

**ДИНАМИКА ЖИЗНЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ
TULIPA GESNERIANA L. (LILIACEAE, LILIOPSIDA)
В НИЖНЕМ ПОВОЛЖЬЕ
И НА ПРИЛЕГАЮЩИХ ТЕРРИТОРИЯХ**

**А. С. Кашин, Н. А. Петрова, И. В. Шилова,
Т. А. Крицкая, Е. В. Угольникова**

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

Поступила в редакцию 18.10.16 г.

Динамика жизненности популяций *Tulipa gesneriana* L. (Liliaceae, Liliopsida) в Нижнем Поволжье и на прилегающих территориях. – Кашин А. С., Петрова Н. А., Шилова И. В., Крицкая Т. А., Угольникова Е. В. – В течение четырех полевых сезонов (2013 – 2016 гг.) проводился мониторинг жизненности 38 популяций *Tulipa gesneriana* в Нижнем Поволжье и на прилегающих территориях. Показана существенная и скоррелированная по определённым географическим трендам изменчивость этого параметра в пределах указанной территории. Выявлены два кластера популяций, отличающихся разнонаправленным ответом на внешние факторы. Сходный характер изменчивости получен и по результатам ординации исследованных ценопопуляций по средним значениям морфологических признаков методом главных координат. Из всех проанализированных возможных факторов, его определяющих, предпочтение отдано биогеографическому распределению генетической изменчивости вида в регионе. Установлено снижение жизненности особей в популяциях при интенсивном выпасе, а также при произрастании в период активной вегетации в условиях низких температур (среднесуточная t ниже 10°C).

Ключевые слова: *Tulipa gesneriana*, жизненность популяций, Нижнее Поволжье.

Vitality dynamics of *Tulipa gesneriana* L. (Liliaceae, Liliopsida) populations in the Lower Volga region and adjacent territories. – Kashin A. S., Petrova N. A., Shilova I. V., Kritskaya T. A., and Ugolnikova Ye. V. – The vitality of 38 *Tulipa gesneriana* populations in the Lower Volga region and adjacent territories was monitored during four agricultural seasons (2013 – 2016). A significant variability of this parameter, correlated with certain geographical trends, is shown within the territory surveyed. Two population clusters were revealed, differing by oppositely directed responses to external factors. A similar variability character was also obtained from ordination of the studied cenopopulations using the average values of morphological traits by means of the principal component analysis. Of all the possible analyzed factors determining the vitality variability, preference was given to the biogeographical distribution of the genetic variability of the species within the region. A decrease in the vitality of individuals in the populations was established under intensive grazing, as well when growing under low temperatures (the average daily temperature below 10°C) during the active vegetation period.

Key words: *Tulipa gesneriana*, population vitality, Lower Volga region.

DOI: 10.18500/1684-7318-2017-3-260-274

ВВЕДЕНИЕ

Tulipa gesneriana Linnaeus, 1758 (= *T. schrenkii* Regel) (Мордак, 1990), (= *T. suaveolens* Rott.) (Zonneveld, 2009; Everett, 2013) занесён в Красную книгу Российской Федерации как вид, сокращающийся в численности (Литвинская, 2008). Распространен в степях, полупустынях и пустынях в Восточной Европе, Западной Сибири, на Кавказе, в Средней и Малой Азии (Мордак, 1979; Перегрим и др., 2009; Everett, 2013). Встречается практически на всей территории Нижнего Поволжья (Сагалаев, 2006).

В Правобережье Саратовской области вид очень редок (указан для Красноармейского и Татищевского районов, окрестностей г. Саратова) (Еленевский и др., 2008). Сохранились единичные места произрастания в Вольском и Хвалынском районах (Серова, Березуцкий, 2008). В Левобережье более обычен и известен из целого ряда районов (Еленевский и др., 2008). Численность вида на территории области следует считать уменьшающейся. Судя по литературным данным (Янишевский, 1934) и сборам, хранящимся в гербариях Саратовского национального исследовательского государственного университета имени Н. Г. Чернышевского (SARAT и SARBG), ранее вид на территории региона был более обилен и встречался даже в черте г. Саратова.

Работы в области популяционной биологии данного вида крайне фрагментарны. Наиболее обстоятельные исследования состояния популяций (структуры сообществ с данным видом, площади, плотности и численности популяций, пространственной и возрастной структуры) проведены, вероятно, в Украине (Перегрим и др., 2009). В России некоторые исследования ведутся на территории Республики Калмыкия (Поканинов, Куйкунов, 2005; Джапова и др., 2010; Боктаева и др., 2013; Лыу и др., 2013 а, б, 2016), Оренбургской области (Алпатов, 2013; МаксUTOва, Калмыкова, 2013). Описание структуры сообществ с данным видом приводится для местообитаний в Ростовской области (Дёмина и др., 2012; Дёмина, 2015, 2016).

В Саратовской области активно изучается состояние отдельных популяций *T. gesneriana*, особенно входящих в состав ООПТ (Давиденко и др., 2013; Давиденко, Невский, 2013; Шаповалова, 2013; Беляченко А., Беляченко Ю., 2016; Беляченко и др., 2016; Давиденко, 2016). Однако многолетний мониторинг популяций данного вида не проводился. Только в ряде наших публикаций этот аспект исследования нашёл отражение (Кашин и др., 2016 а).

В данной статье анализируется динамика жизненности в популяциях *T. gesneriana* Нижнего Поволжья и прилегающих территорий. При этом под жизненностью особей или популяций понимается неодинаковость особей одного онтогенетического состояния (популяций одного вида), связанная с их жизнеспособностью (Злобин, 1989; Ишбирдин и др., 2005). Жизненность, или виталитет растений, часто ассоциируется с вегетативной массой и размером и является важнейшим адаптивным механизмом, работающим на популяционном уровне (Заугольнова и др., 1988; Злобин, 1989). Таким образом, виталитет – это морфоструктурное выражение жизненного состояния растений (Злобин и др., 2013).

