

УДК 58.009

*Л.В. Мухаметшина, М.М. Ишмуратова, Э.З. Муллабаева***ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ И ЦЕНОПОПУЛЯЦИОННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ВИДОВ РОДА *TULIPA* L. НА ЮЖНОМ УРАЛЕ***

Изучены особенности биологии, включающие исследования эколого-фитоценотической приуроченности, популяционных характеристик и изменчивости морфологических признаков редких видов рода *Tulipa* L. на Южном Урале. Цель работы – сравнительное изучение эколого-фитоценотической приуроченности, популяционных характеристик, изменчивости и структуры изменчивости морфологических признаков *Tulipa patens*, *T. biebersteiniana* и *T. riparia*. При исследовании использованы следующие методы: классические и современные популяционно-онтогенетические (изучение численности, плотности, возрастного спектра, популяционных индексов, соотношение вегетативного и семенного размножения, внутри- и межпопуляционной изменчивости морфологических признаков, структуры изменчивости признаков и групп признаков системы «репродуктивный побег»), экологические и статистические, включающие кластерный анализ для разделения популяций по кластерам в зависимости от эколого-ценотических условий произрастания. Выявлено, что виды характеризуются разными стратегиями размножения и расселения. Показано, что ценоценотическая приуроченность и характер антропогенного воздействия отражаются на соотношениях возрастных групп в возрастных спектрах. Выявлена низкая, средняя и высокая степени изменчивости морфологических признаков. Структура изменчивости морфологических признаков *T. biebersteiniana*, *T. patens* и *T. riparia* различна и видоспецифична, зависит от условий обитания, сроков вегетации и способа размножения видов. Выделены группы признаков, отражающие особенности адаптивного морфогенеза видов в условиях произрастания.

Ключевые слова: *Tulipa patens*, *T. biebersteiniana*, *T. riparia*, Южный Урал, возрастной спектр, структура изменчивости морфологических признаков, тип размножения, кластерный анализ, ценопопуляция.

К настоящему времени известно, что на территории Республики Башкортостан (РБ) произрастают три вида рода *Tulipa*: т. поникающий (*Tulipa patens* Agardh ex Schult. et Schult. fil.), т. Биберштейна (*T. biebersteiniana* Schult. Et Schult. fil.) и т. приречный (*T. riparia* Knjasev, Kulikov et Philiprov). Два из перечисленных видов включены в Красную книгу РБ [1]: *Tulipa patens* включен с категорией редкости II – «виды, сокращающиеся в численности», *T. biebersteiniana* – с категорией редкости III – «редкий вид». *Tulipa riparia* не внесен в Красную книгу региона, так как является новым для флоры Южного Урала видом и малоизучен на данной территории. Более 10 лет нами ведутся комплексные популяционные исследования *T. biebersteiniana* и *T. patens* в условиях Южного Урала, включающие изучение эколого-фитоценотической приуроченности, демографических характеристик, виталитета, изменчивости морфологических признаков, стратегий жизни [2-5]. Исследования *T. riparia* начаты нами в 2012 году [5; 6].

Цель данной работы – провести сравнительное изучение эколого-фитоценотической приуроченности, популяционных характеристик и изменчивости морфологических признаков *Tulipa patens*, *T. biebersteiniana* и *T. riparia* на Южном Урале.

Материалы и методы исследования

Исследования проводили в полевые сезоны 2002–2013 гг. на территориях Архангельского, Баймакского и Белорецкого районов РБ. Изучено 7 ценопопуляций (ЦП) *T. biebersteiniana*, 2 ЦП *T. riparia* и 7 ЦП *T. patens* в период массового цветения.

Изучены численность, плотность, возрастной спектр и популяционные индексы [7]. Индекс восстановления (I_v) определяли по формуле $I_v = n_j + n_{im} + n_v / (n_j + n_{im} + n_v) + (n_{g1} + n_{g2} + n_{g3})$, где n – численность или плотность особей определенного возрастного состояния [8]. Индекс индивидуального оптимума ($I_{и.о.}$) определяли по формуле: $I_{и.о.} = g/v + g$ [9]. Соотношение вегетативного и семенного размножения рассматривали согласно классификации Е.А. Ходачек [10; 11]. Типы самоподдержания ценопопуляций приведены по классификации Л.А. Жуковой [12]. Жизненные формы видов даны по И.Г. Серебрякову [13] и Т.И. Серебряковой [14]. Оценка экологических условий местообитаний це-

* Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ, проект № 14-04-31697 мол_а, и Гранта Республики Башкортостан молодым ученым и молодежным научным коллективам (2015 год).

