 1979. 256 p.

Fick S. E., Hijmans R. J. WorldClim 2 : New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas // International Journal of Climatology. 2017. Vol. 37, iss. 12. P. 4302 – 4315. <https://dx.doi.org/10.1002/joc.5086>

Fox J., Weisberg S. An R Companion to Applied Regression. 3rd ed. Thousand Oaks : Sage, 2019. 608 p.

Franiel I., Więski K. Leaf features of silver birch (*Betula pendula* Roth). Variability within and between two populations (uncontaminated vs Pb-contaminated and Zn-contaminated site) // Trees. 2005. Vol. 19. P. 81 – 88. <https://dx.doi.org/10.1007/s00468-004-0366-3>

Frey F. M. Opposing natural selection from herbivores and pathogens may maintain floral-color variation in *Claytonia virginica* (Portulacaceae) // Evolution. 2004. Vol. 58, iss. 11. P. 2426 – 2437. <https://dx.doi.org/10.1111/j.0014-3820.2004.tb00872.x>

Gupta S. D., Ibaraki Y. Plant Image Analysis : Fundamentals and Applications. Boca Raton : CRC Press, 2015. 400 p.

Hampe A. Fecundity limits in *Frangula alnus* (Rhamnaceae) relict populations at the species? Southern range margin // Oecologia. 2005. Vol. 143. P. 377 – 386. <https://dx.doi.org/10.1007/s00442-004-1811-0>

Irwin R. E., Strauss S. Y. Flower color microevolution in wild radish : Evolutionary response to pollinator mediated selection // The American Naturalist. 2005. Vol. 165. P. 225 – 237. <https://dx.doi.org/10.1086/426714>

Kashin A. S., Petrova N. A., Shilova I. V. Some features of the environmental strategy of *Tulipa gesneriana* L. (Liliaceae, Liliopsida) // Biology Bulletin. 2017. Vol. 44, iss. 10. P. 1237 – 1245. <https://dx.doi.org/10.1134/S1062359017100053>

Körner C. The use of ‘altitude’ in ecological research // Trends in Ecology and Evolution. 2007. Vol. 22, iss. 11. P. 569 – 574. <https://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2007.09.006>

Kritskaya T. A., Kashin A. S., Perezhogin Yu. V., Murtazaliev R. A., Anatov D. M., Friesen N. Genetic diversity of *Tulipa suaveolens* (Liliaceae) and its evolutionary relationship with early cultivars of *T. gesneriana* // Plant Systematics and Evolution. 2020. Vol. 306. Article number 33. <https://dx.doi.org/10.1007/s00606-020-01667-7>