Виталитетный анализ является сравнительным методом, поэтому чем больше локальных популяций участвует в анализе, тем точнее оценка. Одна из главных

задач при оценке жизнеспособности – это отбор признаков (организменных или популяционных), являющихся наиболее информативными и удобными для измерения. Причем интерес, особенно при маршрутных исследованиях, направлен на поиск их меньшего числа, вплоть до единственного признака (Блинова, 2008).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в 2013 – 2016 гг. в период массового цветения растений *T. gesneriana* L. в 38 популяциях, произрастающих в различных районах Саратовской, Волгоградской, Астраханской, Ростовской областей и Республики Калмыкия (Кашин и др., 2017).

Для характеристики жизнеспособности популяций использовали индекс виталитета ценопопуляций (IVC). Индекс виталитета популяции рассчитывали по формуле (Ишбирдин, Ишмуратова, 2004; Ишбирдин и др., 2005):

$$IVC = \frac{\sum_{i=1}^N \frac{X_i}{\bar{X}_i}}{N},$$

где X_i – значение i -го признака в ценопопуляции, \bar{X}_i – среднее значение i -го признака для всех ценопопуляций, N – число признаков.

Выбор признаков для виталитетного анализа проведен ранее с учетом корреляционных связей между ними (Кашин и др., 2017). На основании корреляционного анализа к числу ключевых признаков отнесены длина и ширина нижнего и среднего листьев, диаметр стебля в середине первого междоузлия, длина и ширина листочка околоцветника, высота и диаметр цветка, в меньшей степени высота растения и длина побега. Все эти признаки образуют внутри корреляционной плеяды три группы: 1) параметры листьев и междоузлия, 2) параметры цветка, 3) параметры вертикальной структуры растения.

Для оценки влияния внешних факторов на индекс виталитета популяций применен одномерный однофакторный дисперсионный анализ (One-way ANOVA), выполненный в программе Statistica 6.0 (Боровиков В., Боровиков И., 1998; Гланц, 1999).

Антропогенное влияние на указанные популяции *T. gesneriana* сводится в основном к неумеренному выпасу скота в весенний период или рекреационному воздействию. Поэтому степени антропогенной нагрузки в конкретном вегетационном сезоне присваивали условный балл: 0 – не наблюдается; 1 – слабый выпас (2 – 3-я ступень пастбищной дигрессии сообщества по Раменскому); 2 – умеренный выпас (встречаются растения с поврежденными частями и растоптанные бутоны) или умеренная рекреационная нагрузка; 3 – сильный выпас (4-я степень пастбищной дигрессии сообщества по Раменскому, генеративные растения единичны или отсутствуют) или сильная рекреационная нагрузка (часто посещаемое место отдыха) (Кашин и др., 2016 б).

Средние температуры для периодов вегетации *T. gesneriana* (с 1 апреля по 15 мая) и сумма осадков, выпавших в этот период, рассчитаны по данным, взятым из архива метеостанций на сайте www.rp5.ru. Использованы базы данных по метеостанциям, ближайшим к исследованным популяциям (табл. 1).

Таблица 1
Средняя температура и сумма выпавших осадков с 1 апреля по 15 мая в местах мониторинга популяций *T. gesneriana*

Метеостанция или точка расчета погоды	2013		2014		2015		2016		ЦП
	T, °C	Осадки, мм							
Алтай	13.3	29	7.7	46	10.6	60	12.1	39	Alg
Энгельс	–	–	10.3	–	10.3	–	–	–	Eng
Сарагов	12.8	–	10.2	–	10.0	–	11.6	–	Srt
Балаково	12.3	25	9.6	54	9.9	54	–	–	Blk-1
Балашов	12.0	27	10.1	43	9.9	51	11.3	74	Bls
Верхний Баскунчак	14.5	15	13.0	40	12.2	36	13.7	83	Bsk
Даниловка	12.4	24	10.8	39	10.5	128	11.8	150	Dnl
Дивное	14.5	27	13.2	47	11.9	47	14.1	34	Klm
Ершов	12.2	44	9.3	38	9.6	55	11.4	37	Drg-1
Камышин	13.1	34	10.5	45	10.7	94	12.0	55	Blc, Lnn
Котельниково	13.4	13	12.0	26	11.5	41	13.3	49	Ktl
Красный Кут	12.5	44	10.1	30	10.3	55	11.7	31	Fdr, Ptr
Малые Дербеты	13.8	11	12.6	182	12.0	31	13.5	46	Tng
Маркс	12.8	44	10.4	46	10.3	94	–	–	Svt
Новоузенск	12.8	27	10.4	32	10.5	61	–	–	Nvz
Озинки	12.3	30	9.4	60	9.7	57	11.3	72	Drg-2, Ozn
Паласовка	13.4	33	11.0	19	11.0	59	12.2	39	Pls
Перелоб	11.7	32	9.1	40	9.2	96	11.3	39	Pgv-1, Pgv-2, Ppl-1, Ppl-2
Пугачев	12.0	31	9.4	56	9.5	60	11.4	46	Ivn, Sln
Ремонтное	13.7	34	12.5	21	11.1	40	13.4	58	Rst-1, Rst-2
Рудня	12.8	55	10.6	–	10.5	120	11.7	49	Krm-V
Свободный	10.9	42	8.5	58	8.3	42	10.1	38	Vls
Сплавнуха	11.5	49	9.3	29	9.4	74	–	–	Krm, Rvn
Фролово	13.4	15	11.2	49	10.9	114	12.4	77	Mhl
Хвалынский	11.9	23	9.5	47	9.3	63	11.2	96	Hvl-1
Эльтон	14.1	40	12.1	19	11.9	35	13.1	57	Elt
Среднее значение	12.8±0.19	31.2±2.36	10.5±0.29	46.3±6.52	10.4±0.20	65.3±5.67	12.1±0.21	58.5±5.74	

Как следует из табл. 1, из всех лет наблюдений апрель – первая половина мая 2014 и 2015 гг. были наиболее холодными (средняя t 10.4 – 10.5°C). Самым жарким был этот период в 2013 г. (средняя t 12.8°C), менее жарким – в 2016 г. (средняя t 12.1°C). Минимальное количество осадков отмечено в 2013 г. (среднее по популяциям 30.8 мм). В 2014 г. этот показатель имеет среднее для лет наблюдения значение (48.5 мм), а в 2016 и 2015 гг. – максимальные, внутри группы достоверно не различающиеся значения (58.5 и 60.9 мм соответственно). Таким образом, самым засушливым был период апрель – первая половина мая в 2013 г. Засушливость погодных условий в этот период снижалась в ряду 2016 – 2014 – 2015 гг. (см. табл. 1).