нопопуляций проведена по составу видов в растительных сообществах с использованием экологических шкал Л. Г. Раменского с соавторами [15]. При этом учитывалось отношение видов к степени увлажненности, богатства и засоленности почв. Анализ структуры изменчивости признака и групп признаков оценивали по соотношению общей (коэффициента вариации – CV, %) и согласованной (усредненной по признаку квадрат коэффициента корреляции – R_{ch}) изменчивости [16]. По особенностям соотношения общей и согласованной изменчивости выделены следующие группы признаков:

1) сильно варьирующие признаки с высоким уровнем детерминированности; это эколого-биологические индикаторы адаптивной изменчивости организмов – признаки, отражающие согласованную изменчивость особей в неоднородной среде;

2) высокая согласованная изменчивость при низкой общей изменчивости признаков; это биологические индикаторы – «ключевые» признаки или показатели, изменение которых определяет общее состояние системы;

3) низкая общая и согласованная изменчивость признаков свидетельствует об автономизированности их развития; это генотипические или таксономические индикаторы;

4) высокая общая изменчивость и низкая согласованная изменчивость признаков; изменчивость этих признаков определяется преимущественно влиянием внешних факторов; это экологические индикаторы, изменение которых слабо согласованы с общей системой организма.

Кластерный анализ проводили по методу полной связи с использованием пакета программ STATISTICA 8.0 (Statistics – mult/exploratory – cluster – k-mean) [17]. Статистическую обработку данных проводили с использованием пакета программ STATISTICA 8.0 и MS EXCEL 2007.

Результаты и их обсуждение

Исследуемые виды в условиях Южного Урала произрастают в различных эколого-ценологических условиях. *Tulipa patens* встречается преимущественно в каменистых степях в сообществах класса *Festuco-Brometea* Br.-Be. et R. Tx. ex Klika et Nadac 1944. Экологические условия местообитаний ЦП мало отличаются между собой и характеризуются среднестепным и сухолуговым увлажнением и довольно богатыми почвами [4]. Согласно литературным данным [18; 19] *T. Biebersteiniana* является наиболее распространенным видом на Южном Урале и встречается в различных местообитаниях (степи, остепненные луга, опушки лесов и т. д.). Изученные ЦП вида на Южном Урале встречаются в типчаково-ковыльных и каменистых степях, относящихся к классу *Festuco-Brometea* Br.-Bl. et Tx. 1943 (ЦП 1, 2 и 3), в низкотравно-типчаковой степи в сообществах класса *Polygono-Artemisietea austriacae* Mirkin, Sakhapov et Solomeshch in Mirkin et al. 1986 (ЦП 4 и 5) и широколиственном лесу в сообществах класса *Quercus-Fagetea* Br.-Bl. et Vlieger in Vlieger 1937 (ЦП 6 и 7). По характеру увлажнения, богатству и засоленности почвы *T. biebersteiniana* произрастает в различных условиях: лугово-степного увлажнения и довольно богатых почв (ЦП 1 и 3), сухостепного увлажнения и довольно богатых почв (ЦП 4) и небогатых почв (ЦП 5), влажнолугового увлажнения и небогатых почв (ЦП 6 и 7) [5]. *Tulipa riparia* произрастает в пойменных лугах в сообществах класса *Molinio-Arrhenatheretea* R.Tx. 1937 em. R.Tx. 1970 на местообитаниях с влажнолуговым увлажнением и небогатыми почвами [5; 6].

На основании результатов эколого-фитоценологической характеристики местообитаний ЦП исследованных видов был сделан кластерный анализ, проведенный по средним показателям морфологических признаков особей, который выявил 3 кластера [6]. Один кластер составили ЦП *T. biebersteiniana* из степных и антропогенно трансформированных местообитаний (сильный выпас) (ЦП 1–5). В пределах этой группы растения сходны по параметрам листьев и цветка. Особи ЦП 1 характеризуются меньшим габитусом по сравнению с особями других ЦП этой группы. Возможно, это связано с ценологическими условиями – высоким проективным покрытием травостоя (40–45 %), представленным в основном дерновинными злаками (*Festuca pseudovina*, *Stipa capillata*, *Agropyron pectinatum* и др.). В этой группе ЦП 3 характеризуется наиболее развитыми растениями. Две лесные ценопопуляции *T. biebersteiniana* (ЦП 6 и 7) не вошли в кластер с ЦП 1–5 и составили переходную к другим видам группу. Особи этих ЦП отличаются эколого-ценологическими условиями произрастания и большими показателями длины репродуктивного побега, параметров листьев и цветков. Во второй кластер вошли ЦП *T. riparia* из пойменных местообитаний (ЦП 8, 9). Для *T. riparia* выявлены средний и высокий уровни межпопуляционной изменчивости морфологических признаков. Средний уровень изменчивости имеют длина репродуктивного побега ($CV = 18,2\%$) и ширина первого листа

