

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ РФ
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего образования

ПЕНЗЕНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

Факультет
физико-математических
и естественных наук

Кафедра
«Общая биология и биохимия»

Направление подготовки 44.03.01 Педагогическое образование

Профиль подготовки Биология

Форма обучения заочная

ВЫПУСКНАЯ КВАЛИФИКАЦИОННАЯ РАБОТА

на тему:

**«ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ *TULIPA BIEBERSTEINIANA*
SCHULT.& SCHULT.F. В УСЛОВИЯХ КУЛЬТУРЫ»**

Студент

Юськаева Диана Рафиковна

Руководитель

Фатюнина Ю.А.

Нормоконтролер

Клыченков С.В.

Работа допущена к защите (протокол заседания кафедры от 30.06.22 № 16)

Заведующий кафедрой

Карпова Г.А.

Работа защищена с отметкой

(протокол заседания ГЭК от 12.07.22 № 9)

Секретарь ГЭК

Клыченков С.В.

Пенза, 2022

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	3
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.....	6
1.1. Современные представления об объёме вида <i>Tulipa biebersteiniana</i> в связи с его полиморфностью.....	6
1.2. Особенности биологии и экологии в природных сообществах.....	12
1.3. Современное состояние популяций и необходимость охраны.....	31
1.4. Особенности интродукции и культивирования для сохранения <i>ex situ</i>	34
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	36
ГЛАВА 3. ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ.....	44
3.1. Фенологические наблюдения	44
3.2. Онтогенез <i>Tulipa biebersteiniana</i> в Пензенском ботаническом саду.....	50
3.3. Возрастные спектры микропопуляций <i>Tulipa biebersteiniana</i> в Пензенском ботаническом саду.....	54
3.4. Особенности внутреннего строения вегетативных органов <i>Tulipa biebersteiniana</i> в условиях культуры	60
3.5. Интродукция <i>Tulipa biebersteiniana</i> на пришкольном участке.....	64
ВЫВОДЫ.....	68
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	70

ВВЕДЕНИЕ

Tulipa biebersteiniana Schult. & Schult.f. – луковичный весенний эфемероид семейства лилейные (*Liliaceae*). Вид активно изучается в природных популяциях в связи с уязвимостью в современных условиях и необходимостью разработки мероприятий по его сохранению. Вид включен в региональные Красные книги **19 субъектов РФ**, в том числе в Красную книгу Пензенской области со статусом 2. В качестве одной из важных мер сохранения популяций тюльпана Биберштейна называется интродукция. Выращивание в условиях культуры. Как декоративное растение, *Tulipa biebersteiniana* имеет длительную историю интродукции – в Петербурге он был испытан ещё до 1875 г. [14], однако есть круг вопросов, которые по-прежнему недостаточно изучены – например, особенности репродуктивной биологии у разных экологических рас.

Важнейшее условие существования коллекций редких растений в ботанических садах, обеспечивающий необходимый уровень охраны в культуре – это переход от выращивания сравнительно малочисленных групп растений к формированию более крупных популяционных групп, в том числе многовидовых [23]. В связи с этим приобретает значимость популяционные исследования редких видов в культуре.

Выращивание редких растений на пришкольном участке, привлечение учащихся к научно-исследовательской работе по редким растениям – очень важная составляющая биологического и экологического образования, позволяющая решить ряд задач по формированию значимых компетенций образовательного стандарта.

В связи с **этой целью работы**: выявить особенности биологии *Tulipa biebersteiniana* в условиях культуры в Пензенской области.

Задачи: 1. Изучить особенности биологии *Tulipa biebersteiniana* в природных популяциях и культуре по литературным данным, наметить

наиболее важные и актуальные аспекты, которым нужно уделить внимание в рамках нашего исследования.

2. Освоить основные методы изучения биологии *Tulipa biebersteiniana* в условиях культуры.

3. Уточнить принадлежность возделываемых в Пензенском ботаническом саду экземпляров *Tulipa biebersteiniana* к экологической расе.

4. Выявить особенности прохождения фенофаз *Tulipa biebersteiniana* в культуре.

5. Изучить онтогенез *Tulipa biebersteiniana* в условиях Пензенского ботанического сада, определить возрастную структуру микропопуляций.

6. Изучить особенности внешнего и внутреннего строения вегетативных органов в условиях интродукции.

7. Организовать научно-исследовательскую работу учащихся по интродукции *Tulipa biebersteiniana* на пришкольном участке.

8. Дать практические рекомендации по культивированию *Tulipa biebersteiniana* в условиях Пензенской области.

В этой связи в качестве **объекта нашего исследования** микропопуляции *Tulipa biebersteiniana* на территории Пензенского ботанического сада имени И.И. Спрыгина и на пришкольном участке МБОУ СОШ №71.

Предмет исследования: факторы, влияющие на успешность интродукции *Tulipa biebersteiniana*.

Теоретическая значимость работы: впервые для Пензенской области представлены данные по интродукции *Tulipa biebersteiniana*.

Практическая значимость: проведенное нами исследование и его результаты позволили разработать рекомендации по выращиванию *Tulipa biebersteiniana* в наших природно-климатических условиях. Оно явилось основой для организации научно-исследовательской работы школьников МБОУ СОШ № 71.

Апробация. Результаты работы были доложены на XI Международной научно-практической конференции «Молодые учёные в решении актуальных проблем науки», г. Владикавказ, 20–26 декабря 2021 г.

Результаты работы **опубликованы**: Фатюнина Ю.А., Можаяева Г.Ф., Юськаева Д.Р. Интродукция *Tulipa biebersteiniana* в Пензенском ботаническом саду // Молодые ученые в решении актуальных проблем науки: материалы XI Международной научно-практической конференции. Владикавказ: изд-во «Веста», 2021. с.219 – 224

Ученица школы МБОУ СОШ № 71 Храмова Мария (7 класс) докладывала результаты своей научно-исследовательской работы на II региональном фестивале творческих открытий и инициатив «Леонардо» стала призёром; на XXVI научно-практической конференции школьников города Пензы «Я исследую мир», призёр (2-е место); на XXI Экологическом форуме школьников г. Пензы имени И.И. Спрыгина (диплом 2 степени); научно-исследовательская деятельность Марии освещалась местными СМИ.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. Современные представления об объёме вида *Tulipa biebersteiniana* в связи с его полиморфностью

По современным представлениям род *Tulipa* L. объединяют 119 видов [63]. Подробно изучена систематика, биология и экология, происхождение рода, история введения в культуру (рис. 1) [5, 14, 16, 23, 27, 28].



Рисунок 1. Природный ареал рода Тюльпан (красный цвет) и ареал в условиях интродукции (желтый цвет) [62]

Вид *Tulipa biebersteiniana* Schult. & Schult.f. описан в 1829 г. австрийским ботаником **Йозефом Августом Шультесом** (1773–1831) и его сыном **Юлиусом Германом Шультесом-младшим** (1804–1840) по образцам из Северного Кавказа (между Моздоком и Кизляром). Собрал эти образцы видный российский ботаник немецкого происхождения **Фёдор Кондратьевич Биберштейн-Маршал** (1768–1826), изучавший флору Кавказа, поэтому фамилию первого коллектора Шультесы решили увековечить в видовом эпитете. Тип находится в Санкт-Петербурге, как и самые старые гербарные образцы, собранные С.М. Смирновым на территории Западного Казахстана (16.04.1870) [51].

Tulipa biebersteiniana Schult. & Schult.f.– сложный в систематическом отношении, полиморфный вид, принадлежащий к подроду *Eriostemon* (Boiss.) Hall. До сих пор нет единого мнения об объеме этого таксона. Довольно остро стоит проблема неоднозначности таксономической трактовки его структуры [47].

Например, в 70-е гг. прошлого века С.К. Черепанов, критически пересмотревший известные ему виды тюльпанов, счёл возможным отнести к этому виду ряд других, прежде выделявшихся отдельно синонимов – *Tulipa graniticola* (Klok. & Zoz) Klok., *T. hypanica* Klok. & Zoz, *T. ophiophylla* subsp. *bestashica* Klok. & Zoz, *T. ophiophylla* subsp. *dometzica* Klok. & Zoz, *T. ophiophylla* subsp. *graniticola* Klok. & Zoz, *T. quercetorum* Klok. & Zoz, *T. scythica* Klok. & Zoz. (1975).

На сайте The Plant list [63] как синонимы *T. biebersteiniana* Schult. & Schult.f. перечислены 20 таксонов, ранее считавшиеся самостоятельными видами и подвидами, что, несомненно, свидетельствует о полиморфности вида. Иногда говорят о видовом комплексе.

В нашей стране наиболее активно обсуждается вопрос о так называемых **мезофильной и ксерофильной расах** тюльпана Биберштейна. Между ними выявлено много морфологических, фенологических, экологических и других отличий.