- Kritskaya T. A., Kashin A. S., Petrova N. A., Leweke M. ISSR analysis of *Tulipa suaveolens* (Liliaceae) populations in the European part of the species range // Nordic Journal of Botany. 2021. Vol. 39. Article number NjB12575. <https://dx.doi.org/10.1111/njb.02967>
- Nieuwhof M., van Eijk J. P., Eikelboom W. Relation between flower colour and pigment composition of tulip (*Tulipa* L.) // Netherlands Journal of Agricultural Science. 1989. Vol. 37, iss. 4. P. 365 – 370. <https://dx.doi.org/10.18174/njas.v37i4.16621>
- Nieuwhof M., van Raamsdonk L. W. D., van Eijk J. P. Pigment composition of flowers of *Tulipa* species as a parameter for biosystematic research // Biochemical Systematics and Ecology. 1990. Vol. 18, iss. 6. P. 399 – 404. [https://dx.doi.org/10.1016/0305-1978\(90\)90083-R](https://dx.doi.org/10.1016/0305-1978(90)90083-R)
- R Core Team // R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, 2021. Available at: <http://www.r-project.org/index.html> (accessed 4 November 2021).
- Rausher M. D. Evolutionary transitions in flower color // International Journal of Plant Sciences. 2008. Vol. 169, iss. 1. P. 7 – 21. <https://dx.doi.org/10.1086/523358>
- Richards A. J. *Primula*. Portland : Timber Press, 2003. 346 p.
- Rodríguez-Gironés M. A., Santamaría L. Why are so many bird flowers red? // PLOS Biology. 2004. Vol. 2, iss. 10. Article number e350. <https://dx.doi.org/10.1371/journal.pbio.0020350>
- Schemske D. W., Bierzychudek P. Spatial differentiation for flower color in the desert annual *Linanthus parryae* : Was Wright right? // Evolution. 2007. Vol. 61, iss. 11. P. 2528 – 2543. <https://dx.doi.org/10.1111/j.1558-5646.2007.00219.x>
- Shipunov A., Kosenko Y., Volkova P. Floral polymorphism in common primrose (*Primula vulgaris*, Primulaceae) of the Northeastern Black sea coast // Plant Systematics and Evolution. 2011. Vol. 296. P. 167 – 178. <https://dx.doi.org/10.1007/s00606-011-0484-5>
- Streisfeld M., Kohn J. R. Environment and pollinator-mediated selection on parapatric floral races of *Mimulus aurantiacus* // Journal of Evolutionary Biology. 2007. Vol. 20, iss. 1. P. 122 – 132. <https://dx.doi.org/10.1111/j.1420-9101.2006.01216.x>
- Thompson J. N. The Geographic Mosaic of Coevolution. Chicago : University of Chicago Press, 2005. 443 p.
- Torskangerpoll K., Nørbaek R., Nodland E., Øvstedal D. O., Andersen Ø. M. Anthocyanin content of *Tulipa* species and cultivars and its impact on tepal colours // Biochemical Systematics and Ecology. 2005. Vol. 33, iss. 5. P. 499 – 510. <https://dx.doi.org/10.1016/j.bse.2004.12.001>
- Van Eijk J. P., Nieuwhof M., van Keulenand H. A., Keijzer P. Flower colour analyses in tulip (*Tulipa* L.). The occurrence of carotenoids and flavonoids in tulip tepals // Euphytica. 1987. Vol. 36. P. 855 – 862. <https://dx.doi.org/10.1007/BF00051870>
- Veiga T., Guitiána J., Guitiána P., Guitiánb J., Munillaa I., Sobralc M. Flower colour variation in the montane plant *Gentiana lutea* L. (Gentianaceae) is unrelated to abiotic factors // Plant Ecology and Diversity. 2016. Vol. 9, iss. 1. P. 105 – 112. <https://dx.doi.org/10.1080/17550874.2015.1074626>
- Venables W. N., Ripley B. D. Modern Applied Statistics with S. New York : Springer, 2002. 510 p.
- Vignolini S., Moyroud E., Glover B. J., Steiner U. Analysing photonic structures in plants // Journal of the Royal Society Interface. 2013. Vol. 10, iss. 87. Article number 20130394. <https://dx.doi.org/10.1098/rsif.2013.0394>
- Volkova P. A., Schanzer I. A., Meschersky I. V. Colour polymorphism in common primrose (*Primula vulgaris* Huds.) : Many colours-many species? // Plant Systematics and Evolution. 2013. Vol. 299, iss. 6. P. 1075 – 1087. <https://dx.doi.org/10.1007/s00606-013-0780-3>
- Volkova P. A., Bog M., Zablocka B., Oberprieler C. Elevation does not matter? Genome screening using AFLP fails to reveal selection along elevational transects : A case study of Caucasian *Primula vulgaris* Huds. (Primulaceae) // Flora. 2021. Vol. 274. Article number 151726. <https://dx.doi.org/10.1016/j.flora.2020.151726>

Wang Y., Liang E., Sigdel S. R., Liu B., Camarero J. J. The coupling of treeline elevation and temperature is mediated by non-thermal factors on the Tibetan plateau // *Forests*. 2017. Vol. 8, iss. 4. Article number 109. <https://dx.doi.org/10.3390/f8040109>

Wang Y., Chen L., Yang Q., Hu Z., Guo P., Xie Q., Chen G. New insight into the pigment composition and molecular mechanism of flower coloration in tulip (*Tulipa gesneriana* L.) cultivars with various petal colors // *Plant Science*. 2022. Vol. 317. Article number 111193. <https://dx.doi.org/10.1016/j.plantsci.2022.111193>