($CV = 20,2\%$). Для остальных признаков (длина и ширина второго листа, ширина первого листа, длина и ширина внешних и внутренних долей околоцветника) характерны высокие уровни изменчивости ($CV = 21,1\text{--}35,4\%$). Такие же закономерности отмечены при рассмотрении внутривидовой изменчивости. Третий кластер с наибольшим сходством средних параметров морфологической структуры составили ЦП *T. patens*. Растения в данной группе мало различаются между собой как по показателями вегетативной, так и показателями генеративной сферы.

Анализ внутривидовой изменчивости морфологических признаков *T. biebersteiniana* показал, что относительно изменчивым признаком является высота генеративного побега ($CV = 20,1\text{--}34,6\%$). В среднем значение данного признака меняется более чем в два раза – от $12,2 \pm 0,77$ см (ЦП 1, типчаково-ковыльная степь) до $30,5 \pm 1,24$ см (ЦП 7, лес). Уровни внутривидовой изменчивости размерных параметров листьев меняются от среднего до высокого, при этом параметры второго листа более вариабельны. Признаки цветка имеют также среднюю и высокую степень изменчивости, причем ширина лепестков является более изменчивым признаком, чем его длина. Наименее изменчивым признаком является число листьев. Как правило, растения имеют 2 листа, растения с 3 листьями встречаются редко, в основном в лесных ЦП (6 и 7) [5; 6].

Исследование межвидовой изменчивости *T. biebersteiniana* показало, что наибольшую степень изменчивости проявляют такие признаки, как высота репродуктивного побега ($CV = 38,0\%$), длина и ширина первого и второго листа ($CV = 39,8\text{--}50,7\%$), длина ($CV = 21,3\%$) и ширина внешних ($CV = 42,9\%$) долей околоцветника, ширина внутренних ($CV = 47,5\%$) долей околоцветника. Длина внешних долей околоцветника характеризуется средней степенью изменчивости ($CV = 20,0\%$). Наименее варьированный признак – число листьев ($CV = 7,5\%$).

Для *T. patens* высокая межвидовая изменчивость выявлена для высоты репродуктивного побега ($CV = 35,2\%$), длины ($CV = 21,7\text{--}32,3\%$) и ширины ($CV = 42,2\text{--}50,7\%$) листьев. Средний уровень изменчивости проявляют такие признаки, как число листьев (12,8%), длина внешних (13,9%) и внутренних (14,3%) долей околоцветника.

Низкий уровень внутривидовой изменчивости морфологических признаков *T. patens* отмечается для длины внутренних долей околоцветника в ЦП 5 (7,7%) и ЦП 7 (7,8%). Наиболее изменчивыми являются ширина первого ($CV = 22,6\text{--}26,3\%$) и второго ($CV = 24,5\text{--}34,5\%$) листьев. Для остальных признаков характерен средний уровень изменчивости.

Таким образом, согласно проведенным исследованиям на рост и развитие (что отражается на степени внутри- и межвидовой изменчивости морфологических признаков) *Tulipa patens*, *T. biebersteiniana* и *T. riparia* на Южном Урале оказывают влияние эколого-фитоценологические условия местообитаний.

Исследуемые виды относятся к одной жизненной форме – луковичные растения. Они являются весенними эфемероидами, цветут с конца апреля по начало мая. *Tulipa patens* зацветает и отцветает на 3–5 дней раньше, чем *T. biebersteiniana* и *T. riparia*.

Tulipa patens размножается только половым способом. Вегетативное размножение отсутствует (вегетирующие растения формируют одну замещающую луковичку снизу от старой, из-за чего образуют вертикальную цепочку из остатков оболочек лукович предыдущих лет). Направление роста stolона строго ортотропное.

Tulipa biebersteiniana характеризуется половым и бесполом (вегетативным) размножением. В зависимости от местообитаний, характера и степени антропогенного воздействия образует разное число плагиотропных stolонов размножения. Длина stolона 10–20 см. Направление роста stolона плагиотропное [3].

Tulipa riparia впервые описан на Южном Урале в 2001 году [19], выделен из *T. biebersteiniana* по некоторым морфологическим параметрам (относительно крупный габитус, цветки розово-лиловой окраски) и триплоидности, характеризуется стерильностью. Размножается бесполом способом (луковичками, формирующимися на плагиотропных stolонах). Длина stolона 15–25 см. Направление роста stolона плагиотропное.