По характеру генетической изменчивости популяции подразделяются на четыре генетические группы, одна из которых приурочена к сыртовым возвышенностям (крайний север исследованной территории). К ним с юга вплотную примыкают популяции третьей генетической группы. Южнее и западнее этой группы популяций располагаются популяции второй генетической группы, которые с запада и юго-востока оконтуриваются популяциями четвертой генетической группы. При этом популяции второй и четвертой генетических групп контрастно отличаются по характеру генетической изменчивости от популяций первой и третьей групп (Кашин и др., 2016 б).

Тип почв приводится по Эколого-ресурсному (1996) и Учебно-краеведческому (2013) атласам Саратовской области. Общее проективное покрытие и количество видов в сообществе определяли в ходе геоботанического описания на постоянной пробной площадке размером 100 м² (Кашин и др., 2016 в).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты ординации исследованных ценопопуляций *T. gesneriana* по средним значениям шести признаков, отобранных для виталитетного анализа, методом главных координат представлены на рис. 1. При анализе результатов исследования ценопопуляций в 2013 г. две главные координаты объясняют соответственно 69.25 и 17.57% вариаций в матрице данных (рис. 1, а).

При анализе результатов исследования ценопопуляций в 2014 г. две главные координаты объясняют соответственно 53.25 и 18.63% общего варьирования (рис. 1, б).

В 2015 г. анализ выявил две главные координаты, объясняющие 74.25% общей дисперсии (рис. 1, в). На долю первой координаты приходится 48.41%, на долю второй – 25.84%. В 2016 г. выявлено две главные координаты, объясняющие 82.02% общей дисперсии (рис. 1, г). При этом первая координата объясняет 55.01%, вторая – 27.01% дисперсии.

Результаты факторного анализа всех изученных ценопопуляций по четырем годам наблюдения показывают их достаточно четкое подразделение на две относительно устойчивые группы.

В 2013 г. выделяются две группы ценопопуляций: в левой части факторного пространства расположились ЦП из центральной части Левобережья – Pgv-1, Pgv-2, Fdg, Blk-1, Blk-2; в правой части факторного пространства расположились ЦП северной и центральной частей Правобережья – Vls, Srt. В крайнем верхнем углу

правой части факторного пространства находится ЦП Kgm, находящаяся на юге Правобережья Саратовской области. Она имеет наименьшее сходство с остальными, вероятно, в силу отличий по ценоотическим условиям существования (меловой рухляк, расположение в верхней части крутого склона) (см. рис. 1, а).

В 2014 г. в пространстве главных координат выделяются также две группы ценопопуляций. В левой части факторного пространства расположились ЦП Pgv-1, Pgv-2, Svt, Blk-1, Rvn и Blk-2, обнаруженные на севере и в центре Левобережья в пределах исследованной в данный год территории. В правой части факторного пространства расположились ЦП Ozn, Drg-1, Krm-V, Pls, Eng, Fdr, Nvz, Alg и Krm, Vls, находящиеся в пределах исследованной в данный год территории на юге Левобережья или в Правобережье. В левой части факторного пространства расположены также ЦП Srt и Prl, находящиеся под интенсивной антропогенной нагрузкой (см. рис. 1, б).

В 2015 г. в координатном пространстве выделяются также две группы ценопопуляций. В левой части факторного пространства расположились ЦП Prl-1, Srt, Rvn, Alg, Ozn, Tng, подверженные в этот год существенной антропогенной нагрузке, а также ЦП Pgv-1, Sln, Svt, Fdr, Drg-1, Ivn, Krm, Krm-V, Blk-1 – из северной и центральной частей Заволжья и юга Правобе-