Warrant E. J. Polarisation Vision : Beetles See Circularly Polarised Light // *Current Biology*. 2010. Vol. 20, iss. 14. P. 610 – 612. <https://dx.doi.org/10.1016/j.cub.2010.05.036>

Warren J., Mackenzie S. Why are all colour combinations not equally represented as flower-colour polymorphisms? // *New Phytologist*. 2001. Vol. 151, iss. 1. P. 237 – 241. <https://dx.doi.org/10.1046/j.1469-8137.2001.00159.x>

Yuan Y., Ma X., Shi Y., Tang D. Isolation and expression analysis of six putative structural genes involved in anthocyanin biosynthesis in *Tulipa fosteriana* // *Scientia Horticulturae*. 2013. Vol. 153. P. 93 – 102. <https://dx.doi.org/10.1016/j.scienta.2013.02.008>

Zhao D., Tao J. Recent advances on the development and regulation of flower color in ornamental plants // *Frontiers in Plant Science*. 2015. Vol. 6. Article number 261. <https://dx.doi.org/10.3389/fpls.2015.00261>

Zonneveld B. The systematic value of nuclear genome size for «all» species of *Tulipa* L. (Liliaceae) // *Plant Systematics and Evolution*. 2009. Vol. 281. P. 217 – 245. <https://dx.doi.org/10.1007/s00606-009-0203-7>

Geographical features of *Tulipa suaveolens* Roth (Liliaceae, Magnoliophyta) distribution by flower color across its European range

A. S. Kashin ^{1✉}, T. A. Kritskaya ¹, A. O. Kondratieva ¹, N. A. Petrova ¹,
I. V. Shilova ¹, A. S. Parkhomenko ¹, R. A. Murtazaliev ²

¹ Saratov State University

83 Astrakhanskaya St., Saratov 410012, Russia

² Caspian Institute of Biological Resources of the Dagestan Federal Research Center of RAS
45 Gadgiev St., Makhachkala 367000, Russia

Received: 14 January 2022 / revised: 11 February 2022 / accepted: 17 February 2022

Abstract. The range of the polychromous *Tulipa suaveolens* Roth comprises almost the whole Ponto-Caspian Steppe, from the south-east of Ukraine to western Kazakhstan. High variation in flower color is a unique feature of this species, but features of its geographical distribution remain unclear. We studied *T. suaveolens* tepal color variation in 56 natural populations across the European range. Tepal colors were detected from digital images using the Lab color model with two chromatic components, *a* (red color intensity) and *b* (yellow color intensity). A conclusion was made that, throughout the European range, an obvious *T. suaveolens* flower color gradient is expressed in the direction from the south-west to the north-east, along which the red chromatic component intensity decreases. A similar gradient is observed when the height above mean sea level increases. The chromatic component *a* was shown to have a spatial autocorrelation and to depend on the long-term bioclimatic environmental parameters, temperature and precipitation. Thus, the identified geographical trends in the *T. suaveolens* flower color distribution across the studied part of its range are a consequence of natural selection caused by these two abiotic factors.

Keywords: biogeography, flower colour, floral pigmentation, spatial regression, tepal

Funding: The reported study was funded by Russian Fund for Basic Research (RFBR) (project number 16-04-00142).

For citation: Kashin A. S., Kritskaya T. A., Kondratieva A. O., Petrova N. A., Shilova I. V., Parkhomenko A. S., Murtazaliev R. A. Geographical features of *Tulipa suaveolens* Roth (Liliaceae, Magnoliophyta) distribution by flower color across its European range. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2022, no. 2, pp. 150–172 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2022-2-150-172>

✉ Corresponding author. Botanical Garden, Saratov State University, Russia.