Исследованные виды различаются по способам размножения и самоподдержания ценопопуляций. По соотношению вегетативного и семенного размножения (по классификации Е.А. Ходачек) виды подразделяются на генеративно-лабильный – *T. patens* (вегетативно-неподвижный, размножается в основном семенами); вегетативно-мобильный – *T. riparia* (вегетативно-подвижный, размножается вегетативным путем); стабильный – *T. biebersteiniana* (сочетаются оба типа размножения). Способы размножения

видов отражаются на типах самоподдержания ценопопуляций (по классификации Л.А. Жуковой) у исследованных видов они осуществляются: *T. patens* – исключительно семенным путем; *T. riparia* – исключительно вегетативным путем; *T. biebersteiniana* – семенным путем, отчасти вегетативным.

Разные способы размножения видов и самоподдержания ЦП отражены в возрастных спектрах исследованных видов.

Усредненный возрастной спектр *T. biebersteiniana* одновершинный, полночленный, с высокой долей виргинильной возрастной группы. Зона спектра относительно узкая (рис. 1). В большинстве случаев характер фитоценоза (лес) и интенсивное антропогенное воздействие приводят к снижению и/или выпадению из онтогенетических спектров ЦП генеративных особей. Индекс восстановления в ЦП колеблется в пределах от 0,6 до 1,0. Индекс индивидуального оптимума относительно низкий – от 0,03 до 0,5, что свидетельствует о невысокой доле генеративных особей в ЦП. Умеренные выпас и сенокосение приводят к изреживанию ценоза и способствуют семенному размножению вида. Так, территория обитания ЦП 7 ранее подвергалась сенокосению, и в этот период наблюдали цветение тюльпана (устное сообщение сотрудника ЮУГПЗ с.н.с. Р.Г. Байтирякова). В настоящее время сенокосение не проводится и при очень высокой численности (более 10000 особей), генеративные особи в этой ЦП отсутствуют. Интенсивность вегетативного размножения и число столонов *T. biebersteiniana* зависят от характера субстрата и антропогенного воздействия. Число образовавшихся столонов на растении может быть 1–2 шт. на рыхлой почве и 2–3 шт. на каменистой почве. При механическом повреждении луковиц и выносе их на поверхность почвы (при выпасе) повышает коэффициент вегетативного размножения в 2–3 раза, что приводит к увеличению в возрастном спектре доли имматурных и виргинильных особей и смещению возрастного спектра ЦП влево [3].

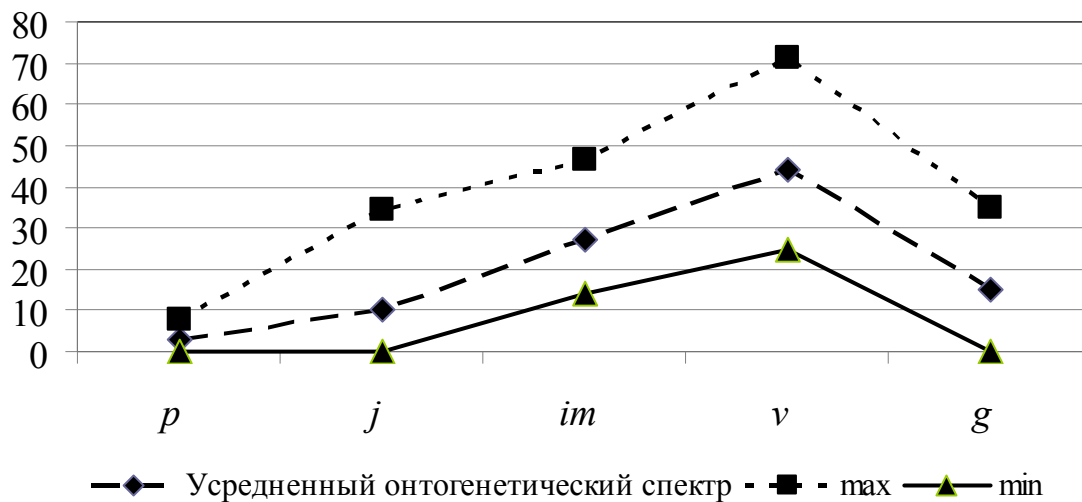


Рис. 1. Усредненный возрастной спектр *Tulipa biebersteiniana* на Южном Урале

Примечание (здесь и далее на рис. 2 и 3). По оси абсцисс – возрастные состояния, по оси ординат – возрастной спектр (%)

Численность и средняя плотность ЦП *T. patens* высокие [5]. Возрастные спектры ЦП полночленные, лево- и правосторонние, одно- и двухвершинные. Максимумы отмечены для ювенильных и генеративных особей. При ухудшении условий роста наблюдается повышение средней плотности особей за счет увеличения доли виргинильных и генеративных растений. А.В. Гребенюк [21] также отмечает, что правосторонний возрастной спектр (с преобладанием взрослых особей) *T. patens* является следствием антропогенной трансформации местообитаний.