Например, по мнению М.С. Князева с соавторами [17], *Tulipa biebersteiniana* s.l. (в широком смысле) представлен на востоке ареала двумя расами, которым он предлагает присвоить ранг самостоятельных видов: *Tulipa biebersteiniana* s.str. и *T. scythica*, различающихся по экологии, особенностям онтоморфогенеза и способности к вегетативному размножению. *Tulipa scythica* Klokov et Zoz тяготеет к каменистым степям, солонцам, обнажениям мела и известняка. *T. scythica* более близкородственен *T. patens* (виды различаются только окраской цветков), чем к *Tulipa biebersteiniana* s.str. Отличия ряда других видов, описанных в пределах комплекса *Tulipa biebersteiniana* s.l. связаны с возрастными состояниями и

условиями произрастания, поэтому их следует считать синонимами *T. scythica* (*T. ophiophilla*, *T. graniticola*), либо *Tulipa biebersteiniana* s.str. (*T. quercetorum*).

Таким образом, М.С. Князев предлагает за ксерофильной формой закрепить название *Tulipa scythica* Klokov et Zoz, а за мезофильной формой – тюльпан Биберштейна в узком смысле *Tulipa biebersteiniana* s. str. = *T. quercetorum*. Кроме того, на Южном Урале автор обнаружил, новый по его мнению вид – триплоидную стерильную форму, обитающую по долинам крупных рек *T. riparia* Knjasev, Kulikov et Philippov (т. прибрежный) [17].

На сайте The Plant list обе расы, о которых пишет М.С. Князев с соавторами, и новый вид *T. riparia*, обозначены как синонимы *Tulipa biebersteiniana*. Под названием «тюльпан лесной» фигурирует другой вид *T. sylvestris* L. – типовой вид рода, в одичавшем виде встречающийся в Европе.

Украинские ботаники предпочитают называть мезофильную расу тюльпана Биберштейна тюльпаном дубравным – *T. quercetorum* Klok. et Zoz (*T. sylvestris* auct. non L., *T. biebersteiniana* auct. p.p.).

В.М. Васюков с соавтором [7] для флоры Пензенской области также упоминает этот вид под именем тюльпана дубравного *Tulipa quercetorum* Klokov et Zoz, 1936 (*T. biebersteiniana* auct. non Schult. et Schult.f.).

Полиморфность тюльпана Биберштейна проявляется и в фенологическом отношении. Так, **Л.Ф. Яндовка, Т.А. Лосева** [61] при изучении популяции в Тамбовской области на протяжении двух вегетационных периодов 2013–2014 гг. обнаружили 2 группы, отличающиеся как по срокам цветения, так и по морфологии цветка. Растения 1-й группы начинали вегетацию при 0°C, сразу после схода снежного покрова, то есть на 8–10 дней раньше растений 2-й группы (для которых была необходима среднесуточная температура 8°C). Растения 1-й группы закрывали на ночь лепестки околоцветника, в то время как у растений 2-й группы это явление практически не выражено или отсутствует. Растения 1-й группы имели мелкие лепестки (на 23–38%). **Растения 2-й группы не формировали**

семян. Авторы связывают это с неблагоприятными температурными условиями, но причина, по нашему мнению, может быть в том, что поздно зацветающая группа растений – это триплоидная форма, что приводит к стерильности. Авторы не описывают, из каких сообществ взяты экземпляры, поэтому точнее сказать нельзя, но вполне возможно, что наблюдаемые различия – это видовые особенности.

Очень важное изучение 2 экологических рас было выполнено недавно **молдавскими ботаниками** в долине реки Днестр. Ксерофильные популяции были изучены в пределах крутого ($15-20^\circ$) известнякового склона, в сообществах с бородачом обыкновенным, лапчаткой поникшей, мускари. Мезофильные популяции – в урочище под кронами дуба и граба вместе с хохлатками, медуницей лекарственной, фиалкой приятной.

Авторы установили ряд **морфологических отличий** между популяциями. Генеративные особи **ксерофильных** популяций имели **меньшие** размеры: например, по длине цветоносов ($10,7 \pm 3$ см) в 2,5 раза уступали представителям мезофильных популяций ($26,2 \pm 1,3$ см). Генеративные особи формировали побеги с 3 листьями (у мезофильных – с двумя) меньших размеров: например, в 2 раза более узкие нижние листья ($9,8 \pm 0,7$ мм, у мезофильных $18,5 \pm 0,8$ мм) меньшей длины ($14,5 \pm 0,8$ см, у мезофильной $19,8 \pm 0,7$ см).

Генеративные особи ксерофильных популяций формировали **мелкие цветки** (ширина наружного лепестка $7,3 \pm 0,8$ мм, внутреннего $11,3 \pm 0,9$ мм; у мезофильных форм $9,0 \pm 0,2$ мм и $15,8 \pm 0,4$ мм соответственно).

Самые главные морфологические отличия в строении цветка заключались в том, что цветки ксерофильных популяций имели **тычинки одинаковой длины с пестиком** (рис. 2), а цветки мезофильных популяций – более длинный пестик и короткие тычинки. Авторы ошибочно называют это явление гетеростилией, полагая, что в ксерофильных популяциях строение цветка способствует самоопылению, а удаление пыльников от рыльца в цветках мезофильной расы его затрудняет.

Под гетеростилией понимают наличие в популяции нескольких типов цветков, при этом эффективное опыление возможно только между цветками разных типов. А в случае с двумя расами тюльпана Биберштейна это не так, и авторы в своем исследовании это доказали, поэтому термин «гетеростилия» использован не корректно, но это не уменьшает ценности исследования.

Обращает на себя внимание, что особи ксерофильной популяции образовывали семена, а у особей мезофильной популяции образования семян не происходило (единичные коробочки при этом формировались, но без жизнеспособных семян). Для уточнения особенностей размножения, авторы статьи пересадили в культуру особи мезофильных популяций, применили принудительное (дополнительное) опыление, но вызвать образование семян авторам так и не удалось. При этом в культуре была отмечена высокая приживаемость генеративных особей, столонообразование, способствовавшее расселению растений и освоение новых территорий, хорошая перезимовка без выкапывания луковиц, ежегодное цветение.

В природных условиях в мезофильных популяциях авторы также не обнаружили ни коробочек с семенами, ни проростков, в то время как в ксерофильных популяциях проростки имелись и хорошо отличались от ювенильных особей не только меньшими размерами, но и отсутствием остатков чешуй прошлогодней луковички.

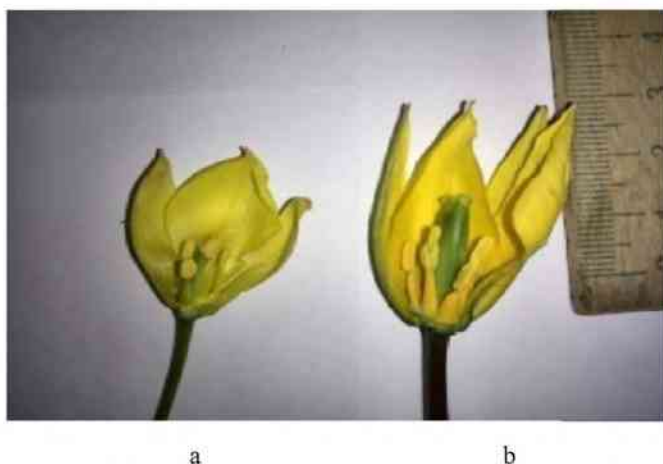


Рисунок 2. Строение цветка ксерофильной (a) и мезофильной (b) популяций *T. biebersteiniana* Schult. et Schult. f. в Молдавии [47]

Всё это говорит о том, что самоподдержание мезофильных популяций происходит только вегетативным способом, видимо, по причине стерильности триплоидов. Это находит отражение и в плотности популяций и в размещении особей: ксерофильные популяции небольшие, но с высокой плотностью и контагиозным (групповым) размещением; мезофильные – обширные, но с пониженной плотностью и равномерным размещением.

Популяции в обоих экотопах оказались неполночленными (за счет отсутствия сенильных особей, а мезофильная – и проростков), молодыми, левосторонними). У представителей обеих экологических групп формировались столоны, но у мезофильных особей – плагиотропные, у ксерофильных – вертикальные столоны заглубления.

Отсутствие семенного размножения у мезофильной расы неоднократно наблюдали и другие исследователи в Тамбовской области [61], в Московской области.

Всё это можно интерпретировать как стерильность мезофильной расы, позволяет говорить о генетически закрепленном вегетативном размножении, и позволяет рассматривать ее как самостоятельный вид.

Этой же точки зрения придерживаются Zonneveld (2009), Everett (2013), на основании разницы в весе геномов (C-value nr): у *T. bibersteiniana* вес генома составляет $56,7^{2x}$; у *T. sylvestris* – $62,0^{2x} \dots 120,9^{4x}$ [9].

Тем не менее, ряд авторов (Christenhusz с соавторами (2013)), продолжают считать тюльпан Биберштейна (*T. bibersteiniana*) синонимом тюльпана лесного (*T. sylvestris* auct. non L.). Эта точка зрения отражена и на сайте The Plant List [63].

