

УДК 582.572.8(470-13)

**ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ СТРАТЕГИИ
TULIPA GESNERIANA L. (LILIACEAE, LILIOPSIDA)**

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

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

Поступила в редакцию 17.10.15 г.

Особенности экологической стратегии *Tulipa gesneriana* L. (Liliaceae, Liliopsida). – Кашин А. С., Петрова Н. А., Шилова И. В. – Жизненность 31 природной популяции *Tulipa gesneriana* основана на данных полевых исследований, проведённых в 2013 – 2015 гг. в различных районах европейской части России. По результатам анализа 14 морфологических признаков *T. gesneriana* выявлены основные факторы, оказывающие влияние на жизненность их популяций. Наиболее существенным фактором оказался выпас скота. Влияние других негативных факторов значительно ниже. В целом для исследованного вида характерна смешанная стресс-толерантно-рудеральная эколого-ценотическая стратегия. Так, при нарастании уровня стресса происходит уменьшение размеров всех надземных органов растения, что сопровождается увеличением разброса по высоте и диаметру растений. Однако большинство параметров, напротив, имеет слабое снижение вариабельности при стрессе. Указанные особенности свидетельствуют о сравнительно широкой экологической амплитуде исследованного вида.

Ключевые слова: *Tulipa gesneriana*, жизненность популяций, эколого-ценотическая стратегия.

Some features of the environmental strategy of *Tulipa gesneriana* L. (Liliaceae, Liliopsida). – Kashin A. S., Petrova N. A., and Shilova I. V. – The vitality of 31 natural populations of *Tulipa gesneriana* is based on our field surveys conducted in several parts of European Russia in 2013 – 2015. Basic factors affecting the population vitality were revealed by analysis of 14 morphological parameters of *T. gesneriana*. Cattle grazing have turned out to be the most essential factor. The effect of other negative factors is much lower. Overall, the mixed stress-tolerant and ruderal ecologically-ecenotic strategy is characteristic of the species studied. E.g., an increase in the stress level results in size reduction of the aboveground plant organs accompanied by considerable variations in the height and diameter of plants. However, most parameters, on the contrary, have a weak reduction of their variability under stress. The indicated features give evidence of relatively wide ecological amplitude of the examined species.

Key words: *Tulipa gesneriana*, vitality of population, ecologically-ecenotic strategy.

DOI: 10.18500/1684-7318-2016-2-209-221

ВВЕДЕНИЕ

В последнее время большое внимание уделяется исследованию проявления растениями различных стратегий жизни в условиях стресса (Злобин, 1989; Ишбирдин, Ишмуратова, 2004; Ишбирдин и др., 2005). Под стратегией при этом понимается совокупность приспособлений, обеспечивающих растению возможность обитать

совместно с другими организмами и занимать определённое место в соответствующей экосистеме (Работнов, 1975). Наиболее известными и часто применяемыми являются типы эколого-ценотических стратегий Раменского – Грайма (Раменский, 1971; Grime, 1977). При этом для каждого типа стратегий характерен свой комплекс адаптивных признаков. Оценка стратегий может быть дана при анализе реакций растений на эколого-ценотическое воздействие в ценопопуляциях, как правило, по характеру изменения популяционно-онтогенетических реакций на экоклин.

Чрезвычайно актуальны такие исследования в отношении редких и исчезающих видов флоры при мониторинге современного состояния популяций этих видов и изучении возможных причин сокращения их численности. В связи с подготовкой очередного третьего издания Красной книги Саратовской области современное состояние популяций охраняемых видов на территории региона представляет особый интерес.

Объектом нашего исследования является *Tulipa gesneriana* L. (= *T. schrenkii* Regel) (Мордак, 1990). Вид включен в Красную книгу РФ (Литвинская, 2008). Распространен в степях, полупустынях и пустынях (Введенский, 1935) 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). Предпочитает дерновинно-злаковые и полынно-дерновинно-злаковые сообщества, степные, каменистые, щебнистые склоны балок, степные солонцы. Цветение приходится на конец апреля – начало мая. Опыляется насекомыми, цветки гелиофильные. Размножение происходит только семенами. В первые годы жизни развивается медленно. Продолжительность жизни одного растения составляет 30 – 40 лет (Литвинская, 2008). Согласно экологическим шкалам Раменского (Горбунов и др., 2010), растет на территориях с типом увлажнения от пустынного до сухостепного (У: 9-31). Однако как эфемероид по отношению к влаге является мезофитом.

К лимитирующим распространение данного вида факторам, кроме распашки целинных степей, относят выпас скота и сбор населением (Худякова, Давиденко, 2006).