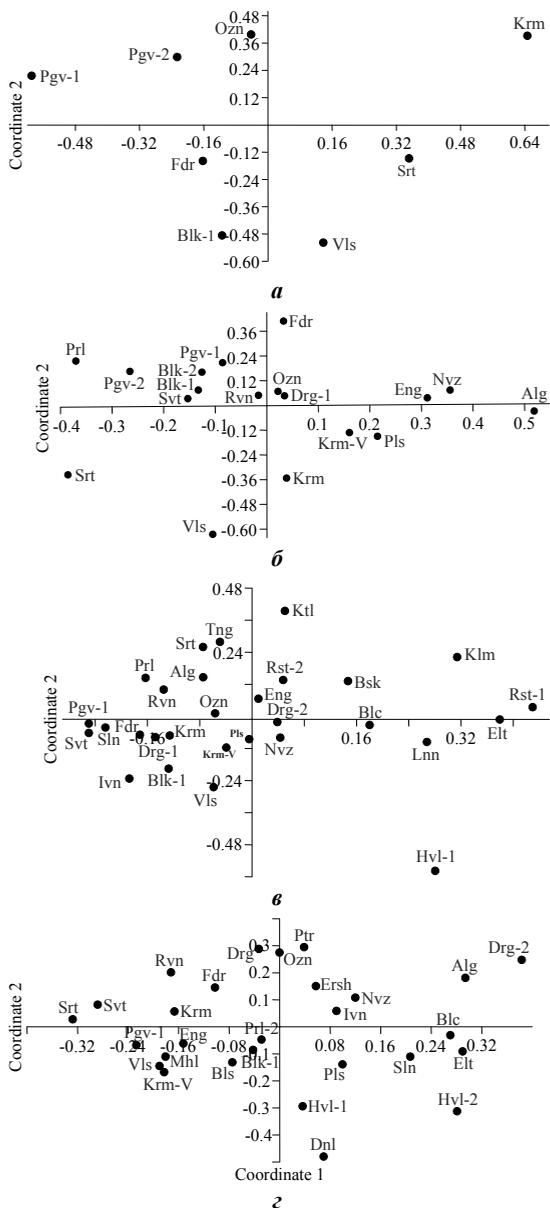


Рис. 1. Результаты ординации исследованных ценопопуляций *T. gesneriana* по средним значениям морфологических признаков методом главных координат: а – 2013 г., б – 2014 г., в – 2015 г., г – 2016 г. Условные обозначения см. табл. 1

режья. В правой части факторного пространства расположились ЦП Rst-1, Rst-2, Ktl, Eng, Bsk, Klm, Drg-2, Nvz, Blc, Lnn, Elt, Pls (см. рис. 1, в), т.е. ценопопуляции юга Левобережья, и западных регионов, примыкающих к Нижнему Поволжью. К первой группе также тяготеют ценопопуляции Pls и Vls, а ко второй – ЦП Hvl-1, находящиеся либо на границе территорий, охваченных первой и второй группой ценопопуляций, либо на севере Правобережья.

В 2016 г. в результате ординации ценопопуляций в пространстве двух главных координат выделяются также две группы. В левой части факторного пространства расположились ценопопуляции Srt, Svt, Rvn, Krm, Fdr, Pgv-1, Vls, Mhl, Eng, Krm-V, Bls, Blk-1, Drg, Prl-2, т.е. ценопопуляции южной части Правобережья Саратовской и Волгоградской областей, а также центральной части Саратовского Заволжья. В правой части факторного пространства расположились ЦП Ozn, Ersh, Ptr, Ivn, Nvz, Alg, Drg-2, Hvl-2, Sln, Elt, Blc, Pls, Hvl-1, Dnl, содержащие в своём составе ценопопуляции, произрастающие южнее или севернее ценопопуляций, входящих в первую группу (см. рис. 1, з).

Таким образом, методом факторного анализа морфологических параметров выделяются две достаточно устойчивые группы – одна включает ценопопуляции, произрастающие в центральной части Право- и Левобережья, вторая – ценопопуляции, произрастающие на юге Левобережья и на юге или севере Правобережья. При этом ценопопуляции, произрастающие на севере Левобережья, в годы с засушливыми погодными условиями (2016 г.) в координатном пространстве тяготеют к ценопопуляциям второй группы, а в годы с менее засушливыми погодными условиями – к ценопопуляциям первой группы.

Жизненность популяций. Индекс виталитета популяций (*IVC*) (см. табл. 2) рассчитан по шести признакам, отобранным по результатам корреляционного анализа (Кашин и др., 2017).

Таблица 2

Значение *IVC* изученных популяций *Tulipa gesneriana* в годы наблюдения

Район произрастания	ЦП	<i>IVC</i>			
		2013	2014	2015	2016
1	2	3	4	5	6
Саратовская область, Хвалынский район	Hvl-1	–	–	1.43	1.36
	Hvl-2	–	–	–	1.44
Саратовская область, Вольский район	Vls	1.02	1.05	1.07	1.10
Саратовская область, Балашовский район	Bls	–	–	–	1.05
Окрестности г. Саратова	Srt	0.92	0.82	0.60	0.89
Саратовская область, Красноармейский район	Krm	0.79	0.90	0.91	0.99
	Krm-V	–	1.03	0.95	1.09
Волгоградская область, Даниловский район	Dnl	–	–	–	1.40
Волгоградская область, Михайловский район	Mhl	–	–	–	1.05
Волгоградская область, Светлоярский район	Tng	–	–	0.78	–
Волгоградская область, Котельниковский район	Ktl	–	–	0.82	–
Ростовская область, Зимовниковский район	Rst-1	–	–	1.23	–
	Rst-2	–	–	0.96	–
Республика Калмыкия, Приютненский район	Klm	–	–	1.11	–
Саратовская область, Ивандеевский район	Ivn	–	–	0.95	1.19

Окончание табл. 2

1	2	3	4	5	6
Саратовская область, Ивантеевский район	Ivn	–	–	0.95	1.19
Саратовская область, Пугачевский район	Sln	–	–	0.99	1.32
Саратовская область, Перелобский район	Prl-1	–	0.70	0.74	*
	Prl-2	–	–	–	1.13
Саратовская область, Балаковский район	Blk-1	1.06	0.85	0.94	1.17
	Blk-2	–	0.84	*	*
Саратовская область, Пугачевский район	Pgv-1	1.04	0.85	0.82	1.02
	Pgv-2	0.96	0.75	*	*
Саратовская область, Ершовский район	Ersh	–	–	–	1.07
Саратовская область, Советский район	Svt	–	0.85	0.81	0.90
Саратовская область, Энгельский район	Eng	–	1.00	0.92	1.11
Саратовская область, Озинский район	Ozn	0.95	0.90	0.86	0.91
Саратовская область, Фёдоровский район	Fdr	1.01	0.86	0.84	0.96
Саратовская область, Дергачевский район	Drg-1	–	0.94	0.86	0.91
	Drg-2	–	–	0.96	1.22
Саратовская область, Новоузенский район	Nvz	–	1.04	0.99	1.10
Саратовская область, Ровенский район	Rvn	–	0.86	0.79	0.93
Саратовская область, Питерский район	Ptr	–	–	–	1.00
Волгоградская область, Палласовский район	Pls	–	1.03	0.96	1.29
Саратовская область, Александровогайский район	Alg	–	1.05	0.82	1.18
Волгоградская область, Быковский район	Blc	–	–	1.05	1.29
Волгоградская область, Палласовский район	Elt	–	–	1.16	1.31
Волгоградская область, Ленинский район	Lnn	–	–	1.16	*
Астраханская область, Ахтубинский район	Bsk	–	–	1.00	–

Примечание: – в популяции не было достаточного количества генеративных растений из-за внешних, в основном антропогенных, причин (менее 30 шт.), прочерк означает отсутствие данных. Полужирным шрифтом выделены ценопопуляции, подвергающиеся интенсивному выпасу.