ORCID and e-mail addresses: Alexandr S. Kashin: <https://orcid.org/0000-0002-2342-2172>, kashinas2@yandex.ru; Tatyana A. Kritskaya: <https://orcid.org/0000-0003-0181-3022>, kritskayata@info.sgu.ru; Anna O. Kondratieva: <https://orcid.org/0000-0001-5000-8914>, popova.ao@mail.ru; Nadezhda A. Petrova: <https://orcid.org/0000-0003-1969-2783>, nasch-1@yandex.ru; Irina V. Shilova: <https://orcid.org/0000-0002-9828-4229>, schiva1952@yandex.ru; Alena S. Parhomenko: <https://orcid.org/0000-0002-9948-7298>, parkhomenko_as@mail.ru; Ramazan A. Murtazaliev: <https://orcid.org/0000-0002-2895-213X>, murtazaliev.ra@yandex.ru.

REFERENCES

- Kashin A. S., Petrova N. A., Shilova I. V. State of cenopopulations and morphological variability of *Tulipa gesneriana* (Liliaceae) in the northern Lower Volga region. *Botanicheskiy zhurnal*, 2016 a, vol. 101, iss. 12, pp. 1430–1465 (in Russian). <https://dx.doi.org/10.1134/S0006813616120061>
- Kashin A. S., Kritskaya T. A., Schanzer I. A. Genetic polymorphism of *Tulipa gesneriana* L. evaluated on the basis of the ISSR marking data. *Russian Journal of Genetics*, 2016 b, vol. 52, iss. 10, pp. 1023–1033. <https://dx.doi.org/10.1134/S1022795416100045>
- Kashin A. S., Petrova N. A., Shilova I. V., Kritskaya T. A., Ugolnikova E. V. Vitality dynamics of *Tulipa gesneriana* L. (Liliaceae, Liliopsida) populations in the Lower Volga region and adjacent territories. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2017, iss. 3, pp. 260–274 (in Russian). <https://dx.doi.org/10.18500/1684-7318-2017-3-260-274>
- Petrova N. A., Kashin A. S., Korneev M. G., Anikin V. V. Entomofauna of pollinators *Tulipa suaveolens* Roth in the Lower Volga region. *Bulletin of Botanic Garden of Saratov State University*, 2019, vol. 17, iss. 1, pp. 3–17 (in Russian). <https://dx.doi.org/10.18500/1682-1637-2019-1-3-17>
- Taliev V. I. Process of the formation of species in the genus *Tulipa* sect. *Eriostemon*. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*, 1930, vol. 24, iss. 2, pp. 57–122 (in Russian).
- Arista M., Talavera M., Berjano R., Ortiz P. L. Abiotic factors may explain the geographical distribution of flower colour morphs and the maintenance of colour polymorphism in the scarlet pimpernel. *Journal of Ecology*, 2013, vol. 101, iss. 6, pp. 1613–1622. <https://dx.doi.org/10.1111/1365-2745.12151>