Усредненный возрастной спектр *T. patens* полночленный, с высокой долей виргинильных и генеративных особей. Зона спектра широкая в ювенильной, виргинильной и генеративной возрастных группах (рис. 2). Индекс восстановления в ЦП вида колеблется в пределах от 0,5 до 0,9, что свидетельствует о нормальном соотношении прегенеративной и генеративной групп. Индекс индивидуального оптимума относительно высокий: 0,4–0,6 (исключение ЦП 2).

Численность и средняя плотность ЦП *T. riparia* относительно низкие – от 500 до 1000 шт. и от 22 до 37,6 шт/м² соответственно. Усредненный возрастной спектр одновершинный, неполночленный (отсутствуют проростки и ювенильные особи), с высокой долей виргинильных и низкой долей генеративных особей. Зона спектра широкая в имматурных и виргинильных возрастных состояниях (рис. 3).

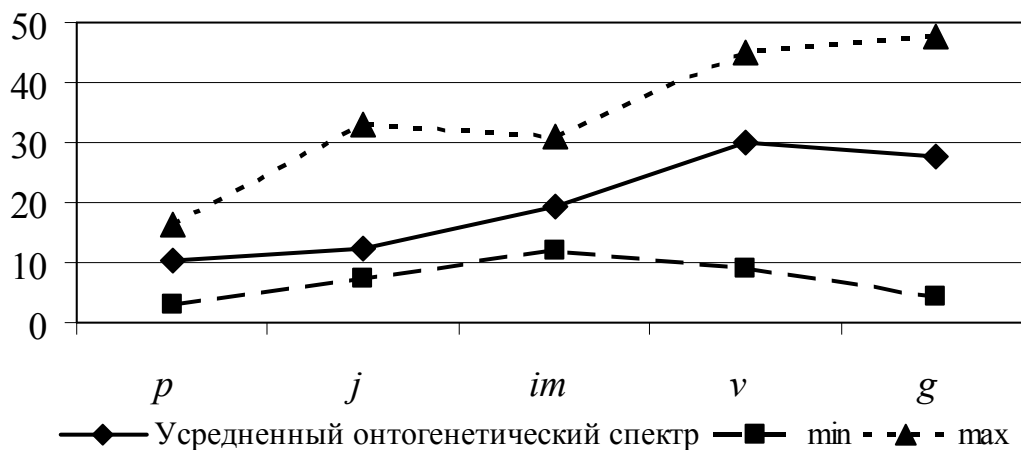


Рис. 2. Усредненный возрастной спектр *Tulipa patens* на Южном Урале

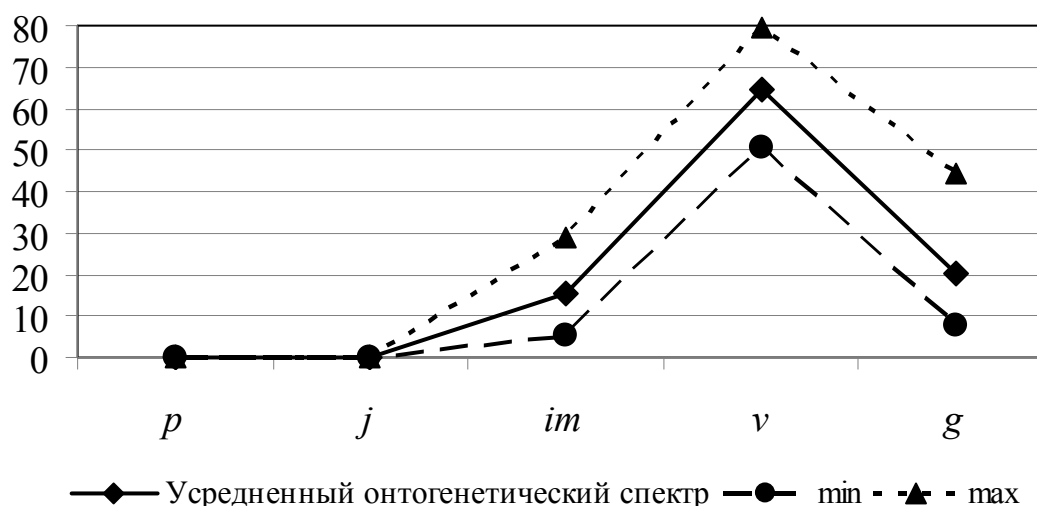


Рис. 3. Усредненный возрастной спектр *Tulipa riparia* на Южном Урале

Наличие такого усредненного возрастного спектра *T. riparia* свидетельствует об отсутствии семенного размножения у вида. Например, в возрастном спектре ЦП 2 присутствуют генеративные растения (более 40 %), однако отсутствуют проростки и ювенильные особи. Индекс восстановления составляет 0,6–1,0, индекс индивидуального оптимума относительно низкий – 0–0,5 [4].

Изменчивость признаков системы «репродуктивный побег» рассматривали как соотношение общей (коэффициент вариации – CV , %) и согласованной (коэффициент детерминации – R^2_{ch}) изменчивости. В систему «репродуктивный побег» [5] включено по 9 морфологических признаков вегетативных и репродуктивных органов, отражающих эту систему: высота репродуктивного побега, длина и ширина первого и второго листьев, длина и ширина внешних и внутренних долей околоцветника. Как было показано ранее, виды имеют разные способы размножения, этот факт нашел отражение и в структуре изменчивости морфологических признаков репродуктивных органов растений. *Tulipa patens* и *T. biebersteiniana* – энтомофильные виды, размножаются семенами, что отражается в морфологических структурах их цветков (внешние и внутренние доли околоцветника). Амплитуда изменчивости (CV , %) признаков репродуктивной сферы составляет от 10,5 до 18,1 % у *T. patens*, от 9,5 до 25,6 % у *T. biebersteiniana* и от 11,6 до 23,4 % у *T. riparia*. Пределы детерминированности (R^2_{ch}) этих признаков имеют показатели от 0,13 до 0,20 у *T. patens*, от 0,10 до 0,18 у *T. biebersteiniana* и от 0,07 до