В большей части исследованных ценопопуляций, наблюдения в которых осуществлялись на протяжении четырех лет, максимальная жизненность отмечена в 2014 и, особенно, в 2015 г. Исключением являются только ценопопуляции Kgm и Vls, жизненность которых в 2013 г. была ниже, чем в остальные годы наблюдения (см. табл. 2). В целом при анализе жизненности всех ценопопуляций, независимо от числа лет их исследования, самым низким уровнем жизненности характеризовался 2015 г. Исключением были лишь 4 ценопопуляции, в которых в 2015 г. жизненность была ниже, чем в 2016 г. (Vls, Pgv-1, Blk-1 и Prl-1). Правда, три из них (Pgv-1, Blk-1 и Prl-1) находились в период цветения тюльпанов под интенсивной пастбищной нагрузкой и явно страдали, прежде всего от этого. В 2016 г. во всех исследованных ценопопуляциях, за исключением Hvl-1, имел место максимальный уровень жизненности. Этот год был наиболее благоприятным для роста и развития растений *T. gesneriana*.

Таким образом, в годы наблюдения в целом в большинстве ценопопуляций вида имела место тенденция последовательного снижения виталитета от 2013 до 2015 г. и значительного улучшения состояния растений в них в 2016 г. Так как 2013 и 2016 гг. характеризовались более высокой средней температурой (> 12°C) в период активной вегетации растений вида, напрашивается вывод о том, что такие

температуры оказываются более благоприятными для развития растений *T. gesneriana*. Установлена значимая положительная корреляция между значением *IVC* и средней температурой в период активной вегетации растений вида. Коэффициент корреляции Спирмана составил 0.43 (при $p = 0.001$). Зависимости *IVC* от количества выпавших осадков не установлено (табл. 3).

Таблица 3

Влияние основных факторов на жизненность популяций (*IVC*) по результатам однофакторного дисперсионного анализа

Факторы	df	$F_{\text{факт}}$	p
Характер генетического полиморфизма	3, 49	3.580	0.02
Тип почв	5, 77	2.114	0.07
Средняя температура в период вегетации	2, 73	5.817	0.005
Сумма осадков в период вегетации	3, 65	0.929	0.43
Антропогенная нагрузка в баллах	3, 75	9.889	0.00001
Общее проективное покрытие сообщества	3, 78	1.002	0.40
Количество видов в сообществе	2, 79	0.481	0.62

Примечание. Жирным шрифтом выделены результаты с $p < 0.05$.

Динамика жизненности в популяциях *T. gesneriana*. Известно, что виталитет (жизненность) особи есть результат реализации жизнеспособности растения в определённых условиях окружающей среды. При этом под жизнеспособностью понимают наличие у особей изначальных и необратимых свойств, соответствующих исходному генетически обусловленному уровню жизненного потенциала растения (Жиляев, 2001, 2005). Очевидно, индекс виталитета популяций следует считать не только отражением общего размера средней особи в популяции (Злобин, 2009), но и относительной характеристикой своеобразия генетической конституции особей в ней.

В этой связи обращают на себя внимание определённые тренды изменчивости индекса виталитета в ценопопуляциях *T. gesneriana* Саратовской области и прилегающей территории, в целом сходные с теми, что выявлены по результатам факторного анализа по средним значениям исследованных морфологических параметров.

Ранее мы уже приводили результаты анализа показателей жизненности ценопопуляций *IVC* Саратовской области по двум годам наблюдений (2013 и 2014 гг.) (Кашин и др., 2016 в), в соответствии с которыми независимо от погодных условий конкретного года изученные ценопопуляции образуют две группы со сходными внутри групп средним габитусом растений и показателями виталитета: одна группа включает ценопопуляции крайнего юга Левобережья и ценопопуляции юга и севера Правобережья, другая – ценопопуляции, произрастающие в центральном и северных районах Левобережья.

Наблюдения, проведённые в течение четырех лет с последовательным расширением числа ценопопуляций и районов исследования в целом подтверждают эту закономерность. В анализе при этом используется индекс виталитета, рассчитанный по шести признакам, отобраным по результатам корреляционного анализа.

ДИНАМИКА ЖИЗНЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ *TULIPA GESNERIANA*

При пересчёте *IVC* по этим 6 признакам закономерность изменчивости данного параметра в ценопопуляциях в 2013 и 2014 гг. осталась фактически той же, что приводилась ранее (Кашин и др., 2016 в).

Так, в 2013 г. *IVC* выше 1 отмечен в ценопопуляциях Blk-1, Pgv-1, Fdr и Vls, ниже 1 – в ценопопуляциях Kfm, Ozn, Srt (см. табл. 1, рис 2, а), т.е. высоким *IVC* характеризовались ценопопуляции севера Правобережья, северо-востока и центральной части Левобережья, а низким – ценопопуляции центра и юга Правобережья и востока Левобережья Саратовской области. Некоторое исключение составила только ценопопуляция Pgv-2, *IVC* в которой оказался в этот год чуть ниже 1. Но, во-первых, и в этом случае показатель *IVC* максимален среди популяций второй из указанных групп, а, во-вторых, эта ценопопуляция находилась в год наблюдения под сильной пастбищной нагрузкой, которая, безусловно, снизила показатель *IVC*.