Целью работы было выявление характера ответной реакции популяций *T. gesneriana* на негативные факторы и типа эколого-ценотической стратегии данного вида.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Жизненность популяций *T. gesneriana* изучали в течение трёх лет (2013 – 2015 гг.). Исследована 31 ценопопуляция этого вида из различных районов произрастания в европейской части России – Саратовской, Волгоградской, Ростовской, Астраханской областей и Республики Калмыкия (табл. 1, рис. 1). На этой весьма обширной территории обнаружены ценопопуляции, подверженные разной степени антропогенной нагрузки, – прежде всего, с разной степенью пастбищной дегрессии. Территория исследования расположена в пределах степной зоны в следующих типах степей: луговые, богато-разнотравно-ковыльные, разнотравно-ковыльные, типчаково-ковыльные, пустынные. Охватывает заволжско-казахстанскую, восточно-европейскую и понтическую степные провинции (Растительность..., 1980).

Таблица 1

Характеристика ценопопуляций *Tulipa gesneriana* L.

Типы степей	ЦП	Местоположение	Наблюдаемые негативные факторы	Год	IVC	Оценка выпаса, баллы
1	2	3	4	5	6	7
Восточно-европейская степная провинция						
Луговые	Hvl	Саратовская обл., окрестности г. Хвалынска	–	2015	1.43	1
	Vls	Саратовская обл., Вольский р-н, окрестности с. Н. Чернавка	–	2013	1.03	0
			–	2014	1.00	0
			–	2015	1.10	1
Разнотравно-ковыльные	Srt	Саратовская обл., окрестности г. Саратова	Рекреационный пресс	2015	0.75	3
	Krm-V	Саратовская обл., Красноармейский р-н, окрестности с. Гвардейское	–	2014	1.10	0
			–	2015	1.03	0
	Krm	Саратовская обл., Красноармейский р-н, окрестности с. Ахмат	–	2013	0.81	0
			–	2014	0.87	0
			–	2015	0.89	0
Заволжско-казахстанская степная провинция						
Богатразнотравно-ковыльные	Sln	Саратовская обл., Пугачевский р-н, окрестности с. Солянка	–	2015	1.01	2
	Ivn	Саратовская обл., Ивантеевский р-н, окрестности пос. Ивантеевка	–	2015	1.01	1
Разнотравно-ковыльные	Pgv-1	Саратовская обл., Пугачевский р-н, окрестности с. Максютово, памятник природы	Слабый выпас	2013	1.13	1
				2014	0.97	1
				2015	0.99	1
	Pgv-2	Там же	Сильный выпас	2013	1.04	2
				2014	0.81	3
	Blk-1	Саратовская обл., Балаковский р-н, окрестности с. Б. Кушум	Сенокосение	2013	1.22	1
				2014	0.88	2
				2015	1.03	1
	Blk-2	Саратовская обл., Балаковский р-н, окрестности с. Б. Кушум	–	2014	0.93	2
	Prl	Саратовская обл., Перелюбский р-н, окрестности с. Бригадировка	Сильный выпас	2014	0.78	3
2015				0.81	3	
Типчакowo-ковыльные	Svt	Саратовская обл., Советский р-н, окрестности пос. Степное	–	2014	0.92	1
				2015	0.86	1
	Ozn	Саратовская обл., Озинский р-н, окрестности с. Непряхино	Умеренный выпас	2013	0.98	2
				2014	0.95	2
2015	0.95	2				
Типчакowo-ковыльные	Fdr	Саратовская обл., Федоровский р-н, окрестности с. Долина, памятник природы «Иваново поле»	Рекреационный пресс в период массового цветения	2013	1.08	2
				2014	1.01	2
				2015	0.95	2
	Eng	Саратовская обл., Энгельский р-н, окрестности с. Красноармейское	–	2014	1.09	0
				2015	0.94	0
	Drg	Саратовская обл., Дергачевский р-н, окрестности пос. Дергачи	Слабый выпас	2014	1.03	2
	Drg-2	Саратовская обл., Дергачевский р-н, окрестности д. Новозизеевка	Весенний пожар	2015	1.03	1
Пустынные	Lnn	Волгоградская обл., пос. Ленинск	Старая залежь	2015	1.13	1
	Blc	Волгоградская обл., Быковский р-н, окрестности пос. В. Балыклей	–	2015	1.08	2
	Elt	Волгоградская обл., Палласовский р-н, оз. Эльтон	–	2015	1.23	1

Окончание табл. 1

1	2	3	4	5	6	7
Пустынные	Rvp	Саратовская обл., Ровенский р-н, окрестности пос. Лиманный	Сильный выпас	2014	0.91	2
				2015	0.84	3
	Pls	Волгоградская обл., Палласовский р-н, окрестности с. Коршуновка	Расположена близ железной дороги	2014	1.10	0
				2015	1.03	0
	Alg	Саратовская обл., Александровогайский р-н, окрестности хут. Тюлюнев	-	2014	1.11	2
			Умеренный выпас	2015	0.89	2
Nvz	Саратовская обл., Новоузенский р-н, окрестности с. Олоновка	Рекреационный пресс	2014	1.19	1	
			2015	1.08	1	
Bsk	Астраханская обл., Ахтубинский р-н, оз. Баскунчак,	Умеренный выпас	2015	1.00	2	
Понтическая степная провинция						
Типчакowo-ковильные	Tng	Волгоградская обл., Светлоярский р-н, окрестности ст. Тингута	Слабый выпас	2015	0.80	2
	Ktl	Волгоградская обл., Котельниковский р-н, окрестности хут. Весёлый	Старая залежь, умеренный выпас	2015	0.84	2
	Rst-1	Ростовская обл., Зимовниковский р-н, окрестности пос. Глубокий	Старая залежь	2015	1.23	1
	Rst-2	Ростовская обл., Зимовниковский р-н, окрестности хут. Котов	-	2015	0.98	1
Пустынные	Klm	Республика Калмыкия, Приютненский р-н, окрестности пос. Приютное	Слабый выпас	2015	1.12	1
ISP					1.9	