0,27 у *T. riparia*. При сопоставлении изменчивости и детерминированности показателей репродуктивной сферы выявлено, что для *T. patens* характерны слабая изменчивость и автономность параметров цветка, для *T. biebersteiniana* – сильная изменчивость и автономность. При этом показатель длины околоцветника относительно стабилен по сравнению с его шириной. В данном случае сохранение стабильных соотношений признаков цветка, определенных их длиной, является для них закономерностью и в будущем обеспечивает их успешное опыление. Индекс внешних долей околоцветника у *T. patens* в среднем составляет 3,5–4,6, у *T. biebersteiniana* – 2,7–4,6, индекс внутренних долей околоцветника – 2,0–3,8 и 1,7–3,2 соответственно.

В отличие от вышеописанных видов *T. riparia* является триплоидным растением, и отсутствие семенного размножения привело к тому, что признаки репродуктивной сферы у данного вида потеряли автономизированность. Показатели морфологической структуры цветка *T. riparia* попали в группу экологических, эколого-биологических и биологических индикаторов. Они имеют высокую изменчивость и скоррелированы с признаками вегетативной сферы. Индекс внешних долей околоцветника у *T. riparia* в среднем составляет 2,7–3,3, индекс внутренних долей околоцветника – 1,7–2,5.

Для признаков вегетативной сферы (высота репродуктивного побега, длина и ширина первого и второго листьев) у видов выявлены следующие пределы изменчивости ($CV, \%$): от 12,8 до 22,5% у *T. patens*, от 17,8 до 24,9 % у *T. biebersteiniana* и от 18,0 до 23,1 % у *T. riparia*. Пределы детерминированности (R^2_{ch}) этих признаков составляют от 0,16 до 0,23 у *T. patens*, от 0,17 до 0,25 у *T. biebersteiniana* и от 0,20 до 0,34 у *T. riparia*. Эти признаки у видов являются экологическими, эколого-биологическими и биологическими индикаторами. При этом высота репродуктивного побега, длина и ширина второго листа у *T. biebersteiniana* и *T. riparia* отнесены к эколого-биологическим индикаторам, то есть это сильно варьирующие признаки с высоким уровнем детерминации. Высота репродуктивного побега, ширина первого и второго листьев, ширина внешних долей околоцветника *T. patens* отнесены к экологическим индикаторам, изменчивость которых преимущественно определяется влиянием внешних факторов. Попадание в группу биологических индикаторов длины первого листа у *T. biebersteiniana* и длины первого и второго листьев *T. patens* связано с более ранним завершением сроков вегетации *T. patens* по сравнению с остальными исследованными видами рода *Tulipa*. Длина листа формируется раньше и имеет апикальный рост, а ширина листа связана с латеральным разрастанием и завершает свое формирование позже.