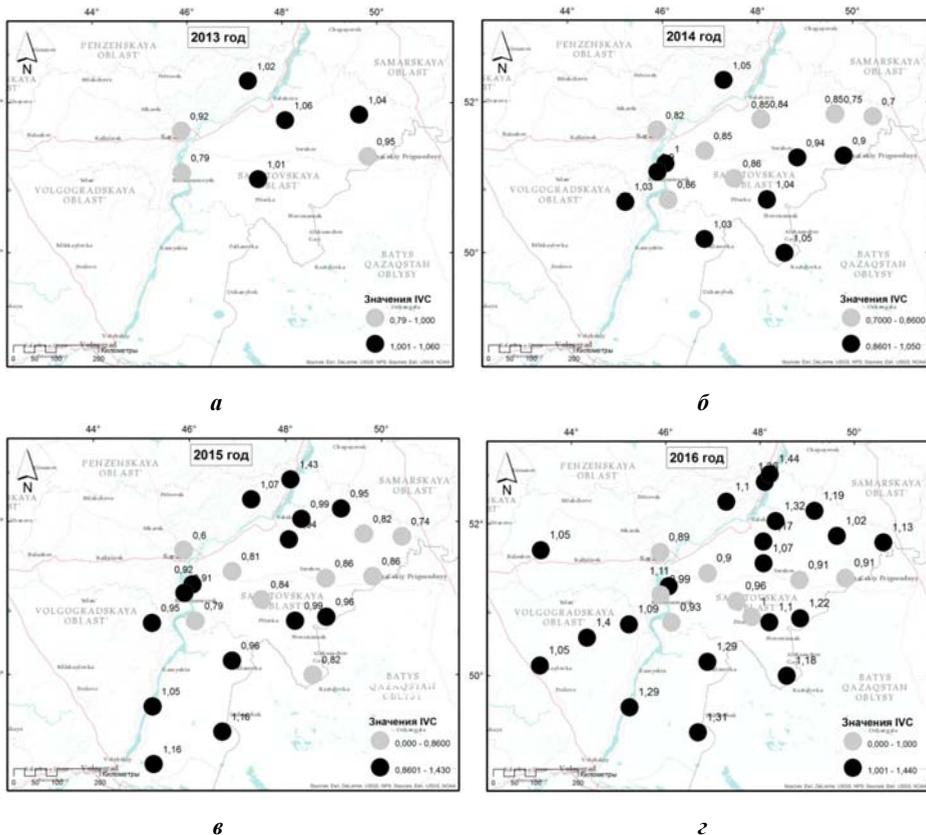


Рис. 2. Жизненность популяций *Tulipa gesneriana* в годы наблюдений: а – 2013 г., б – 2014 г., в – 2015 г., з – 2016 г.

В 2014 г. наблюдалась в целом противоположная картина географического распределения ценопопуляций с различными индексами *IVC*. А именно *IVC* ниже 1 был характерен для ценопопуляций, образующих географический тренд с северо-востока Левобережья на юго-запад и центральную часть Правобережья. *IVC* выше 1 отмечен в этот год в ценопопуляциях севера и юга Правобережья и юга Левобережья (см. табл. 1, рис. 2, б). По сравнению с 2013 г. в тех ценопопуляциях, которые исследовались в течение двух лет, наблюдалось снижение *IVC* в ЦП первого из указанных трендов и повышение – в ценопопуляциях второго тренда.

В 2015 г. минимальный уровень индекса *IVC* (ниже 0.86) отмечен в границах географического тренда, почти точно повторяющего границы тренда 2014 г., характеризующегося уровнем *IVC* ниже 1 (см. табл. 1, рис. 2, в), в то время как почти все (кроме Alg, находящейся в этот год под интенсивной пастбищной нагрузкой) ценопопуляции, расположенные севернее, западнее и южнее этого тренда, характеризовались *IVC* выше 0.86.

В 2016 г. в целом наиболее оптимальном для развития растения *T. gesneriana* в отношении температур и количества осадков, минимальные уровни *IVC* (в основном ниже или около 1.0) также были отмечены в ценопопуляциях первого из указанных географических трендов, в то время как все северные западные и южные ценопопуляции, включая и исследованные в Волгоградской области характеризовались *IVC* более 1.1 (см. рис. 2, г).

Таким образом, по результатам всех четырёх лет наблюдения в отношении жизнеспособности ценопопуляций *T. gesneriana* Саратовской области и прилегающей территории имеет место распределение их по двум географическим трендам, один из которых охватывает центральную часть, простираясь от восточных границ в Левобережье до Приволжской возвышенности в Правобережье, а другой – южную и северную его часть. При этом в зависимости от погодных условий лет наблюдения границы первого тренда несколько варьируют, но в целом остаются достаточно устойчивыми.

Согласованная изменчивость данных параметров в пределах двух выделяющихся географических трендов, указывает на существование какого-то фактора генетического или природно-климатического порядка, определённым образом сказывающегося на общем габитусе растений вида внутри каждой из указанных групп ценопопуляций.

Для выявления возможных причин, обуславливающих колебания жизнеспособности в популяциях, провели дисперсионный анализ. В качестве зависимой переменной был взят индекс виталитета популяции (*IVC*), а в качестве факторов – характер распределения в регионе почв, средняя температура и количество осадков в период вегетации, антропогенная нагрузка, характер генетической изменчивости, структура и состав растительного сообщества (общее проективное покрытие и количество видов).

Как следует из табл. 3 и рис. 3, на показатель *IVC* оказывают влияние такие факторы, как антропогенная нагрузка (прежде всего, выпас интенсивностью 2 – 3 балла), температура в период вегетации и характер генетического полиморфиз-

ДИНАМИКА ЖИЗНЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ *TULIPA GESNERIANA*

ма, в то время как влияние типа почв, количества выпавших осадков в период активной вегетации и структуры фитоценоза на этот показатель недостоверно.