Таким образом, к единому мнению относительно объема таксона *T. bibersteiniana* современные исследователи не пришли, поэтому приходится уточнять в каждом конкретном случае, какая группа имеется в виду – в широком смысле, как 2 расы, или в узком смысле – как мезофильная раса. При этом некоторые ученые предпочитают мезофильную расу называть *Tulipa quercetorum* Klokov et Zoz или *T. sylvestris* auct. non L., так как первые

сборы, сделанные Биберштейном и описанные Шультесами, принадлежат, конечно, так называемой ксерофильной расе в предгорьях Кавказа.

1.2. Особенности биологии и экологии в природных сообществах

Tulipa biebersteiniana Schult. et Schult. f. – это **субтуранский** элемент флоры по классификации географических типов Н.Н. Портениера – А.Л. Иванова (в эту группу относят виды, ареалы распространения которых охватывают лесостепную и степную часть Восточно-Европейской и Западно-Сибирской провинций Евро-Сибирской области и Туранскую провинцию Ирано-Туранской области) [56].

Полиморфизм вида находит отражение в описании ареала. Одни авторы описывают его как **евроазиатский степной** вид с разорванным ареалом [29]; другие – как **восточноевропейско-западноазиатский опушечно-степной** вид [8]; третьи – как **восточноевропейско-кавказо-азиатский лесостепной и степной** вид [25].

Если понимать объем вида в широком смысле, то ареал включает лесостепную и степную зоны Средней и Восточной Европы, Кавказ, Северный Казахстан, Малую Азию, Среднюю Азию, незначительно заходит в Западную Сибирь (по р. Уй в Курганской области) [38].

Восточноевропейско-кавказо-азиатский лесостепной и степной вид, встречающийся в Южной (Балканы) и Восточной Европе, на Кавказе, в Малой Азии, Иране, Западной Сибири, Средней Азии [25]. На Северном Кавказе встречается от Краснодарского края до Кизляра. В Чеченской Республике по Терскому и Сунженскому хребтам, в Затеречье [48].

Одна из интересных тенденций, отмеченных в последнее время – это расширение ареала (за счет популяций мезофильной расы) на север. Так, например, одно из самых северных местообитаний вида не так давно обнаружено в республике Мордовии, что связывают с заносом луковиц во время половодья [54].

Аналогичные находки были сделаны во Владимирской области в пойме правого берега р. Клязьма близ автомобильного моста на трассе М-7 [3, 4]. В 2006 г. здесь была найдена микропопуляция численностью около 20 экземпляров площадью до 1 м² на влажной затопляемой поляне близ разреженной дубравы. В 2008 г. в 20 м от первой группы обнаружена вторая, более малочисленная. К 2015 г. общая численность растений в 2 группах достигла 300 экз., из них на генеративные особи приходилось не более 10%. В отдельные годы цветения вообще не наблюдалось [5–7]. За все годы наблюдений семена никогда не вызревали [57]. Авторы связывают это с неблагоприятными низкими температурами, но мы предполагаем, что истинная причина – триплоидность и обусловленная ей стерильность. Это самая северная популяция тюльпана Биберштейна из известных в настоящее время; она удалена от ближайших соседних местообитаний более чем на 300 км. Авторы, указывая на близость автотрассы, не исключают заносное происхождение популяций [61]. Хотя и естественное происхождение тоже возможно, так как это затопляемая пойма.

Сходные тенденции – расширение ареала на север лесной мезофильной расы тюльпана Биберштейна – были выявлены и на территории Московской области [60]. Характерно, что плодов авторы также не обнаружили.

Сравнивая характеристику **экологической приуроченности** тюльпана Биберштейна у разных авторов, нужно иметь ввиду, что речь идет, возможно, о разных видах – исходном диплоидном $2n = 24$ [22] и триплоидном, возникшим в результате полиплоидии.

Одни авторы описывают вид как мезо-мегатроф [22], нуждающийся в богатых азотом почвах, но в то же время, например, Астраханской области вид встречается в качестве временного доминанта на гривах в Волго-Ахтубинской пойме, на полужакрепленных песках, на бэровских буграх [33]; для подобных местообитаний характерны в большей степени олиготрофные условия. В Ульяновской области [24], в Краснодарском крае [29] и в ряде других областей ведет себя как кальцефил, иногда как галофит.

Вид требователен к хорошей освещенности, гелиофит; лесные популяции приурочены к опушкам и положительно реагируют на увеличение светового довольствия.

Описывая потребности в увлажнении, одни авторы характеризуют вид как ксеромезофит, другие как мезофит [38], подчеркивая необходимость постоянного увлажнения в течение вегетационного сезона).

Видовой комплекс встречается в сухих степях, в том числе кустарниковых и каменистых, как в Зауралье [14], на засоленных почвах и солонцах, на влажных или затопляемых местах, по краям осиновых «кустов», в поймах, на приречных скальных уступах, на лугах (от влажных до остепненных), лесных опушках и полянах, проникает в лес.

На юге ареала произрастает не только в составе степных сообществ, но и полупустынных и пустынных сообществ.

В Чеченской республике обитает как на равнине, так и в предгорьях, как в песчаных степях, на сухих склонах, так и на глинистых почвах, в относительно влажных и в сухих местах [48]. В Ставропольском крае распространен по всей равнинной зоне, на Прикалаусских высотах и на Ставропольской возвышенности [56].

На территории Астраханской области встречается в качестве временного доминанта на гривах в Волго-Ахтубинской пойме, на полузакрепленных песках, на бэровских буграх [33].

Таким образом, в целом для видового комплекса характерен весьма широкий диапазон экологической валентности по основным экологическим факторам.

В Пензенской области вид встречается по опушкам и полянам разреженных пойменных широколиственных лесов, среди кустарников и на примыкающих участках пойменных настоящих и остепненных лугов. Предпочитает рыхлые, песчаные субстраты [30].

В.М. Васюков для нашей области даёт его как *Tulipa quercetorum* Klokov et Zoz, 1936 (*T. biebersteiniana* auct. non Schult. et Schult.f.) и

характеризует его как вид разреженных лиственных лесов, лесных полян и опушек (без акцента на пойменные местообитания)

Жизненная форма по Раункиеру – криптофит, луковичный геофит. По И.Г. Серебрякову – многолетнее луковичное растение. В работах ряда авторов [18] уточняется, что луковица ежегодно заменяется, таким образом, жизненную форму можно охарактеризовать как олигокарпический столонообразующий многолетник. По классификации **жизненных форм** луковичных растений М.В. Барановой [3], *T. biebersteiniana* относится к поликарпическим растениям с небольшим малолистным удлиненным надземным побегом и однолетней туникатной луковицей, весенний эфемероид.

По особенностям фенологии – весенний эфемероид. Во время цветения образует красочный аспект [10].

Средняя продолжительность цветения в Центральном Черноземье составляет 7–14, а вегетации – 53–69 дней [52]. По другим данным (Тамбовская область) период вегетации от появления вегетативных органов до цветения длится 33 дня, до отмирания листьев 87, до созревания семян 99 дней. Семена прорастают только осенью, всхожесть – 81,7%. В неблагоприятных условиях предгенеративный период и формирование столонов может продолжаться многие годы [61].

В условиях Ингушетии весеннее развитие – отрастание листьев – начинается в конце февраля – начале марта. От начала вегетации до начала цветения проходит в среднем 25–30 дней. Массовое цветение наблюдается во 2–3 декаде апреля. Продолжительность цветения сильно зависит от температурных условий и варьирует в зависимости от погодных условий, в среднем 14–16 дней, как и в Центральном Черноземье. От конца цветения до окончания вегетации проходит 30–35 дней. Таким образом, продолжительность периода вегетации составляет 120–130 суток, то есть на 3–4 недели больше, чем в условиях Центрального Черноземья [58].

В условиях Тамбовской области в разные годы фазы цветения и бутонизация отмечены: 01.05.1997 (бутоны), 25.04.1999 (разгар), 07.05.2006, 13.05.2007, 02.05.2010 (начало), 02.05.2011, 08.05.2011, 27.04.2014 (разгар) [44].

Морфология. Побег 16–40 см высотой. Стебель с двумя (редко более) линейными, голыми прикорневыми листьями, нижний из которых более широкий. Луковица яйцевидная, 1–2 см в диаметре, с чёрно-бурыми или почти чёрными оболочками. Цветки в числе 1 (5), до распускания поникающие. Листочки околоцветника жёлтые, снаружи часто с фиолетовым или зеленоватым оттенком, 15–40 мм (в Ингушетии до 60 мм!) длины, острые, наружные вдвое шире внутренних. Тычинки вдвое короче околоцветника, нити их с волосистым кольцом. Выделено 5 фаз развития цветков, основные опылители [61]. Опыляется пчелами, мухами, жуками, осами [10]. Коробочка 1,5–2,5 см длины, на верхушке заострённая. Бутон поникает перед цветением. Семена темно-коричневые, плоские, треугольные [10].