Примечание. 0 – выпас отсутствует, 1 – слабый выпас; 2 – умеренный выпас; 3 – сильный выпас.

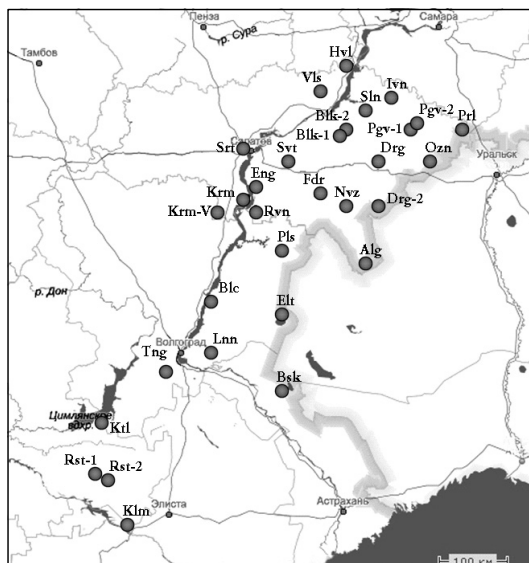


Рис. 1. Расположение исследованных ценопопуляций *Tulipa gesneriana*. Усл. обозначения см. табл. 1

Климатические условия на территории исследования отличаются среднегодовым количеством осадков и ходом температур. Характерно, в частности, в Саратовской области, нарастание аридности климата с северо-запада на юго-восток (Пряхина и др., 2006). Сумма осадков с 1 июня года, предшествующего цветению, по 31 мая года, в котором проводили измерения, представлена на рис. 2. По всей территории сезон, предшествующий цветению *T. gesneriana*, в 2014 г. был более влажным (в среднем в 1.5 раза), чем соответствующие сезоны 2013 и 2015 гг. Средние температуры в период роста и цветения *T. gesneriana* (апрель – май) изменялись не аналогично количеству осадков: в

ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ СТРАТЕГИИ *TULIPA GESNERIANA*

2013 г. они были в среднем на 2°С выше, чем в 2014 и 2015 г. В свою очередь, последние два года были близкими в этом отношении друг к другу (рис. 3).

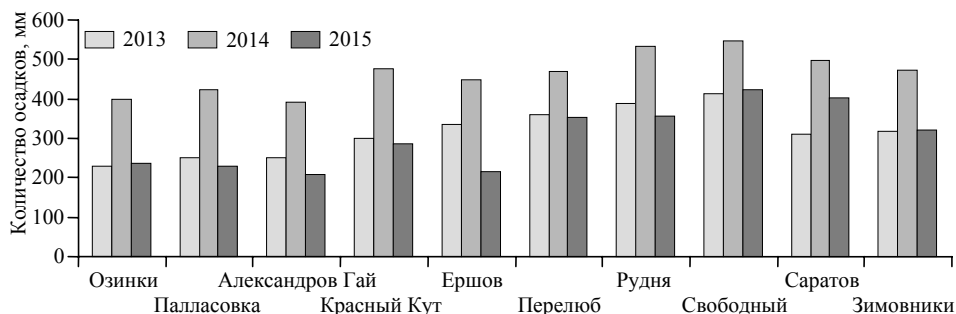


Рис. 2. Сумма осадков с 1 июня по 31 мая по данным метеостанций, ближайших к исследованным ценопопуляциям *T. gesneriana* (по данным сайта gr5.ru)

Исследования проводили в период массового цветения. В качестве учетной единицы принимали особи *T. gesneriana* генеративного онтогенетического состояния. В каждой популяции у 30 случайно выбранных особей измеряли ряд морфологических параметров: высоту растения, диаметр растения, длину побега, длину и ширину первого и второго листа, толщину листовой пластинки первого листа, длину первого междоузлия, диаметр стебля в области первого междоузлия, высоту и диаметр цветка, длину и ширину листочка внешнего круга околоцветника.