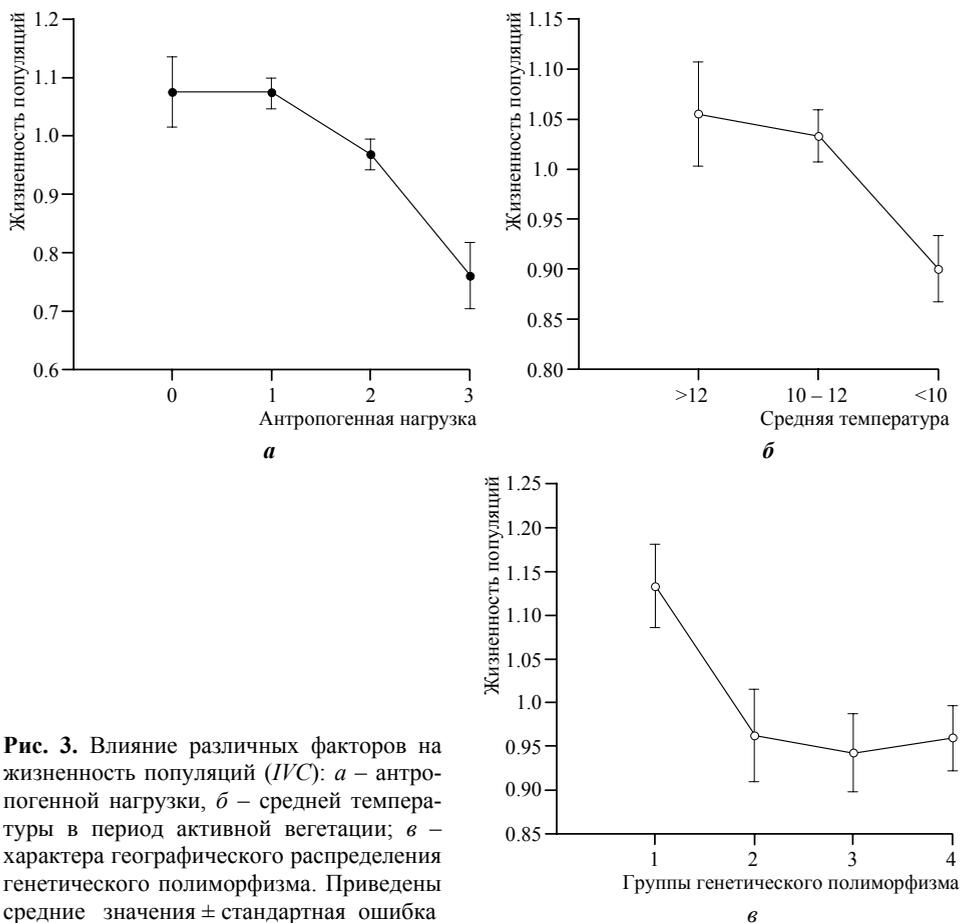


Рис. 3. Влияние различных факторов на жизненность популяций (*IVC*): *а* – антропогенной нагрузки, *б* – средней температуры в период активной вегетации; *в* – характера географического распределения генетического полиморфизма. Приведены средние значения \pm стандартная ошибка

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Известно, что температуры в регионе увеличиваются по градиенту в направлении с северо-запада на юго-восток, а количество выпадающих осадков – в обратном направлении (Пряхина и др., 2006). Выявленный характер распределения ценопопуляций *T. gesneriana* по Саратовской области и прилегающей территории в отношении жизненности и характера морфологической изменчивости не соответствует этому градиенту. Он указывает на то, что более засушливые условия в период активной вегетации растений вида (апрель и первая половина мая) могут лишь усугублять проявление наблюдавшейся закономерности (распределение ценопопуляций по двум группам), но не определять её. Антропогенная нагрузка ин-

тенсивностью в 2 – 3 балла, безусловно, сказывается на жизнениости популяций, но в целом не определяет наблюдающуюся закономерность изменчивости показателя виталитета, так как этот фактор воздействует в каждом из выявленных географических кластеров только на отдельные популяции, снижая жизнениость лишь в них. В то же время совпадение характера географического распределения генетического полиморфизма (Кашин и др., 2016 б) и жизнениости популяций указывает на то, что именно своеобразиие генофондов популяций оказывается ведущим фактором, приводящим к своеобразию географического их распределения по виталитету и характеру морфологической изменчивости.

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алпатов И. С. Фенологическое наблюдение тюльпана Шренка в междуречье Оренбургской области // Наука вчера, сегодня, завтра : материалы VII междунар. науч.-практ. конф. Новосибирск : Изд-во «СибАК», 2013. С. 25 – 29.

Беляченко Ю. А., Беляченко А. А. К вопросу о проблеме разработки классификации типов окраски цветка в полиморфных ценопопуляциях тюльпана Геснера на территории урочища «Иваново поле» // Науч. тр. Национального парка «Хвалынский». Саратов ; Хвалынский : «Амирит», 2016. Вып. 8. С. 50 – 55.

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 : материалы VI междунар. науч.-практ. конф. Пенза : Изд-во Пенз. гос. технол. ун-та, 2016. С. 81 – 85.

Блинова И. В. Что понимать под жизнениостью видов у орхидных и приживется ли в России термин «Фитнесс» [Fitness]? // Вестн. Твер. гос. ун-та. Сер. Биология и экология. 2008. Вып. 8. С. 100 – 104.

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.

Боровиков В. П., Боровиков И. П. STATISTICA – статистический анализ и обработка данных в среде Windows. М. : Информ.-изд. дом «Филинь», 1998. 608 с.

Гланц С. Медико-биологическая статистика. М. : Практика, 1999. 459 с.

Давиденко О. Н. Характеристика ценопопуляций некоторых охраняемых видов растений Саратовской области // Новая наука : стратегии и векторы развития. 2016. № 1 – 3 (58). С. 4 – 6.

Давиденко О. Н., Невский С. А. Материалы к третьему изданию Красной книги Саратовской области // Изв. Саратов. гос. ун-та. Нов. сер. Сер. Химия. Биология. Экология. 2013. Т. 13, №. 2. С. 40 – 49.