В Самарской области в сообществах в пойме реки в сообществах с кострцом безостым и мятликом узколистным, на солонцовом лугу в сообществах с лисохвостом тростниковидным, осокой ранней, на остепненном лугу с мятликом узколистным изучена морфология семян и плодов [20]. У исследуемых растений тюльпана Биберштейна длина коробочки колеблется в пределах 10,49–26,97 мм (в среднем – 18,68 мм), ширина: в среднем 8,41 мм у экземпляров на суходольном лугу; 9,3 мм – на солонцовом лугу. с вариацией от 5,58 до 12,09 мм. Неразвитые семена составляли не более 13 % от общего количества семян.

Указывается возможность **двух способов размножения**: вегетативного и семенного. Одни авторы указывают в качестве основного способа размножения семенной, как например, для популяций в Астраханской области. Семена разносятся ветром [10] или разбрасываются при растрескивании сухой коробочки [62]. Известно, что урожайность семян, их

полевая всхожесть, запас семян в почве выше в степных местообитаниях вида, в сравнении с опушечными, лесными и луговыми. Отмечена крайне малая доля генеративных особей в лесных ценопопуляциях вида и **низкое качество семян**. По мнению Е.А. Кобозевой, одна из причин нарушения семенного размножения – **низкое качество пыльцы**. На северной границе ареала вида жизнеспособными оказались только 1–10% изученных пыльцевых зерен.

Другие авторы называют оба способа как равнозначные. Третьи отмечают преимущественно вегетативный способ, реже семенами, как например, для Курская области, для Тамбовской области, для Мордовии, Московской, Владимирской областей [61], для Пензенской области указано, что размножается вегетативно [19]. Учитывая данные молдавских авторов, вегетативное размножение – единственная форма самоподдержания численности триплоидной мезофильной расы.

Вегетативное размножение осуществляется за счет заложения в луковице верхушечной и одной или двух пазушных почек, которые выносятся за пределы материнской луковицы посредством столона. Вегетативно размножаются *im* и преимущественно *v* растения, крайне редко – *g* растения.

Столон у тюльпана Биберштейна имеет листо-стеблевую природу. Происходит одностороннее поперечное разрастание стебля, т.е. донца луковицы, и основания листа. У *im* и *v* особей разрастается основание влагалища ассимилирующего листа, у *g* особей и в случае формирования двух столонов – ещё и основание низового листа (покровной чешуи почки возобновления).

Луковичные столоны полифункциональны: наряду с осуществлением вегетативного размножения, они защищают почку возобновления, ежегодно погружают её в глубь почвы (*y j* и *im* особей семенного происхождения) или перемещают в горизонтальном направлении (*y im* и *v* растений), накапливают и транспортируют запасные вещества. Столон закладывается в

начале октября, а активный его рост начинается весной. Удлинение столона происходит за счет деления мелких клеток на верхушке и роста растяжением паренхимных клеток в основной части столона, что сходно с ростом корня в. Поскольку в течение некоторого времени на значительном расстоянии друг от друга существуют 2 почки возобновления, связанные столоном, можно говорить о сезонной полицентричности особей. В результате вегетативного размножения в ЦП тюльпана образуются диффузные клоны [19].

Подробно изучен **морфогенез** в природных сообществах Пензенской области [19]. Авторы выделяют 3 этапа.

1. Внутрипочечный, или эмбриональный этап. Монокарпический побег условно n порядка формируется из почки возобновления, которая закладывается **в третьей декаде июля** в пазухе внутренней запасавшей чешуи (третьего катафилла) материнской луковицы, у основания зачатка удлиненного побега $n-1$ порядка. Эта почка находится на стадии почечной инициации и имеет вид меристематического бугорка. Переход к этапу почечного примордия произойдет только **в августе**, когда в почке начнется заложение первых катафиллов. Уже **к концу августа** почка возобновления n порядка состоит из зачатка покровной чешуи (первый катафилл), двух зачатков запасавших чешуй (второй и третий катафиллы) и конуса нарастания. **К концу сентября – началу октября** она достигает длины 3–4 мм. У цветущих растений их пазушные почки возобновления смещаются в короткий боковой вырост внутри материнской луковицы. Этот вырост образуется в результате одностороннего вытягивания в горизонтальном направлении оси почки возобновления и её срастания с влагалищем первой запасавшей чешуи. В результате, луковицы становятся ассиметричными.

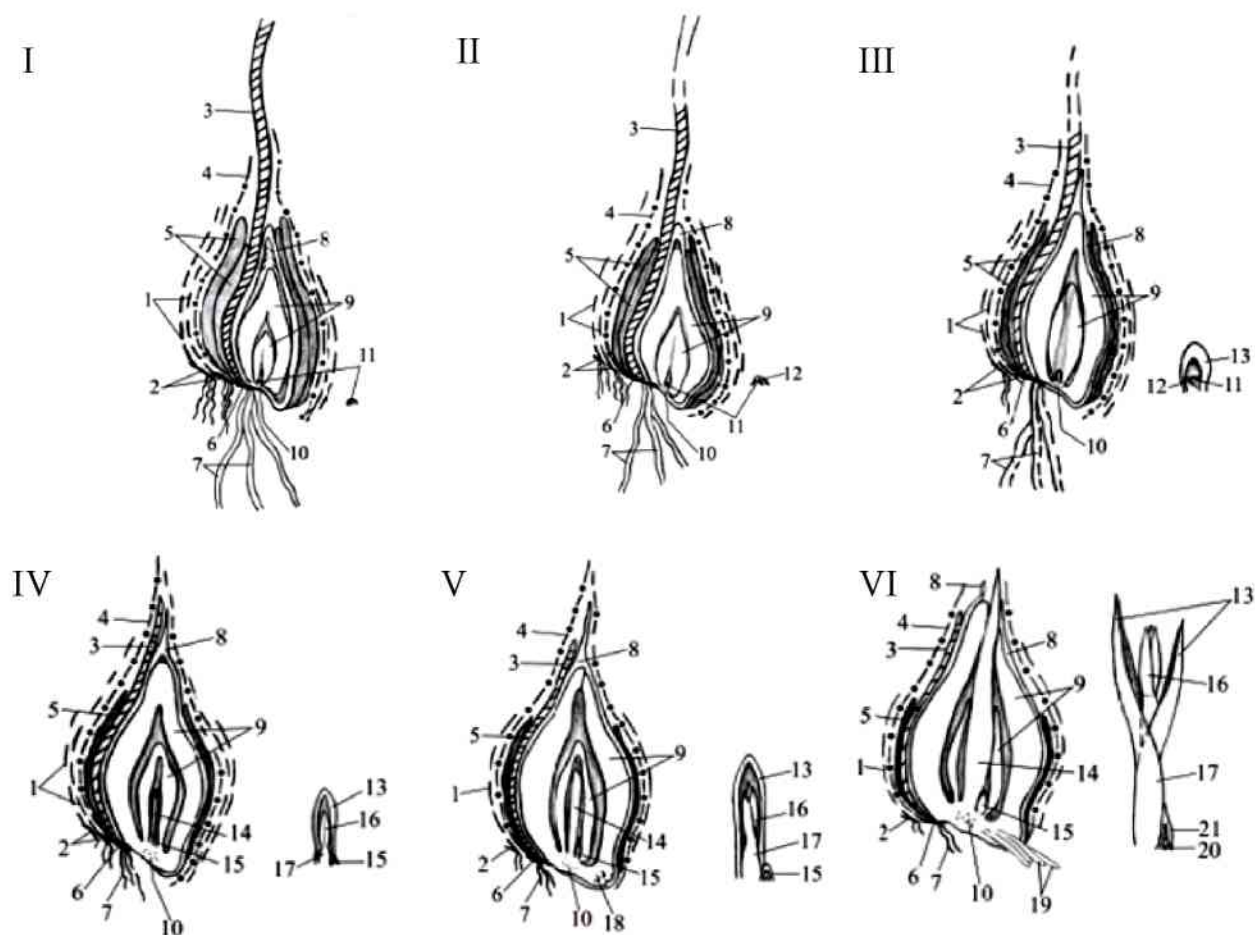


Рисунок 3. Морфогенез *T. biebersteiniana* [19]

I – последняя декада апреля – первая декада мая, *II* – вторая – третья декада мая, *III* – июнь, *IV* – июль, *V* – август, *VI* – первая половина октября

1 – покровный чехол, 2 – донца прошлых лет с остатками придаточных корней, 3 – цветonoсная часть побега $n-1$ порядка, 4 – Покровная чешуя побега $n-1$ порядка. 5 – Запасающая чешуя побега $n-1$ порядка, 6 – донце $n-1$ порядка, 7 – Придаточные корни побега $n-1$ порядка, 8 – Покровная чешуя (первый катафилл) побега n порядка, 9 – Запасающие чешуи (второй и третий катафиллы) побега n порядка, 10 – Донце n порядка, 11 – Конус нарастания, 13 – Примордий, 14 – Зачаток ассимилирующего листа побега n порядка, 15 – Почка возобновления $n+1$ порядка, 16 – Зачаток цветка на побеге n порядка, 17 – Зачаточный стебель побега $n+1$ порядка, 18 – Зачатки придаточных корней побега n порядка, 19 – Придаточные корни побега n порядка, 20 – Конус нарастания побега $n+1$ порядка, 21 – Зачаток низового листа побега $n+1$ порядка. Пунктирной линией показаны отмирающие части.