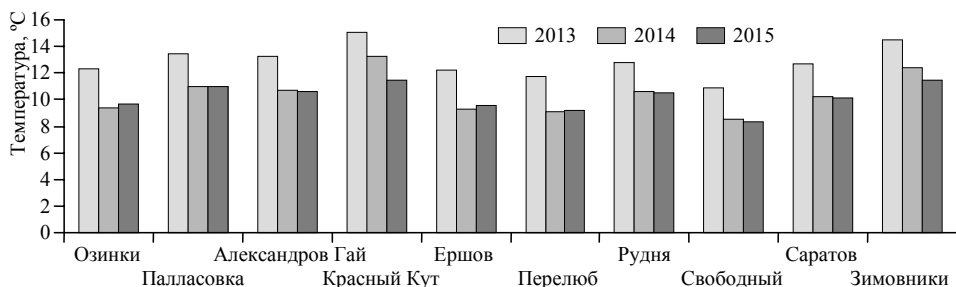


Рис. 3. Средняя температура за апрель – май по данным метеостанций, ближайших к исследованным ценопопуляциям *T. gesneriana* (по данным сайта gr5.ru)

Жизненность популяций оценивали с помощью индекса виталитета ценопопуляций (IVC) по размерному спектру особей (Ишбирдин, Ишмуратова, 2004; Ишбирдин и др., 2005):

$$IVC = \frac{\sum_{i=1}^N X_i^1 / X_i^2}{N}, \quad (1)$$

где X_i^1 – значение i -го признака в ЦП, X_i^2 – среднее значение i -го признака для всех ЦП, N – число признаков.

Об экологической амплитуде вида судили по индексу размерной пластичности, который рассчитывали по формуле (Ишбирдин, Ишмуратова, 2004; Ишмуратова, Ишбирдин, 2004)

$$ISP = IVC_{max}/IVC_{min}. \quad (2)$$

О характере местообитаний и степени пастбищной нагрузки судили по экологическим шкалам Раменского (Раменский и др., 1956) с изменениями и дополнениями, исходя из региональных особенностей (Горин, Болдырев, 2013; Шилова и др., 2014). Поскольку растения *T. gesneriana* поедаются скотом одними из первых, оценка пастбищной дигрессии по шкалам Раменского, характеризующая сообщество с ним, не отражает состояние популяций самого вида. Поэтому интенсивность весеннего выпаса в популяциях в конкретном вегетационном сезоне дополнительно оценивали глазомерно. Степени выпаса присваивали условный балл: 0 – отсутствует, 1 – слабый выпас (2-3-я степень пастбищной дигрессии сообщества по Раменскому), 2 – умеренный (встречаются растения с поврежденными частями и распотанные бутонны), 3 – сильный (4-я степень, генеративные растения единичны или отсутствуют).

Статистическая обработка данных выполнена средствами программы Microsoft Excel. Для выявления ключевых факторов, обуславливающих морфологическое развитие растений *T. gesneriana*, использовали факторный анализ (Давиденко и др., 2006). Факторный анализ методом главных компонент выполнен с помощью программы Statistica 6.0 (Боровиков В. П., Боровиков И. П., 1998). Визуализация данных выполнена средствами программы Past 3.0 (Hammer et al., 2001). В факторном анализе использовали данные из 29 популяций *T. gesneriana*, по 12 из которых – по двум годам наблюдения (2014 – 2015 гг.). Учитывали средние значения тех же 14 морфологических параметров. Из факторного анализа исключены популяции, имеющие пропущенные данные.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Исследованные ценопопуляции *T. gesneriana* входят в состав степных сообществ, в большинстве из которых доминируют *Stipa lessingiana*, *Festuca valesiaca*, *Poa bulbosa*, *Tanacetum achilleifolium*, реже – *Elytrigia repens*. В 13 из 18 исследованных сообществ среди доминантов отмечен *Tulipa gesneriana*. В одном сообществе господствуют сорно-рудеральные виды *Alyssum desertorum* и *Bromus japonicus*. Травяной покров зачастую неравномерный, проективное покрытие его в разных ценозах колеблется от 25 до 100% (Шилова и др., 2014). Зачастую сообщества имеют сходный состав и структуру.

Как показал анализ местообитаний по растительному покрову с использованием экологических шкал Л. Г. Раменского (Раменский и др., 1956), исследованные ценопопуляции произрастают в условиях умеренно переменного увлажнения, в большинстве случаев сухостепного, в отдельных случаях – среднестепного и полупустынного. Почвы чаще всего каштановые и темно-каштановые, богатые, иногда слабо солончаковатые и редко довольно богатые. Влияние выпаса слабое, в отдельных сообществах умеренное и даже сильное (ценопопуляция Pgv-2 из Пугачёвского района и ценопопуляция Pr1 из Перелюбского района).

Три из рассматриваемых ценопопуляций находятся на территории ООПТ: Pgv-1 и Pgv-2 – на территории ООПТ «Тюльпанная степь у села Максютново» в Пугачёвском районе, Fdr – ООПТ «Иваново поле» в Фёдоровском районе Саратовской области. Несмотря на природоохранный статус, в ценопопуляции Pgv-2 наблюдалось сильное влияние выпаса в 2014 и 2015 гг. Для растительного покрова памятника природы «Иваново поле», напротив, установлен высокий индекс биоценотического потенциала, что является показателем низкой антропогенной нарушенности степных местообитаний (Давиденко и др., 2013).