Давиденко О. Н., Серова Л. А., Беляченко А. А. Биоценотический потенциал растительности памятника природы «Урочище «Иваново поле» // Вестн. Саратов. гос. техн. ун-та. 2013. Т. 4, № 1 (73). С. 244 – 248.

Демина О. Н. Классификация растительности степей бассейна Дона. Ростов н/Д : Изд-во Юж. фед. ун-та, 2015. 212 с.

Демина О. Н. Сказочный цветок из «Тысячи и одной ночи», или остров тюльпанов. Ростов н/Д : Медиа-Полис, 2016. 60 с.

Демина О. Н., Роголь Л. Л., Дмитриев П. А. Синтаксономия степной растительности Государственного природного биосферного заповедника «Ростовский» // Тр. Гос. природного биосферного заповедника «Ростовский». Вып. 5. Биоразнообразие долины Западного Маныча. Ростов н/Д : Изд-во СКНЦ ВШ ЮФУ, 2012. С. 44 – 79.

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 заочной междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 40-летию Калм. гос. ун-та. Сер. Флора. Фауна. Экология. Элиста : Калм. гос. ун-та, 2010. С. 26 – 29.

Еленевский А. Г., Буланый Ю. И., Радыгина В. И. Конспект флоры Саратовской области. Саратов : ИЦ «Наука», 2008. 232 с.

Жиляев Г. Г. Жизнеспособность популяций травянистых многолетников : дис. ... д-ра биол. наук. Львов, 2001. 611 с.

Жиляев Г. Г. Жизнеспособность популяций растений / Ин-т экологии Карпат НАН Украины. Львов, 2005. 304 с.

Заугольнова Л. Б., Жукова Л. А., Комаров А. С., Смирнова О. В. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М. : Наука, 1988. 184 с.

Злобин Ю. А. Теория и практика оценки виталитетного состава ценопопуляции растений // Бот. журн. 1989. Т. 74, № 6. С. 769 – 780.

Злобин Ю. А. Популяционная экология растений : современное состояние, точки роста. Сумы : Унив. кн., 2009. 263 с.

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

Иибирдин А. Р., Иимуратова М. М. Адаптивный морфогенез и экологические стратегии выживания травянистых растений // Методы популяционной биологии : материалы докл. VII Всерос. популяционного семинара. Сыктывкар : Коми науч. центр Урал. отд-ния РАН, 2004. Ч. 2. С. 113 – 120.

Иибирдин А. Р., Иимуратова М. М., Жирнова Т. В. Стратегии жизни ценопопуляции *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. на территории Башкирского гос. заповедника // Вестн. Нижегород. ун-та им. Н. И. Лобачевского. Сер. Биология. 2005. Вып. 1 (9). С. 85 – 98.

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 Саратов. ун-та, 2016 а. 100 с.

Кашин А. С., Крицкая Т. А., Шанцер И. А. Генетический полиморфизм *Tulipa gesneriana* L. по данным ISSR маркирования // Генетика. 2016 б. Т. 52, № 10. С. 1134 – 1145.

Кашин А. С., Петрова Н. А., Шилова И. В. Состояние ценопопуляций и морфологическая изменчивость *Tulipa gesneriana* L. на севере Нижнего Поволжья // Бот. журн. 2016 в. Т. 101, № 12. С. 1430 – 1465.

Кашин А. С., Шилова И. В., Петрова Н. А. Особенности экологической стратегии *Tulipa gesneriana* L. (Liliaceae, Liliopsida) // Поволж. экол. журн. 2016 г. № 2. С. 209 – 221.

Кашин А. С., Петрова Н. А., Шилова И. В. Структура морфологической изменчивости и виталитета в популяциях *Tulipa gesneriana* L. Нижнего Поволжья и прилегающих территорий // Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. Сер. Химия. Биология. Экология. 2017. Т. 17, вып. 1. С. 103 – 110.

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., Бадаев Р. В., Лиджиева Н. Ц. Полиморфизм ценопопуляции тюльпана Геснера по окраске околоцветника и изменчивость количественных признаков // В мире научных открытий. 2013 а. № 11 – 2 (47). С. 51 – 64.

Льву Т. Н., Бадаев Р. В., Обгенова Д. А., Лиджиева Н. Ц. Изменчивость признаков растений *Tulipa gesneriana* в ценопопуляции, полиморфной по окраске цветков // Вестн. Калм. ун-та. 2013 б. № 1 (17). С. 39 – 43.

Льву Т. Н., Очирова А. С., Лиджиева Н. Ц. Изменчивость морфологических признаков растений и виталитетная структура ценопопуляций видов рода *Tulipa* (Liliaceae) в заповеднике «Черные земли» // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2016. Т. 18, № 5 – 2. С. 314 – 319.

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

Мордак Е. В. Род 15. Тюльпан – *Tulipa* L. // Флора европейской части СССР. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1979. Т. IV. С. 232 – 236.

Мордак Е. В. Что такое *Tulipaschrenkii* Regel и *T. heteropetala* Ledeb. (Liliaceae)? // Новости систематики высших растений. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1990. Т. 27. С. 27 – 32.

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. природного биосферного заповедника «Черные земли». Элиста, 2005. С. 46 – 50.

Пряхина С. И., Фридман Ю. Н., Васильева М. Ю. Мониторинг климата Саратовской области // Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. Сер. Науки о Земле. 2006. Т. 6, вып. 1. С. 15 – 18.

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

Серова Л. А., Березуцкий М. А. Растения национального парка «Хвалынский» (Конспект флоры). Саратов : Научная книга, 2008. 194 с.

Учебно-краеведческий атлас Саратовской области / гл. ред. А. Н. Чумаченко. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 2013. 144 с.

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

Эколого-ресурсный атлас Саратовской области. Саратов : Военно-картографическая фабрика, 1996. С. 13 – 14.

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 / Royal Botanic Gardens. Kew : Kew Publ., 2013. 416 p.

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.