В апреле – мае следующего года, когда вегетирует побег $n-1$ порядка, в почке возобновления n порядка начинается активный рост низовых листьев (одной покровной и двух запасяющих чешуй) (рис. 3, I). Цветоносный побег $n-1$ порядка активно ассимилирует питательные вещества, которые накапливаются в чешуях побега n порядка, за счет чего они быстро увеличиваются в размере (рис. 3, II). Формируется замещающая луковица, которая является пока по сути незрелой почкой. К концу вегетации материнского побега $n-1$ порядка (конец мая) в замещающей луковице (почке возобновления n порядка) начинают закладываться первые зачатки ассимилирующих листьев (рис. 3, II). В июне они продолжают развиваться.

К середине июня материнское растение заканчивает свою вегетацию. Сначала отмирает его надземная часть, полностью истощаются запасяющие чешуи, а к концу июня – началу июля отмирают придаточные корни. Новая замещающая луковица n порядка начинает самостоятельное существование (рис. 3, III). Наступает период летнего покоя растения. В это время отложенные в чешуях замещающей луковицы запасные питательные вещества (крахмал) преобразуются в доступные формы и используются на процессы органогенеза.

К середине июля замещающая луковица n порядка находится на этапе зрелой почки, так в ней заложены все метамеры вегетативной части будущего побега, т. е. ёмкость почки максимальная – 5–6 метамеров, конус нарастания побега n порядка только начинает дифференцироваться в цветок. **К концу июля** все части цветка уже заложены (рис. 3, IV). В период формирования цветка междоузлие, разграничивающее укороченную и будущую цветоносную части побега, начинает активно разрастаться. К концу июля длина зачатка удлиненного побега составляет 0,6 см. У основания цветоносной части в виде меристематического бугорка, высотой не более 1 мм, закладывается новая внучатая почка возобновления – побег $n+1$ генерации (рис. 3, IV).

В начале августа в ткани донца молодой луковицы начинают закладываться новые придаточные корни (рис. 3, V). Последующие два месяца они растут в ткани донца, к концу сентября появляются наружу, а к 10 октября достигают 1 см длины (рис. 3, VI). **К началу октября** луковицы бывают укорененными. Корнеобразование в донце тюльпанов происходит непродолжительное время, и если, при пересадке луковиц тюльпана в осеннее время повредить корневую систему, регенерации корней не произойдет, и растение погибнет.

К концу августа длина зачатка удлиненного побега увеличивается до 1,1 см. В завязи пестика формируются 3 гнезда. Внучатая почка возобновления ($n+1$ генерации) к этому времени практически не увеличивается в размере (рис. 3, V). Однако с момента заложения (в конце июля) в ней протекают интенсивные органообразовательные процессы: в ее составе уже различимы зачаток покровной чешуи и два зачатка запасующих чешуй (рис. 3, V). **К концу сентября – началу октября** завершается формирование цветка (процессы микро- и макроспорогенеза). Значительно увеличивается длина цветоносного побега n порядка (она составляет 1,8–1,9 см) и длина почки возобновления $n+1$ порядка (0,4 см) (рис. 3, VI). Таким образом, осенью года, предшествующего цветению, в луковице полностью сформирован монокарпический побег.

Общая длительность внутрпочечного этапа развития монокарпического побега *T. biebersteiniana* составляет, таким образом, 21 месяц (с третьей декады июля первого вегетационного сезона по середину апреля третьего вегетационного сезона) [19].

2. Внечпочечный, или постэмбриональный этап. Весной третьего вегетационного сезона от момента заложения монокарпического побега n порядка начинается активный рост удлиненного побега. Так как с осени все органы побега уже заложены, растение быстро развивается: вегетирует и цветет. Наступление фенофаз цветоносного побега колеблется по годам и зависит от погодных условий. Так, апрельские похолодания могут вызвать

задержку цветения на неделю. В Пензенской области цветение начинается в конце апреля – начале мая, заканчивается не позже первой декады мая, а в начале июня цветоносный побег полностью засыхает. Истощаются и засыхают луковичные чешуи n порядка. На смену приходит побег следующего $n+1$ порядка. Продолжительность внепочечного этапа развития составляет 1–1,5 месяца.

3. Вторичная деятельность побега (жизнь базальной части побега в составе многолетнего тела растения) монокарпического побега фактически отсутствует, так как после надземной вегетации, цветения и плодоношения побег полностью отмирает. Это позволяет отнести *T. biebersteiniana* к **вегетативным малолетникам**. Отмершие луковичные чешуи (прежде всего покровные, так как запасающие перегнивают быстрее) нескольких генераций входят в состав покровного чехла луковицы тюльпана. В ценопопуляциях Пензенской области были обнаружены виргинильные и генеративные особи, имеющие в составе покровного чехла 10 отмерших покровных чешуй прошлогодних генераций, перемежающихся с недоразложившимися запасающими чешуями прошлых лет. Такой чехол, с одной стороны, защищает новую замещающую луковицу от механических повреждений, поддерживает определенную влажность и температурный режим, с другой стороны, способствует развитию различных микроорганизмов, в том числе и болезнетворных. Таким образом, общая продолжительность морфогенеза монокарпического побега *T. biebersteiniana* складывается из длительного внутрипочечного (21 месяц) и краткого внепочечного (1–1,5 месяца) этапов и составляет в целом 22–22,5 месяца. Это на 2–4 месяца короче, чем указывает М.В. Баранова [5] в целом для рода *Tulipa* (24–26 месяцев) [19]. В условиях Пензенской области подробно изучен **онтогенез** тюльпана Биберштейна в природных сообществах (рис. 4) [19].

Авторы отмечают, что по литературным данным известно 7 онтогенетических состояний: семя (se), проросток (p), ювенильное (j), имматурное (im), виргинильное (v), генеративное (g) и сенильное (s) [43].

О времени прорастания семян в природных условиях существуют разные мнения. В условиях Ставрополя они прорастают в течение лета. В окрестностях Саратова от начала апреля до начала мая. Семена прорастают в довольно широком диапазоне температур: (0–2–18–20°C), оптимальной для развития зародыша является низкая положительная температура 8–10°C, при которой семена начинают прорасти быстрее и имеют самую высокую всхожесть, повышенная температура вызывает загнивание семян [45].

Проростки образуются в результате надземного прорастания [45].

Семядоля имеет гаусториальную часть, заключенную, в эндосперм, влагалищную, выполняющую функцию ассимиляции. Влагалище семядоли расширено и окружает зародышевую почечку. Гипокотиль почти не выражен. Главный корень достигает 2–3 см. Он не обладает способностью к сокращению и не участвует во втягивании проростка в почву. Первичное углубление верхушечной почки проростка происходит за счет геотропически положительного роста основания влагалищной части семядоли и гипокотыля, который приводит к образованию stolона. Столон в поперечном сечении округлый, полый по всей длине. На самом дне полости помещается верхушечная почка проростка, сместившаяся туда благодаря разрастанию узла проростка и основания. Длина stolона у проростков 5–12 мм. По завершению роста stolона в длину начинается активный рост почки. На верхушке stolона из зародышевой почки развивается один низовой чешуевидный лист, являющийся запасающей чешуей. После того, как stolон и луковица сформировались, отмирает главный корень и семядоля. Столон засыхает и в виде покровной чешуи окружает молодую луковицу.

В исследованных ценопопуляциях семенное возобновление не отмечено или было слабым, **главную роль в самоподдержании играет вегетативное размножение** с омоложением потомков, к которому способны преимущественно прегенеративные растения (im, v). В результате возможна реализация двух вариантов онтогенеза – сокращенный (при вегетативном

размножении –v–im, j; im–j), и относительно редкий полный (при семенном размножении – se–pl–j–im–v–g–s).

Ювенильные (j) растения имеют один шиловидный лист длиной 4–18 см и туникатную луковицу из одного замкнутого влагалища ассимилирующего листа, одной замкнутой запасющей чешуи и верхушечной почки возобновления. Так как в состав луковицы входят листья и низовой, и часть листьев средней формации, она относится к смешанному типу. Верхушечная почка возобновления особей семенного происхождения ежегодно углубляется на 0,5–2 см с помощью stolона. Ювенильные особи вегетативного происхождения **столона углубления не развивают**, так как их луковицы уже находятся на глубине взрослого растения. Вместо stolона углубления формируется короткий боковой вырост внутри материнской луковицы, как у взрослых растений. До цветения растение нарастает моноподиально.