Выводы

Таким образом, популяции исследованных видов рода *Tulipa* на Южном Урале находятся в удовлетворительном состоянии. Усредненные возрастные спектры видов индивидуальны и отражают способы их размножения. Исследованные виды характеризуются разными стратегиями размножения и расселения. Эколого-фитоценотическая приуроченность и характер антропогенного воздействия на местообитаниях ЦП видов отражаются на соотношении возрастных групп в возрастных спектрах [1]. Структура изменчивости (соотношение коэффициентов вариации и коэффициентов детерминации) морфологических признаков *T. biebersteiniana*, *T. patens* и *T. riparia* различна и видоспецифична, зависит от условий обитания, сроков вегетации и способа размножения видов. У видов с половым способом размножения (*T. biebersteiniana* и *T. patens*) коэффициенты вариации и детерминации морфологических признаков цветка относительно низкие и являются генотипическими индикаторами. У *T. riparia* (исключительно вегетативное размножение) морфологические структуры цветка характеризуются относительно высокими значениями коэффициентов вариации и детерминации и относятся к экологическим, эколого-биологическим и биологическим индикаторам. В целом в системе «репродуктивный побег» морфологические признаки вегетативных органов (высота побега, длина и ширина листьев) являются экологическими, эколого-биологическим и биологическим индикаторами.

Благодарности

Авторы выражают признательность к б. н. Х.Х. Садыкову, сотрудникам Южно-Уральского государственного природного заповедника М.Ш. Барлыбаевой и Ю.В. Назаровой за содействие в поиске популяций видов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Красная книга Республики Башкортостан: в 2 т. Т. 1: Растения и грибы / под ред. Б.Н. Миркина. Уфа: Медиа Принт, 2011. 384 с.
2. Муллабаева Э.З., Ишмуратова М.М. Состояние ценопопуляций *Tulipa bibebershteniana* Schult. et Schult. fil. в Башкирском Зауралье // Итоги биологических исследований Башгосуниверситета. Уфа, 2002. С. 237-239.
3. Муллабаева Э.З. Особенности биологии, ценопопуляционные характеристики, тактики и стратегии выживания некоторых редких видов семейства *Liliaceae* и *Iridaceae* на Южном Урале: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Уфа, 2005. 20 с.
4. Мухаметшина Л.В., Муллабаева Э.З. Некоторые характеристики ценопопуляций *Tulipa patens* Agardh ex Schult. et Schult. fil в Башкирском Зауралье // Охраняемые природные территории – основа экологической устойчивости региона: материалы науч.-прак. конф., посвящ. 80-летию Башкирского природного заповедника. Уфа: АН РБ, Гилем, 2010. С. 120-125.
5. Мухаметшина Л.В., Ишмуратова М.М., Муллабаева Э.З. Демографическая характеристика видов рода *Tulipa* L. на Южном Урале // Изв. Сам. науч. центра РАН. 2013. Т. 15, № 3 (4). С. 1398-1401.
6. Мухаметшина Л.В., Ишмуратова М.М., Муллабаева Э.З. Изменчивость морфологических признаков видов рода *Tulipa* L. на Южном Урале // Изв. Сам. науч. центра РАН. 2014. Т. 16, № 5(3). С. 1650-1653.
7. Ценопопуляции растений: очерки популяционной биологии. М.: Наука, 1988. 184 с.
8. Глотов Н.В. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. Ч. 1. С. 146-149.
9. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. 1950. Сер. 3. Геоботаника. Вып. 6. С. 7-204.
10. Ходачек Е.А. Семенная продуктивность и урожай семян растений в тундрах Западного Таймыра // Бот. журн. 1970. Т. 55, №7. С. 995-1010.
11. Ходачек Е.А. Популяционные и ценогические аспекты изучения репродукции растений в условиях Арктики // Эмбриология цветковых растений (терминология концепций). СПб.: Мир и Семья, 2000. Т. 3. С. 432-439.
12. Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995. 224 с.
13. Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. Л.: Наука, 1964. Т. 3. С. 146-205.
14. Серебрякова Т.И. Учение о жизненных формах растений на современном этапе // Итоги науки и техники. Ботаника. М.: ВИНТИ, 1972. Т. 1. С. 84-169.
15. Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. 471 с.
16. Ростова Н.С. Корреляции: структура и изменчивость. СПб.: С.-Петербур. ун-т, 2002. 308 с.
17. Statsoft Inc., STATISTICA Data Analysis Soft System, Version 8.0, www. Statsoft.com.2007.
18. Куликов П.В. Конспект флоры Челябинской области (сосудистые растения). Екатеринбург; Миасс: Геотур, 2005. 537 с.
19. Князев М.С., Куликов П.В., Филлипов Е.Г. Тюльпаны родства *Tulipa biebersteiniana* (*Liliaceae*) на Южном Урале // Бот. журн. 2001. Т. 86, № 3. С. 109-119.
20. Определитель высших растений Башкирской АССР / Ю.Е. Алексеев, К.К. Габбасов и др. М.: Наука, 1988. 316 с.
21. Гребенюк А.В. О реакции генеративных особей эфемероидных геофитов на разную степень антропогенной трансформации естественных условий среды (на примере ценопопуляций *Tulipa patens*) // Методы популяционной биологии: сб. материалов докл. VII Всерос. популяционного семинара. Ч. 1. Сыктывкар, 2004. С. 51-52.