Индекс размерной пластичности (ISP) вида составил 1.9. Очевидно, что размерная пластичность вида относительно невысока по сравнению с индексами, рассчитанными А. Р. Ишбирдиным с соавторами (2005) для ряда видов рудеральных травянистых растений. Например, для циклохены дурнишниковидной ISP составил 4.95, для лебеды татарской – 6.28. Но размерная пластичность *T. gesneriana* соответствует пределам размерной пластичности для многолетних травянистых растений (Ишбирдин, Ишмуратова, 2004) и близка, например, размерной пластичности, рассчитанной для *Cephalanthera rubra* L. (Ишбирдин и др., 2005).

Исходя из анализа местообитаний (Шилова и др., 2014) и индекса размерной пластичности, мы приходим к заключению о том, что *T. gesneriana* обладает сравнительно узкой экологической амплитудой.

Как следует из табл. 1, только сильная пастбищная нагрузка ведет к снижению уровня жизнестойкости ценопопуляций *T. gesneriana*. Индекс виталитета (IVC) в таких случаях составляет 0.7–0.8. Так, в ценопопуляциях Rvn, Alg, Prl, Ktv наблюдалось снижение или просто низкое значение индекса виталитета. В ценопопуляции Pgv-2, подверженной сильному выпасу, в 2015 г. не были обнаружены генеративные растения. Ежегодно низкой жизнестойкостью характеризовалась ценопопуляция из окрестностей с. Ахмат Красноармейского района Саратовской области (Krm), которая занимает склон южной экспозиции со слабо гумусированной карбонатной почвой. Умеренные пастбищная и рекреационная нагрузки, сбор на букеты не ведут к значительному снижению жизнестойкости ценопопуляций.

Результаты факторного анализа изученных популяций по 14 признакам позволили выявить два значимых фактора, объясняющих 74.6% дисперсии (рис. 4). При этом первая главная компонента объясняет 53.8% вариаций в матрице данных, вторая – 20.8%.

Как следует из табл. 2, максимальные отрицательные значения факторной нагрузки (от -0.91 до -0.93) по первой главной компоненте имеют следующие параметры: длина листочка околоцветника и длина второго листа. Несколько меньшую нагрузку (от -0.72 до -0.88) имеют диаметр куста, длина и ширина нижнего листа, ширина второго листа, диаметр междуузлия, высота и диаметр бокала, ширина листочка околоцветника. По второй главной компоненте максимальны факторные нагрузки (от -0.87 до -0.96) имеют высота растения, длина побега и первого междуузлия. Первая компонента в большей степени отражает изменения растений по размерам листа и цветка, вторая – по вертикальной структуре особей.

Таким образом, первый фактор отражает градиент от популяций с крупными цветками, толстым междуузлем и широкими, длинными, широко расставленными листьями к популяциям с мелкими цветками и узкими прижатыми к стеблю листьям.

ми (горизонтальные признаки и цветок). Второй фактор отражает градиент увеличения высоты растений за счет удлинения стебля независимо от высоты бокала цветка.

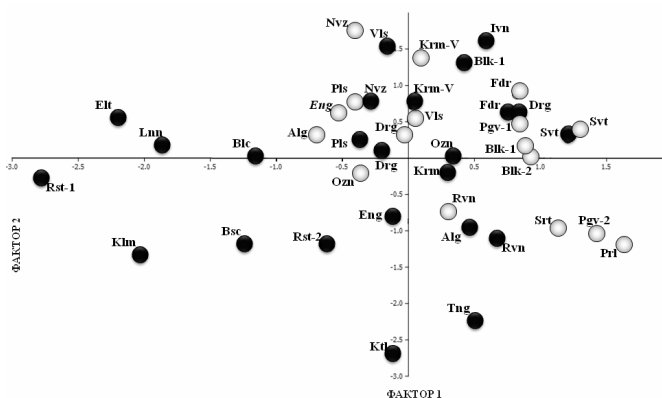


Рис. 4. Результаты факторного анализа методом главных компонент популяций *T. gesneriana*. Усл. обозначения ценопопуляций см. табл. 1. Светлые точки – 2014 г., черные точки – 2015 г.

пуляции, произрастающие в пределах исследованной территории юго-западнее и южнее, а в правой части – популяции, произрастающие северо-восточнее и севернее. Данное обстоятельство даёт основание говорить о том, что первая компонента обусловлена географическим фактором и, следовательно, генетической неоднородностью популяций на столь значительном пространстве в совокупности с антропогенной нагрузкой. Популяции, испытывающие сильный антропогенный пресс, сосредоточены в левом нижнем углу факторного пространства. Растения в них имеют, как правило, малые размеры.

Таким образом, у *T. gesneriana* наблюдается тактика, направленная на уменьшение размеров вегетативных и генеративных органов в стрессовых условиях. При нарастании стресса происходит общая миниатюризация растений, увеличивается разброс по высоте цветonoса. При этом размеры цветка демонстрируют меньшую вариабельность, чем размеры вегетативных органов. Это говорит о стрессовой онтогенетической стратегии вида.