- Armbruster W. S. Can indirect selection and genetic context contribute to trait diversification? A transition-probability study of blossom-colour evolution in two genera. *Journal of Evolutionary Biology*, 2002, vol. 15, iss. 3, pp. 468–486. <https://dx.doi.org/10.1046/j.1420-9101.2002.00399.x>
- Bivand R., Wong D. W. S. Comparing implementations of global and local indicators of spatial association. *TEST*, 2018, vol. 27, iss. 3, pp. 716–748. <https://dx.doi.org/10.1007/s11749-018-0599-x>
- Botschantzeva Z. P. *Tulips: Taxonomy, Morphology, Cytology, Phytogeography and Physiology*. Rotterdam, Balkema, 1982. 230 p.
- Briscoe A. D., Chittka L. The evolution of color vision in insects. *Annual Review of Entomology*, 2001, vol. 46, pp. 471–510. <https://dx.doi.org/10.1146/annurev.ento.46.1.471>
- Carter I. E., Weir K., McCall M. W., Parker A. R. Variation in the circularly polarized light reflection of *Lomaptera* (Scarabaeidae) beetles. *Journal of the Royal Society Interface*, 2016, vol. 13, iss. 120, article number 20160015. <https://dx.doi.org/10.1098/rsif.2016.0015>
- Cheng D. H., Jiang X. H., Sun Y., Wang J. Color image segmentation: Advances and prospects. *Pattern Recognition*, 2001, vol. 34, iss. 12, pp. 2259–2281. [https://dx.doi.org/10.1016/S0031-3203\(00\)00149-7](https://dx.doi.org/10.1016/S0031-3203(00)00149-7)
- Chittka L., Waser N. M. Why red flowers are not invisible to bees. *Israel Journal of Plant Sciences*, 1997, vol. 45, pp. 169–183. <https://dx.doi.org/10.1080/07929978.1997.10676682>
- Chittka L., Spaethe J., Schmidt A., Hickelsberger A. Adaptation, constraint, and chance in the evolution of flower color and pollinator color vision. *Cognitive Ecology of Pollination: Animal Behavior and Floral Evolution*. Cambridge, Cambridge University Press, 2001, pp. 106–126.
- Christenhusz M. J. M., Govaerts R., David J. C., Hall T., Borland K., Roberts P. S., Tuomisto A., Buerki S., Chase M. W., Fay M. F. Tiptoe through the tulips – cultural history, molecular phylogenetics and classification of *Tulipa* (Liliaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 2013, vol. 172, pp. 280–328. <https://dx.doi.org/10.1111/boj.12061>
- Coberly L., Rausher M. Analysis of a chalcone synthase mutant in *Ipomoea purpurea* reveals a novel function for flavonoids: Amelioration of heat stress. *Molecular Ecology*, 2003, vol. 12, iss. 5, pp. 1113–1124. <https://dx.doi.org/10.1046/j.1365-294x.2003.01786.x>