Имматурные особи (im) отличаются от j более крупной листовой пластинкой (7–21 см) линейно-ланцетной формы, большим числом однолетних придаточных корней. У особей семенного происхождения продолжается углубление почки возобновления. Образующийся stolон может расти не только вглубь, но и вбок, начиная выполнять не только функцию углубления почки возобновления, но и функцию расселения. Длина stolона углубления – 3–4 см. Принципиальное отличие j и im растений семенного и вегетативного происхождения заключается только в наличии или отсутствии stolона углубления. У имматурных особей вегетативного происхождения хорошо выражен покровный чехол, так как почка возобновления – замещающая луковица – не заглубляется, а остается в пределах материнской луковицы.

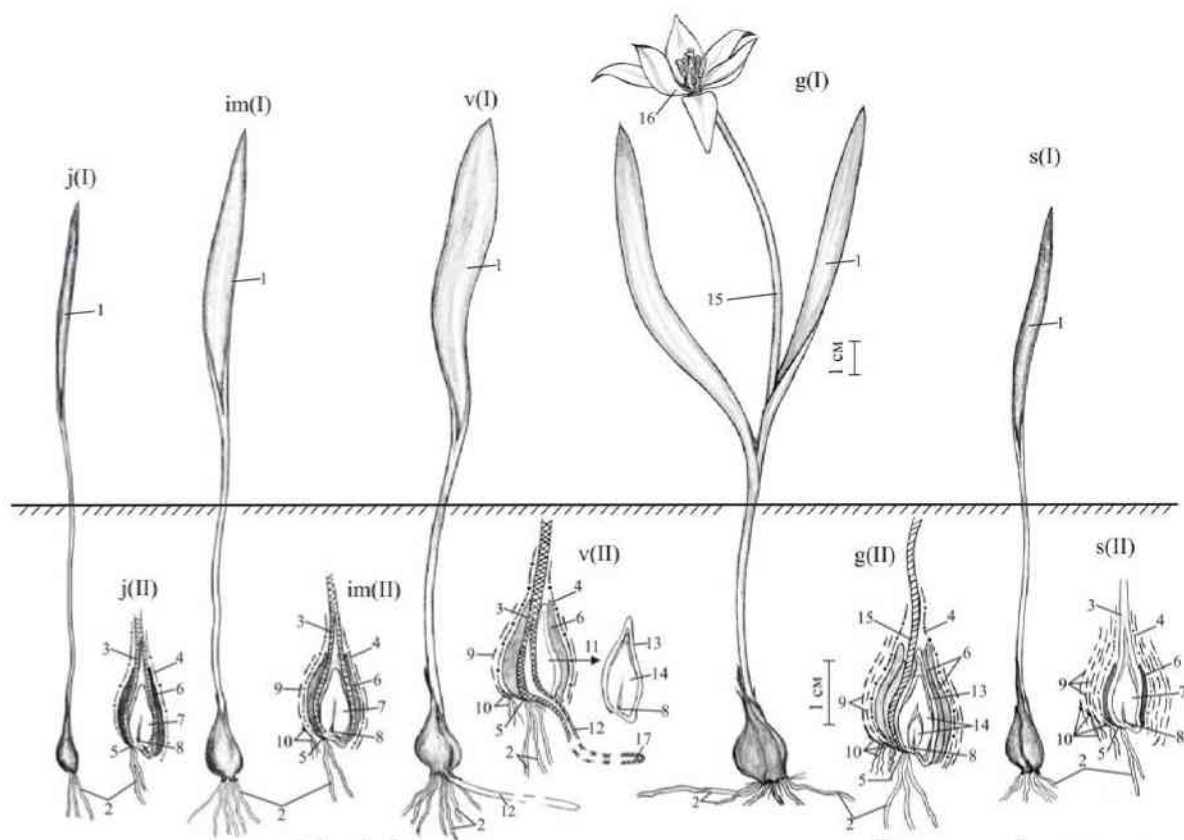


Рисунок 4. Онтогенез мезофильной формы *T. biebersteiniana* [19]

1 – Листовая пластинка, 2 – Придаточные корни этого года, 3 – Влагалище ассимилирующего листа, 4 – Покровная чешуя побега этого года, 5 – Донце, 6 – Запасающая чешуя побега этого года, 7 – Запасающая чешуя верхушечной почки возобновления, 8 – Конус нарастания, 9 – Покровный чехол из чешуй прошлых лет, 10 – Донца с придаточными корнями прошлых лет, 11 – Пазушная почка возобновления, 12 – Столон, 13 – Покровная чешуя пазушной почки возобновления, 14 – Запасающая чешуя пазушной почки возобновления, 15 – Стебель, 16 – Цветок, 17 – Верхушечная почка возобновления.

Виргинильные растения (v) несут один широко-ланцетный лист в зависимости от жизненности длиной 9–25 см и шириной 2,0–2,5 см. Модульная структура растения остается прежней. Луковицы достигают глубины 8–12 (15) см, и их активное углубление прекращается. Развивается 1–2 плагиотропных stolона размножения до 22, реже до 50 см длиной. Они формируются так же, как и stolоны углубления, но выполняют другие функции – воспроизведение с перемещением. Если в пазухе запасующей чешуи тоже закладывается почка, то тогда образовавшийся stolон будет выполнять и функцию вегетативного размножения – он отдалит от растения верхушечную почку возобновления, а в пределах материнской останется пазушная. Иногда stolон размножения образуется уже у имматурных особей, хотя ряд авторов считают, что это – признак исключительно виргинильного возрастного состояния [43].

Прегенеративный период у тюльпанов в природе составляет 5–20 лет, задерживаясь в неблагоприятных условиях на неопределённый срок. В среднем, тюльпан Биберштейна зацветает на 5–10 год.

С переходом растений в **генеративное** (g) состояние формируется монокарпический моноциклический побег. Он представлен укороченной запасующей частью и удлиненной цветоносной. Цветоносный побег формируется из верхушечной почки, поэтому растения нарастают симподиально

Сенильные растения (s) отличаются крупными (за счет большого числа покровных чешуй), но щуплыми луковицами (рис. 4). Листья небольшие, по форме и размерам сходны с листьями j- и im-особей. По данным О.В. Смирновой, продолжительность онтогенеза особи тюльпана Биберштейна составляет 15–20 лет.

Особую ценность представляет исследование онтогенеза *T. biebersteiniana* у мезофильной и ксерофильной формы в условиях Приднестровья (рис. 5). У ксерофильной формы авторы обнаружили особи 6 возрастных состояний – se, p, j, im, v, g. У мезофильной формы только 4 –

отсутствовали семена и проростки, так как триплоидная форма стерильна и размножается только вегетативно. В обеих популяциях отсутствовали особи сенильного возрастного состояния, которые должны отличаться по подземным органам – более щуплой луковице. При этом побег может быть морфологически сходен с j, im, v, g.

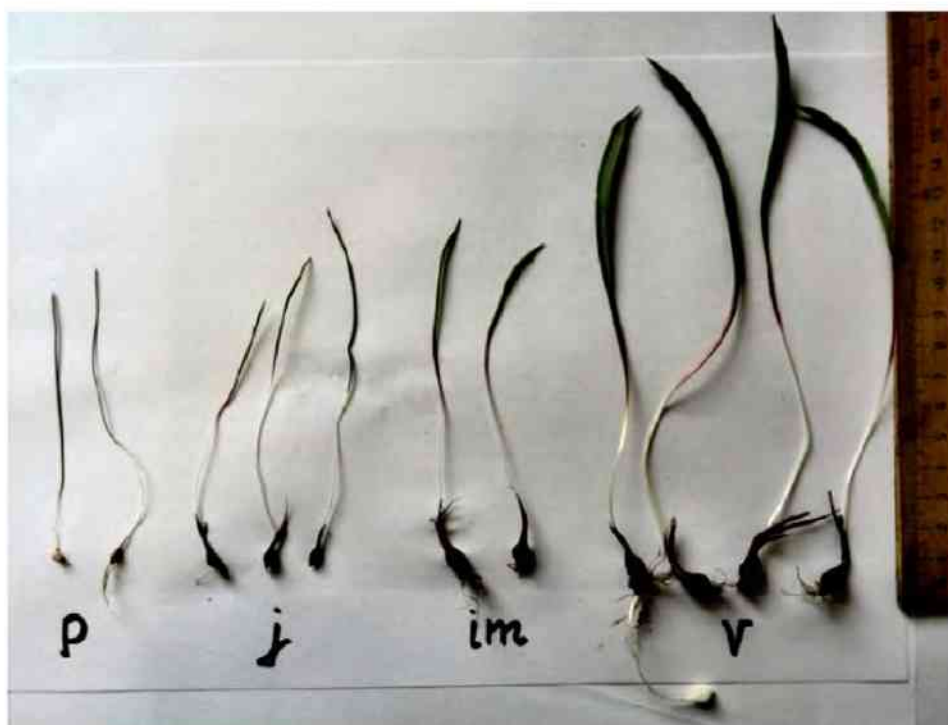


Рисунок 5. Онтогенез ксерофильной формы *T. biebersteiniana* [40]

Авторы отмечают, что проростки ксерофильной формы хорошо отличались от ювенильных растений не только значительно меньшими размерами вегетативных органов, но и отсутствием остатков чешуй прошлогодней луковички.