Поступила в редакцию 16.03.15

L.V. Mukhametshina, M.M. Ishmuratova, E.Z. Mullabaeva

BIOLOGICAL FEATURES AND CENOPOPULATION CHARACTERISTICS OF SPECIES OF THE GENUS *TULIPA* L. IN SOUTH URAL

The biological features have been investigated, including the study of ecological and phytocoenotic confinement, population characteristics and variability of morphological features of rare species of the genus *Tulipa* L. in the Southern Ural. The purpose of the study was a comparative analysis of ecological and phytocoenotic confinement, population characteristics and variability of morphological characters of *Tulipa patens*, *T. biebersteiniana* and *T. riparia*. The following methods were used: classical and contemporary population-ontogenetic methods (study of population, density, age spectrum, population indices, ratio of vegetative and seed reproductions, intra- and inter-population variability of morphological characters, structure of variability of characters and groups of signs of "reproductive shoot"), environmental and statistical methods, including cluster analysis for the separation of populations into clusters according to the eco-cenotic growing conditions. It is established that species are characterized by different strategies of reproduction

and dissemination. It is shown that the cenopopulation confinement and the character of anthropogenic impact are reflected in the ratio of age groups in the age spectra. Low, medium and high degrees of variability of morphological characters are revealed. The structure of the variability of morphological characters of *T. biebersteiniana*, *T. patens* and *T. riparia* is dissimilar and species-specific and depends on habitat conditions, vegetation timing and way of reproduction of species. The groups of features, reflecting the characteristics of the adaptive morphogenesis of species in growing conditions, are identified.

Keywords: *Tulipa bibebershteniana*, *T. patens*, *T. riparia*, South Ural, age range, structure of variability of morphological characters, type of reproduction, cluster analysis, cenopopulation.

Мухаметшина Лейла Венировна, аспирант
кафедры ботаники

ФГБОУ ВПО «Башкирский государственный университет»
50076, Россия, г. Уфа, ул. З. Валиди, 32
E-mail: tulipan87@mail.ru

Муллабаева Эльвира Зубаировна,
кандидат биологических наук, доцент кафедры ботаники

Сибайский институт (филиал)
ФГБОУ ВПО «Башкирский государственный университет»
453833, Россия, г. Сибай, ул. Белова, 21
E-mail: melviraz@mail.ru

Ишмуратова Майя Мунировна,
доктор биологических наук, профессор кафедры ботаники

ФГБОУ ВПО «Башкирский государственный университет»
50076, Россия, г. Уфа, ул. З. Валиди, 32

ФГБУ «Башкирский государственный
природный заповедник»
453580, Россия, Республика Башкортостан,
Бурзянский район, с. Старосубхангулово, ул. Карат, 2
E-mail: ishmuratova@mail.ru

Muhametshina L.V., postgraduate student
at Department of Botany

Bashkir State University
Z. Validi st., 32, Ufa, Russia, 50076
E-mail: tulipan87@mail.ru

Mullabaeva E.Z.,
Candidate of Biology, Associate Professor
at Department of Botany

Sibai Institute (branch) of Bashkir State University
Belova st., 21, Sibai, Russia, 453833
E-mail: melviraz@mail.ru

Ishmuratova M.M.,
Doctor of Biology, Professor at Department of Botany

Bashkir State University
Z. Validi st., 32, Ufa, Russia, 50076

Bashkir State Nature Reserve
Karat st., 2, s. Starosubhangulovo, Burzyansky
District, Republic of Bashkortostan, Russia, 453580
E-mail: ishmuratova@mail.ru