Распределение популяций по вертикальной оси на рис. 4 отражает изменение морфологической структуры в них по зонам растительности. В северных типах степей (луговые, богато- и разнотравно-ковыльные и др.) с большим проективным покрытием и высотой травостоя развиваются растения с более длинным стеблем и более прижатыми к стеблю листьями. В более разреженных типчаково-ковыльных и пустынных степях развивается короткий побег, выносящий бокал над низким травостоем, при этом листья растений оказываются расставленными в сторону далеко от стебля. В совокупности всё это подчёркивает своеобразие географической изменчивости внутри вида.

В целом результаты факторного анализа отражают ту же тенденцию, что и изменение жизнестойкости отдельных популяций по годам наблюдений (рис. 5). В

В отношении второго фактора можно сделать предположение, что он обусловлен изменением влажности как по географическому принципу, так и между двумя годами наблюдений. Первый фактор обусловлен либо возрастом антропогенной нагрузки, либо географической неоднородностью особей вида.

В левой части факторного пространства сосредоточены популяции, произрастающие в пределах исследованной территории юго-западнее и южнее, а в правой части – популяции, произрастающие северо-восточнее и севернее.

ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ СТРАТЕГИИ *TULIPA GESNERIANA*

большей части исследованных в этом отношении популяций, наблюдаемых в течение двух лет, в 2015 г. произошло снижение жизнеспособности. Исключение составили только популяция из Вольского района и популяция 1 из Балаковского района. При этом, по данным всех ближайших к популяциям метеостанций, суммарное годовое количество осадков снизилось в 2015 г. по сравнению с 2014 г. (см. рис. 2) при относительно сходной средней температуре во время цветения (апрель – май) (см. рис. 3). Поэтому снижение общей высоты растений, длины побега и междоузлия по данным этих двух лет наблюдения обоснованно считать результатом уменьшения увлажнения.

Таблица 2

Факторная нагрузка по морфологическим параметрам *Tulipa gesneriana* L.

Параметры	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3
Высота растения, см	0.053874	0.958219	0.206081
Длина побега, см	0.164165	0.960022	0.104736
Диаметр куста, см	-0.868301	-0.318182	-0.163766
Длина листа, см	-0.798265	0.306411	-0.326345
Ширина нижнего листа, мм	-0.778496	0.151290	-0.425419
Толщина листовой пластинки, мм	-0.684778	-0.046889	-0.193799
Длина второго листа, см	-0.926956	0.044181	-0.230322
Ширина второго листа, мм	-0.835803	0.104468	-0.361440
Длина первого междоузлия, мм	0.051962	0.873698	-0.142187
Диаметр междоузлия, мм	-0.724634	0.197876	0.052821
Высота бокала, мм	-0.826803	0.121431	0.376436
Диаметр бокала, мм	-0.843249	-0.128367	0.374570
Длина лепестка, мм	-0.913139	-0.031531	0.368445
Ширина лепестка, мм	-0.848701	-0.040515	0.472830
Дисперсия	0.537886	0.207805	0.089523

Однако в тех популяциях, наблюдения в которых проведены в 2013 г., параметры их жизнеспособности в большинстве случаев не подчиняются этой закономерности. Напротив, в условиях 2013 г., когда годовая сумма осадков существенно уступала 2014 г. и была близкой 2015 г., имела место жизнеспособность популяций более высокая, чем в 2014 г., да и 2015 г. Обращает на себя внимание тот факт, что по данным всех метеостанций в 2013 г. средняя температура в период цветения была на 1.5 – 2.0°C выше, чем в 2014 и 2015 гг. Это позволяет говорить о том, что именно более высокие средние температуры в 2013 г. обусловили более высокую жизнеспособность популяций в этот год.

По классификации Раменского – Грайма (Раменский, 1971; Миркин, Наумова, 1998; Grime, 1977) выделяют три первичных типа стратегии: *C* (виоленты), *S* (пациенты), *R* (эксплеренты). Сочетание промежуточных значений формирующих стратегии растений факторов предопределяет выделение не только первичных, но и переходных вторичных типов стратегий – *CS*, *CR*, *SR*, *CSR* (Миркин и др., 1999; Grime, 1979; Grime et al., 1988).

Жизненная форма эфемероида, каковым является *T. gesneriana*, предполагает быстрое развитие и завершение вегетации в условиях низкой конкуренции и до

наступления температурных стрессов середины лета. Хотя в фазу своего массового развития (цветения) в некоторых сообществах вид зачастую является доминантом и содоминантом травостоя, но непродолжительное время.