Ювенильные особи отличались от имматурных размерами листа. У мезофильной формы ширина листа j-особей составляла 0,3–0,5 см, длина 5–7 см, ширина листа im-особей – 1,0–1,8 см, длина 8–10 см. Виргинильные особи имели листовые пластинки шириной 2,0–2,5 см, длиной 10–12 см. У ксерофильной формы размеры листа особей всех возрастных состояний были меньшими по сравнению с мезофильной.

На основании этих данных изучены **онтогенетические спектры и виталитетная структура** мезофильных популяций в разных природных зонах Приволжской возвышенности (рис. 6): степной (ЦП 8, 9), лесостепной (ЦП 1, 3) и на границе лесной и лесостепной зоны (ЦП 7) [19].

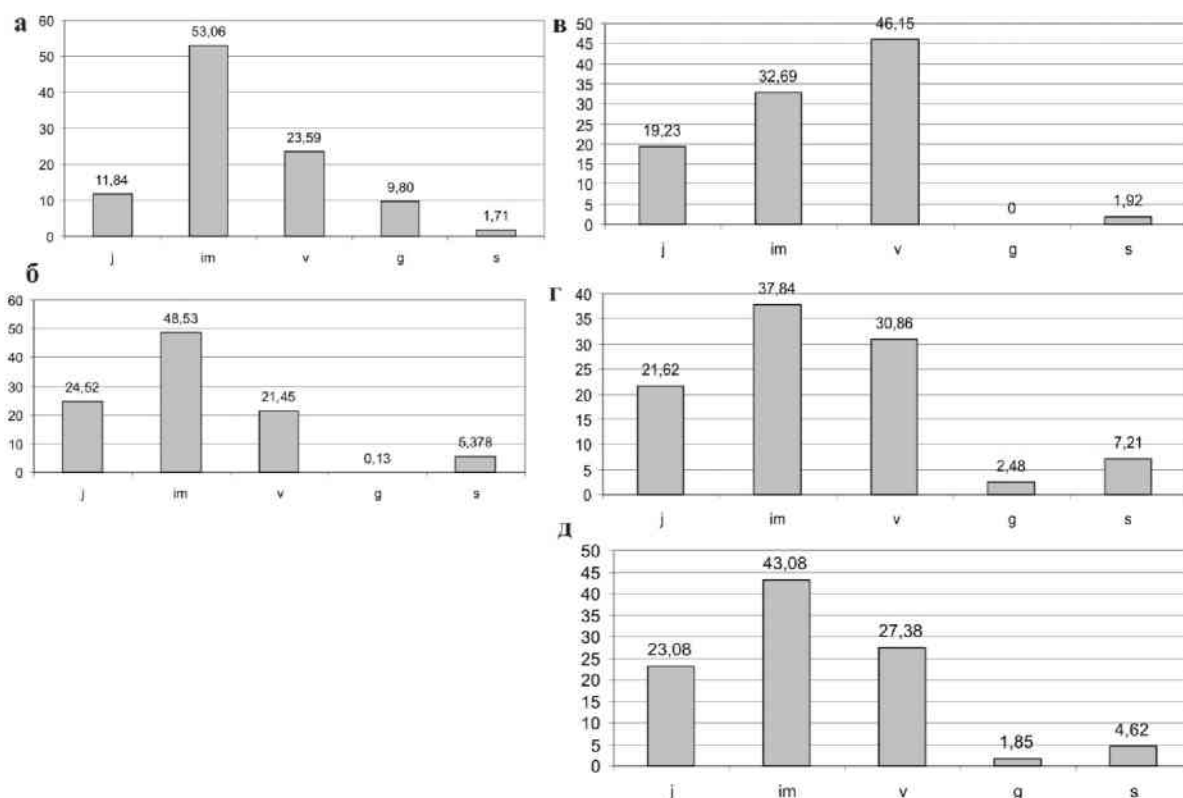


Рисунок 6. Онтогенетические спектры ценопопуляций

T. biebersteiniana в 2008 г. в степной (слева, ЦП 9 (а), ЦП8 (б)), лесостепной (справа ЦП3 (в), ЦП 1 (г), ЦП 7(д)) природных зонах [19]

Все изученные ценопопуляции ЦП имели **левосторонний онтогенетический спектр** с преобладанием прегенеративных особей. Это связано с интенсивным вегетативным размножением преимущественно виргинильных и имматурных особей тюльпана, в результате которого образуются сильно омоложенные j или im особи. Доля g растений во всех ЦП невысокая и значительно варьировала. Максимальное их участие отмечено в южной ЦП 9, т.е. в пределах ценоареала вида, минимальное – в северной ЦП 3, т.е. на границе голоареала вида. Наряду с географическими, на долю участия g особей влияют и экологические факторы. *T. biebersteiniana* практически не цветет в условиях затенения, т.е. в лесах. Такие ЦП наблюдали и в южной части ПВ (ЦП 8), и в более северной (ЦП 3).

Виталитетная структура. Из-за сходства режимов увлажнения весной в разных природных зонах, в ЦП преобладают особи нормальной жизненности. Однако 1) при низкой численности доля особей нормальной жизненности значительно увеличивается (буферный механизм); 2) на остепненных лугах, где почвы менее влажные, преобладают особи пониженной жизненности.

ЦП тюльпана в разных частях ПВ отличались своей плотностью. Наибольшее значение плотности – 111,4 ос./м² отмечено в южной ЦП 9, т.е. в пределах ценоареала, минимальное – 7,2 ос./м² – в северной ЦП 3, т.е. на границе голоареала вида. В более благоприятных световых условиях луговых сообществ (ЦП 1) плотность ЦП выше, чем в лесных (ЦП 3), и составляет 49,3 и 7,2 ос./м², соответственно.

Практически во всех ЦП размещение особей визуально групповое, что связано с преобладанием вегетативного размножения, а также антропогенной нарушенностью территорий. Однако в южных ЦП отмечали разноразмерные скопления особей (крупные, средние, мелкие), а в северных ЦП – только средние и мелкие.

Экологическая плотность и жизненность во всех шести ЦП варьировали в зависимости от условий биотопа и по годам. Самые высокие значения экологической плотности – на лугах, самые низкие – в лесах.

В ходе многолетних исследований [19] установлено, что популяционные параметры в значительной степени определяются влиянием нескольких экологических показателей, наиболее важные из них световой режим, зоогенный фактор и пастбищная нагрузка.

Наиболее благоприятные условия освещения отмечены на лугах, где экологическая плотность ЦП тюльпана достоверно выше, чем в лесах. Кроме того, при большой сомкнутости древесного яруса тюльпан перестает цвести

При отсутствии выпаса на поверхности почвы лугов накапливается отмершие растительные остатки, формируется толстый слой ветоши и подстилки. Семена и проростки тюльпана «зависают» в растительном войлоке, их корни не достигают почвы, а маленьким j , im и v растениям часто не хватает запаса питательных веществ, чтобы «пробить» толстый слой войлока и выйти на дневную поверхность. Поэтому выпас копытных, которые при пастьбе разбивают и разрыхляют луговую ветошь, – необходимое условие длительного существования степных и луговых сообществ и сохранения их биологического разнообразия. Однако интенсивный выпас способствует сильному изреживанию травяного покрова и резко снижает плотность ЦП тюльпана. Поэтому виду благоприятствует **лишь умеренная и слабая пастбищная нагрузка**

Помимо крупных травоядных животных к необходимым элементам луговых сообществ относятся также грызуны, насекомые, черви и др. На свежих выбросах земли из нор слепыша, на муравейниках успешно приживаются луковички тюльпана. Поскольку, перемешивая почву, грызуны способствуют ее увлажнению и разрыхлению, **на норных выбросах жизненность особей тюльпана заметно повышается.**

В Волгоградской области отмечено поедание лукович тюльпана зайцами, в Ставропольском крае – грачами [45].

1.3. Современное состояние популяций и необходимость охраны

T. biebersteiniana Schult. et Schult.f. включен в региональные Красные книги 19 субъектов РФ. В Красной книге Республики Татарстан – со статусом 0 (видимо исчезнувший вид) [35], Наивысший статус редкости – статус 1 (вид под угрозой исчезновения) присвоен популяциям в Республике Мордовия [54], Курской [46] и Владимирской [60] областях. Охранный статус 2 (сокращающийся в распространении и численности вид) присвоен виду в Ульяновской [24], Липецкой [52], Московской [29] областях, в Ставропольском крае [56]. Категория 3 (редкий вид, имеющий низкую численность и распространенный на ограниченной территории) присвоена виду в Воронежской [1], Тамбовской [44], Астраханской [33], Челябинской [38] областях, в Чеченской республике [48], в Республике Калмыкия [10], в Республике Башкирия [25]. В Самарской области виду присвоен статус 4 (неопределенный) [34]. В Белгородской области статус 5 (восстанавливаемые и восстанавливающиеся) [8]. Вид рекомендован к включению в КК Республики Ингушетия с категорией редкости 3.