- Conner J. K. Genetic mechanisms of floral trait correlations in a natural population. *Nature*, 2002, vol. 420, pp. 407–410. <https://dx.doi.org/10.1038/nature01105>
- Ellison A. M., Buckley H. L., Miller T. E., Gotelli N. J. Morphological variation in *Sarracenia purpurea* (Sarraceniaceae): Geographic, environmental, and taxonomic correlates. *American Journal of Botany*, 2004, vol. 91, iss. 11, pp. 1930–1935. <https://dx.doi.org/10.3732/ajb.91.11.1930>
- Everett D. *The Genus Tulipa. Tulips of the World*. Kew, Kew Publishing, Royal Botanic Gardens, 2013. 380 p.
- Faegri K., Pijl L. V. D. *The Principles of Pollination Ecology*. 3rd ed. Oxford, Pergamon Press, 1979. 256 p.
- Fick S. E., Hijmans R. J. WorldClim 2: New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 2017, vol. 37, iss. 12, pp. 4302–4315. <https://dx.doi.org/10.1002/joc.5086>
- Fox J., Weisberg S. *An R Companion to Applied Regression*. 3rd ed. Thousand Oaks, Sage, 2019. 608 p.
- Franiel I., Więski K. Leaf features of silver birch (*Betula pendula* Roth). Variability within and between two populations (uncontaminated vs Pb-contaminated and Zn-contaminated site). *Trees*, 2005, vol. 19, pp. 81–88. <https://dx.doi.org/10.1007/s00468-004-0366-3>
- Frey F. M. Opposing natural selection from herbivores and pathogens may maintain floral-color variation in *Claytonia virginica* (Portulacaceae). *Evolution*, 2004, vol. 58, iss. 11, pp. 2426–2437. <https://dx.doi.org/10.1111/j.0014-3820.2004.tb00872.x>
- Gupta S. D., Ibaraki Y. *Plant Image Analysis: Fundamentals and Applications*. Boca Raton, CRC Press, 2015. 400 p.
- Hampe A. Fecundity limits in *Frangula alnus* (Rhamnaceae) relict populations at the species? Southern range margin. *Oecologia*, 2005, vol. 143, pp. 377–386. <https://dx.doi.org/10.1007/s00442-004-1811-0>
- Irwin R. E., Strauss S. Y. Flower color microevolution in wild radish: Evolutionary response to pollinator mediated selection. *The American Naturalist*, 2005, vol. 165, pp. 225–237. <https://dx.doi.org/10.1086/426714>
- Kashin A. S., Petrova N. A., Shilova I. V. Some features of the environmental strategy of *Tulipa gesneriana* L. (Liliaceae, Liliopsida). *Biology Bulletin*, 2017, vol. 44, iss. 10, pp. 1237–1245. <https://dx.doi.org/10.1134/S1062359017100053>
- Körner C. The use of ‘altitude’ in ecological research. *Trends in Ecology and Evolution*, 2007, vol. 22, iss. 11, pp. 569–574. <https://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2007.09.006>
- Kritskaya T. A., Kashin A. S., Perezhogin Yu. V., Murtazaliev R. A., Anatov D. M., Friesen N. Genetic diversity of *Tulipa suaveolens* (Liliaceae) and its evolutionary relationship with early cultivars of *T. gesneriana*. *Plant Systematics and Evolution*, 2020, vol. 306, article number 33. <https://dx.doi.org/10.1007/s00606-020-01667-7>
- Kritskaya T. A., Kashin A. S., Petrova N. A., Leweke M. ISSR analysis of *Tulipa suaveolens* (Liliaceae) populations in the European part of the species range. *Nordic Journal of Botany*, 2021, vol. 39, article number NJB12575. <https://dx.doi.org/10.1111/njb.02967>
- Nieuwhof M., van Eijk J. P., Eikelboom W. Relation between flower colour and pigment composition of tulip (*Tulipa* L.). *Netherlands Journal of Agricultural Science*, 1989, vol. 37, iss. 4, pp. 365–370. <https://dx.doi.org/10.18174/njas.v37i4.16621>
- Nieuwhof M., van Raamsdonk L. W. D., van Eijk J. P. Pigment composition of flowers of *Tulipa* species as a parameter for biosystematic research. *Biochemical Systematics and Ecology*, 1990, vol. 18, iss. 6, pp. 399–404. [https://dx.doi.org/10.1016/0305-1978\(90\)90083-R](https://dx.doi.org/10.1016/0305-1978(90)90083-R)
- R Core Team. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna, Austria, R Foundation for Statistical Computing, 2021. Available at: <http://www.r-project.org/index.html> (accessed 4 November 2021).