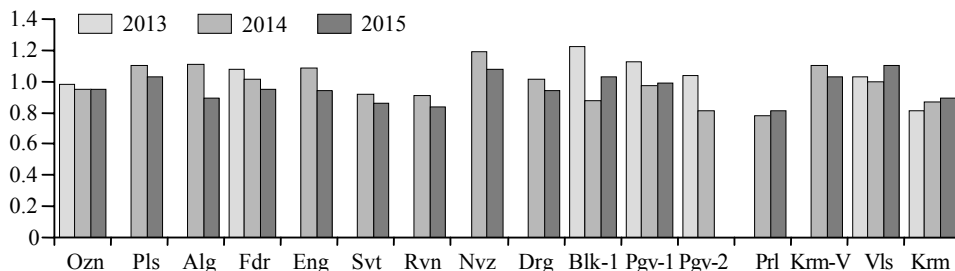


Рис. 5. Динамика жизненности популяций *T. gesneriana* L. Усл. обозначения ценопопуляций см. табл. 1

С одной стороны, *T. gesneriana* можно отнести к фитоценоотическим эксплорентам (RI). Это – виды, которые в отличие от истинных эксплорентов постоянно присутствуют в сообществах, часто пребывают в покоящемся состоянии и дают вспышку развития лишь при ослаблении фитоценоотической конкуренции. С другой стороны, выраженность защитной составляющей в онтогенетической стратегии данного вида и низкий индекс размерной пластичности есть проявление патиентности вида (*S*-стратегия) (Ишмуратова, Ишбирдин, 2004). Следовательно, вид имеет смешанную *SR*-стратегию с преобладанием *S* или *R* составляющих в зависимости от условий произрастания и уровня стресса.

В условиях сильного стресса вид проявляет *S*-стратегию пациента, проявляющуюся в миниатюризации растений со стабилизацией признаков генеративной сферы, большей вариабильностью размеров вегетативных органов и перераспределением усилий от развития вегетативной сферы на поддержание генеративной сферы. Экопическая и фитоценоотическая патиентность проявляется в экологической специализации и в уходе от конкуренции через завершение активной вегетации и формирования генеративных органов до начала активного роста и развития других видов сообщества. При неблагоприятных условиях, вероятно, имеет склонность к неформированию генеративных органов и переходу в состояние вынужденного покоя (Поканинов, Куйкунов, 2005; Шилова и др., 2014).

В благоприятных условиях усиливается *R* составляющая комбинированной стратегии: увеличиваются и стабилизируются параметры вегетативных и генеративных органов, увеличивается количество цветущих особей (Поканинов, Куйкунов, 2005; Алпатов, 2013; Шилова и др., 2014). Растения могут заселять сильно эродированный или первичный субстрат, как это имеет место в ценопопуляции из окрестностей с. Ахмат (Красноармейский район, Саратовской область) (Шилова и др., 2014), да и в местах произрастания вида на слабо гумусированных каштановых солонцеватых почвах (Поканинов, Куйкунов, 2005; Джапова и др., 2010), столбчатых солонцах и мергелевых склонах (Янишевский, 1934). Могут произра-

стать и на вторичных местообитаниях, как это имеет место в ценопопуляции из Палласовского района Волгоградской области, где особи *T. gesneriana* заселяют, в том числе, и откосы железнодорожной насыпи, а целый ряд исследованных ценопопуляций занимают старые залежи (см. табл. 1). Как *R*-стратег, вид проявляет себя и через интенсивное семенное размножение (Шилова и др., 2015), позволяющее в условиях отсутствия конкуренции и хорошего увлажнения занимать новые территории.

Смешанный тип эколого-ценотической стратегии (*SR*) установлен и для другого вида рода тюльпан – *Tulipa biebersteiniana* Schult. Et Schult. Fil. в условиях южного Урала (Муллабаева, Бикбулатова, 2004). *S* составляющая эколого-ценотической стратегии проявляется у этого вида в избегании конкуренции с более поздно вегетирующими видами в сообществе через уход растений в состояние покоя. Как *R*-стратег, вид проявляет себя через интенсивное семенное и вегетативное размножение, расширяющее возможности в условиях отсутствия конкуренции занимать новые территории.

Таким образом, наши исследования позволяют охарактеризовать эколого-ценотическую стратегию *T. gesneriana* как смешанную стресс-толерантно-рудеральную (*SR*).

ВЫВОДЫ

Влияние выпаса приводит к значительному снижению жизнеспособности ценопопуляций *T. gesneriana*. Остальные негативные факторы в меньшей степени оказывают воздействие на состояние популяций вида.

При нарастании уровня стресса происходит уменьшение размеров всех надземных органов растения. При этом увеличивается разброс по высоте и диаметру растений, но большинство параметров демонстрируют склонность к слабому снижению вариабельности при стрессе.

Для *T. gesneriana* характерна смешанная стресс-толерантно-рудеральная эколого-ценотическая стратегия. Вид обладает сравнительно узкой экологической амплитудой.

Авторы выражают благодарность за консультационную помощь доценту кафедры ботаники и экологии Саратовского национального исследовательского государственного университета имени Н. Г. Чернышевского, кандидату биологических наук Ольге Николаевне Давиденко.

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.