- Rausher M. D. Evolutionary transitions in flower color. *International Journal of Plant Sciences*, 2008, vol. 169, iss. 1, pp. 7–21. <https://dx.doi.org/10.1086/523358>
- Richards A. J. *Primula*. Portland, Timber Press, 2003. 346 p.
- Rodriguez-Gironés M. A., Santamaría L. Why are so many bird flowers red? *PLOS Biology*, 2004, vol. 2, iss. 10, article number e350. <https://dx.doi.org/10.1371/journal.pbio.0020350>
- Schemske D. W., Bierzychudek P. Spatial differentiation for flower color in the desert annual *Linanthus parryae*: Was Wright right? *Evolution*, 2007, vol. 61, iss. 11, pp. 2528–2543. <https://dx.doi.org/10.1111/j.1558-5646.2007.00219.x>
- Shipunov A., Kosenko Y., Volkova P. Floral polymorphism in common primrose (*Primula vulgaris*, Primulaceae) of the Northeastern Black sea coast. *Plant Systematics and Evolution*, 2011, vol. 296, pp. 167–178. <https://dx.doi.org/10.1007/s00606-011-0484-5>
- Streisfeld M., Kohn J. R. Environment and pollinator-mediated selection on parapatric floral races of *Mimulus aurantiacus*. *Journal of Evolutionary Biology*, 2007, vol. 20, iss. 1, pp. 122–132. <https://dx.doi.org/10.1111/j.1420-9101.2006.01216.x>
- Thompson J. N. *The Geographic Mosaic of Coevolution*. Chicago, University of Chicago Press, 2005. 443 p.
- Torskangerpoll K., Nørbæk R., Nodland E., Øvstedal D. O., Andersen Ø. M. Anthocyanin content of *Tulipa* species and cultivars and its impact on tepal colours. *Biochemical Systematics and Ecology*, 2005, vol. 33, iss. 5, pp. 499–510. <https://dx.doi.org/10.1016/j.bse.2004.12.001>
- Van Eijk J. P., Nieuwhof M., van Keulenand H. A., Keijzer P. Flower colour analyses in tulip (*Tulipa* L.). The occurrence of carotenoids and flavonoids in tulip tepals. *Euphytica*, 1987, vol. 36, pp. 855–862. <https://dx.doi.org/10.1007/BF00051870>
- Veiga T., Guitiána J., Guitiána P., Guitiánb J., Munillaa I., Sobralc M. Flower colour variation in the montane plant *Gentiana lutea* L. (Gentianaceae) is unrelated to abiotic factors. *Plant Ecology and Diversity*, 2016, vol. 9, iss. 1, pp. 105–112. <https://dx.doi.org/10.1080/17550874.2015.1074626>
- Venables W. N., Ripley B. D. *Modern Applied Statistics with S*. New York, Springer, 2002. 510 p.
- Vignolini S., Moyroud E., Glover B. J., Steiner U. Analysing photonic structures in plants. *Journal of the Royal Society Interface*, 2013, vol. 10, iss. 87, article number 20130394. <https://dx.doi.org/10.1098/rsif.2013.0394>
- Volkova P. A., Schanzer I. A., Meschersky I. V. Colour polymorphism in common primrose (*Primula vulgaris* Huds.): Many colours-many species? *Plant Systematics and Evolution*, 2013, vol. 299, iss. 6, pp. 1075–1087. <https://dx.doi.org/10.1007/s00606-013-0780-3>
- Volkova P. A., Bog M., Zablocka B., Oberprieler C. Elevation does not matter? Genome screening using AFLP fails to reveal selection along elevational transects: A case study of Caucasian *Primula vulgaris* Huds. (Primulaceae). *Flora*, 2021, vol. 274, article number 151726. <https://dx.doi.org/10.1016/j.flora.2020.151726>
- Wang Y., Liang E., Sigdel S. R., Liu B., Camarero J. J. The coupling of treeline elevation and temperature is mediated by non-thermal factors on the Tibetan plateau. *Forests*, 2017, vol. 8, iss. 4, article number 109. <https://dx.doi.org/10.3390/f8040109>
- Wang Y., Chen L., Yang Q., Hu Z., Guo P., Xie Q., Chen G. New insight into the pigment composition and molecular mechanism of flower coloration in tulip (*Tulipa gesneriana* L.) cultivars with various petal colors. *Plant Science*, 2022, vol. 317, article number 111193. <https://dx.doi.org/10.1016/j.plantsci.2022.111193>
- Warrant E. J. Polarisation Vision: Beetles See Circularly Polarised Light. *Current Biology*, 2010, vol. 20, iss. 14, pp. 610–612. <https://dx.doi.org/10.1016/j.cub.2010.05.036>
- Warren J., Mackenzie S. Why are all colour combinations not equally represented as flower-colour polymorphisms? *New Phytologist*, 2001, vol. 151, iss. 1, pp. 237–241. <https://dx.doi.org/10.1046/j.1469-8137.2001.00159.x>

А. С. Кашин, Т. А. Крицкая, А. О. Кондратьева и др.

Yuan Y., Ma X., Shi Y., Tang D. Isolation and expression analysis of six putative structural genes involved in anthocyanin biosynthesis in *Tulipa fosteriana*. *Scientia Horticulturae*, 2013, vol. 153, pp. 93–102. <https://dx.doi.org/10.1016/j.scienta.2013.02.008>

Zhao D., Tao J. Recent advances on the development and regulation of flower color in ornamental plants. *Frontiers in Plant Science*, 2015, vol. 6, article number 261. <https://dx.doi.org/10.3389/fpls.2015.00261>

Zonneveld B. The systematic value of nuclear genome size for “all” species of *Tulipa* L. (Liliaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 2009, vol. 281, pp. 217–245. <https://dx.doi.org/10.1007/s00606-009-0203-7>