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

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

Горбунов В. С., Горин В. И., Маевский В. В., Баяков Д. А. Экологическая оценка естественных кормовых угодий с помощью шкал Л. Г. Раменского / ФГНУ РосНИИСК «Россорго». Саратов, 2010. 82 с.

Горин В. И., Болдырев В. А. Расширение шкал Раменского. Дополнение шкал данными по экологии видов флоры Саратовской области. Saarbrcken, Deutschland : LAPLAMBERT Academic Publishing, 2013. 62 с.

Давиденко Т. Н., Давиденко О. Н., Пискунов В. В., Болдырев В. А. Многомерные методы статистического анализа данных в экологии : учеб. пособие для студ. биол. фак. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 2006. 56 с.

Джапова Р. П., Хулхачева Г. С., Чоникова К. Ю. Эколого-биологические особенности ценопопуляции тюльпана Геснера (т. Шренка) на каштановых почвах // Проблемы сохранения и рационального использования биоразнообразия Прикаспия и сопредельных регионов : материалы VII междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 40-летию Калмыцкого гос. ун-та. Элиста : Изд-во Калм. гос. ун-та, 2010. С. 26 – 29.

Злобин Ю. А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений Казань : Изд-во Казан. ун-та, 1989. 146 с.

Иибирдин А. Р., Ишмуратова М. М. Адаптивный морфогенез и эколого-ценологические стратегии выживания травянистых растений // Материалы докл. VII Всерос. популяционного семинара / Коми науч. центр Уральского отд-ния РАН. Сыктывкар, 2004. Ч. 2. С. 113 – 120.

Иибирдин А. Р., Ишмуратова М. М., Журнова 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.

Ишмуратова М. М., Иибирдин А. Р. Об онтогенетических аспектах эколого-ценологических стратегий травянистых растений // Материалы докл. VII Всерос. популяционного семинара / Коми науч. центр Уральского отделения РАН. Сыктывкар, 2004. Ч. 1. С. 98 – 99.

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.

Миркин Б. М., Наумова Л. Г. Наука о растительности : (история и современное состояние основных концепций). Уфа : Гилем, 1998. 413 с.

Миркин Б. М., Усманов И. Ю., Наумова Л. Г. Типы стратегий растений : место в системах видовых классификаций и тенденции развития // Журн. общ. биологии. 1999. Т. 60, № 6. С. 581 – 594.

Мордак Е. В. Род 15. Тюльпан – *Tulipa* L. // Флора европейской части СССР. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1979. Т. 4. С. 232 – 236.

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

Муллабаева Э. З., Бикбулатова А. Т. О некоторых характеристиках стратегии выживания *Tulipa biebersteiniana* в условиях Южного Урала // Материалы докл. VII Всерос. популяционного семинара / Коми науч. центр Уральского отделения РАН. Сыктывкар, 2004. Ч. 1. С. 148 – 149.

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 Маньч-Гудило // Экология и природная среда Калмыкии : сб. науч. тр. гос. природного биосферного заповедника «Черные земли» / М-во природных ресурсов РФ. Элиста, 2005. С. 46 – 50.

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

ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ СТРАТЕГИИ *TULIPA GESNERIANA*

Работнов Т. А. Изучение ценологических популяций в целях выяснения «стратегий жизни» видов растений // Бюл. МОИП. Отд. биологии. 1975. Т. 80, № 2. С. 5 – 17.

Раменский Л. Г. Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1971. 334 с.

Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М. : Сельхозгиз, 1956. 472 с.

Растительность Европейской части СССР / под ред. С. А. Грибовой, Т. И. Исаченко, Е. М. Лавренко. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1980. 429 с.

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

Худякова Л. П., Давиденко О. Н. Тюльпан Геснера – *Tulipa gesneriana* L. // Красная книга Саратовской области. Грибы. Лишайники. Растения. Животные. Саратов : Изд-во Торгово-промышленной палаты Саратов. обл., 2006. С. 81.

Шилова И. В., Петрова Н. А., Кашин А. С., Забалуев А. П. Характеристика сообществ с *Tulipa gesneriana* L. (Liliaceae) в Саратовской области // Биоразнообразии аридных экосистем. М. : Планета, 2014. С. 106 – 119.

Шилова И. В., Петрова Н. А., Кашин А. С. Особенности семенного размножения *Tulipa gesneriana* L. в естественных популяциях севера Нижнего Поволжья // Научный фонд «Биолог». 2015. № 5 (9). С. 19 – 23.

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

Everett D. The genus *Tulipa* : Tulips of the world. Kew : Kew Publishing Royal Botanic Gardens, 2013. 416 p.

Grime J. P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory // American Naturalist. 1977. Vol. 111. P. 1169 – 1194.

Grime J. P. Plant Strategies and Vegetation Processes. Chichester : J. Wiley Publisher, 1979. 222 p.

Grime J. P., Hodgson J. G., Hunt R. Comparative Plant Ecology : a Functional Approach to Communities of British Species. London : Unwin Hyman Publisher, 1988. 892 p.

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