Вид включен в Красную книгу Приднестровья (Молдова), Украины [31].

Указывается, что в начале XX столетия тюльпан Биберштейна был фоновым видом некоторых степей Центрального Черноземья. В последние десятилетия резко сократилось как число мест обитания, так и их площадь, и численность особей.

В большинстве известных популяций численность оценивается от 20–50 до 100–300 цветущих растений, и только в единичных популяциях – одной – двумя тысячами особей генеративного возраста [61].

Среди таких многочисленных и относительно устойчивых популяций называются популяции в Тамбовской области: по визуальной оценке численность цветущих растений в популяциях достигала от 100–500 особей

до 1,5–2,0 тысяч [44]. В Челябинской области поймах рек изредка встречается с высоким обилием, играя роль содоминанта или доминанта [38].

В типичных местах обитания в Самарской области численность достигает 40–70 особей на 100 м² [34]. В Ульяновской области в глинистых полынно-ковыльно-разнотравных степях плотность популяции в среднем составляет 37 особей на 1 м², а на солонцеватых лугах 28 особей на 1 м² [24].

В популяциях на восточном склоне Южного Урала (окр.с. Ст. Сибай, хр. Ирендык) преобладают виргинильные растения (до 70 %), плотность 9–145 экз./м². Весьма многочисленны популяции в поймах рек Ашкадар, Дема, Инзер [25]

Быстро сокращается численность популяции в Чечне. Локальные популяции в Крыму включают от нескольких десятков до многих тысяч особей. Наибольшее количество локалитетов с высокой численностью известно на Керченском полуострове. В некоторых местах плотность более 100 особей на 1 м². В Северном Приазовье большинство популяций характеризуются малой площадью со средней плотностью 3–25 особи на 1 м² [4]. Местами плотность очень высокая: 97 особей на 1 м², в том числе 51 вегетативных. Полночленные популяции сохранились на грязевых вулканах Таманского полуострова. Здесь произрастание диффузное, тюльпан Биберштейна не образует плотных скопления, но площадь произрастания довольно большая, практически по всем склонам сопок. Фиксируется уничтожение ряда популяций при техногенном строительстве.

В Республике Ингушетии [51] площадь популяции всего около 8 га, проективное покрытие от 10 до 30%, 150–180 экземпляров на 100 м².

В некоторых субъектах РФ вид встречается как массовый (Саратовская, Волгоградская области), состояние популяций не вызывает опасений.

В Пензенской области виду присвоен охранный статус 2. Вид указывается как довольно редкий, известный в Бековском, Колышлейском, Сердобском, Тамалинском, Шемышейском, Бессоновском, Никольском, Пензенском, Лунинском, Малосердобинском районах [7]. Охраняется на

территориях трех памятников природы: «Присурская дубрава», «Присердобинская дубрава», «Урочище Подгорное» (рис. 7). Рекомендуется включить в состав ООПТ местообитание в Никольском районе близ с. Соколовка.

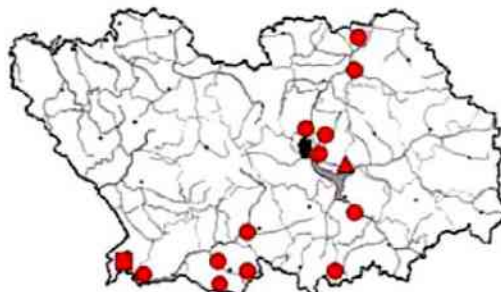


Рисунок 7. Распространение *T. biebersteiniana* в Пензенской области

Отмечено, что локальные популяции, особенно в центре и на севере области, небольшие по площади и плотности растений. В южных районах они значительно больше и могут занимать подходящие местообитания в пределах всего фитоценоза с численностью на уровне 250–4000 растений на 100 м² (Присурская дубрава) [18].

Анализируя причины уязвимости вида в современных условиях, разные авторы выявили следующие **лимитирующие факторы**, негативно сказывающиеся на состоянии популяций вида:

1) Разрушение среды обитания в результате строительства объектов промышленного и сельскохозяйственного назначения, прокладка дорог; разрушение экотонных сообществ в результате посадки по опушкам осиновых «кустов» древесных и кустарниковых растений;

2) Распашка и мелиорация пойменных лугов; степей, в том числе степных участков, имеющих по периметру некоторых осиновых «кустов», вырубка кустарников; террасирование степных склонов;

3) Нарушение гидрологического режима рек при строительстве гидротехнических сооружений, в поймах которых вид произрастает;

4) Чрезмерный выпас; отсутствие пастбищной нагрузки;

5) Непродуманное постоянное использование огня для решения проблемы, связанной с накапливающимся растительным войлоком [44].

6) Изъятие растений из естественных сообществ (сбор на букеты, выкопка луковиц в коммерческих целях);

7) Складирование соломы, силоса по краям степных западин; разрушение дёрна сельскохозяйственной автотехникой;

8) Организация свалок бытового и промышленного мусора, отходов сельского хозяйства на степных западинах, опушках осинового «кустов» [43].

Среди мер по сохранению уязвимых популяций называют: разъяснительную работу с населением; придание статуса одной из форм ООПТ популяциям тюльпана Биберштейна и строгое соблюдение регламента хозяйственной деятельности, предусмотренного для разных форм ООПТ; повышение роли экологической экспертизы при выдаче разрешений на использование с хозяйственными и рекреационными целями земельных участков с естественными биоценозами; запрещение торговли видами, изъятими из природной среды; постоянный контроль над состоянием популяций; активизация работы по исследованию флоры для выявления новых мест произрастания вида с последующим приданием ключевым участкам статуса одной из форм ООПТ; сохранение генофонда местных популяций в условиях культуры [45].

1.4. Особенности интродукции и культивирования для сохранения *ex situ*

Сохранение генофонда популяций редких видов в условиях культуры – важнейшая природоохранная мера, поэтому работы по изучению биологии и экологии *T. biebersteiniana* в условиях интродукции очень актуальны, особенно с учетом высокой декоративности вида в период цветения. Целесообразно сохранение в культуре генофонда местных популяций [29].

Вид имеет длительную историю интродукции – в Петербурге он был испытан ещё до 1875 г. [10].

В Липецкой области и на территории самого г. Липецка сохранились остатки культуры тюльпана Биберштейна конца XIX – начала XX вв. [52].

Имеются данные о том, что вид ультивируется в ряде ботанических садов РФ: Ботанический сад Южного федерального университета (г. Ростов-на-Дону), в Ботаническом саду Кубанского госуниверситета (г. Краснодар), Ботаническом саду МГУ и ГБС РАН (г. Москва), в Ботаническом саду УрО РАН (г. Екатеринбург), в Ботаническом саду Челябинского государственного университета [38], в БСИ УНЦ РАН (г. Уфа) [17], в ботаническом саду Воронежского ГУ, в Ботаническом саду Мордовского университета с 1998 г. (г. Саранск) и многих других ботанических садах [25] и стран СНГ (Казахский Ботанический сад). Широко распространен в культуре в Западной Европе, Северной Америке [10].

Большинство авторов отмечают, что в культуре вид неприхотлив, устойчив, дает самосев и размножается вегетативно. Ежегодно цветет и плодоносит в Ботаническом саду Мордовского университета [54].

Выявлено, что культуре у тюльпанов формируются более крупные семена из-за отсутствия конкуренции. Так, например, в Ростовском Ботаническом саду [8] масса 1000 семян в среднем составляла 4,42 г, в Главном Ботаническом саду Башкирии данный показатель составил 3,84 г. В Самарской области масса 1000 семян варьировала от 1,84 г (в пойме реки) до 2,18 г (на солонцовом лугу) [21].

В то же время в Оренбургской области в степном сообществе вес 1000 семян 4,4 г, в условиях остепненного луга – 4,0 г; в Башкирии – 4,3 г. Число семян варьировало от 90 до 120, при этом число выполненных семян составляло 80–90%. Для особой мезофильной расы отмечено в интродуцированной популяции отсутствие полового размножения [47].

Для Центрального Предкавказья вид оценен как очень перспективный для интродукции по ряду показателей: вегетативному и семенному размножению, устойчивости к неблагоприятным факторам среды, длительности цветения, окраске околоцветника и другим [39].

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проводились с апреля 2021 г. по июнь 2022 г. на территории Пензенского ботанического сада ПГУ им. И.И. Спрыгина и на территории пришкольного участка МБОУ СОШ № 71 (после пересадки луковиц в сентябре 2021 г.). Для уточнения фенологии вида использовали данные наблюдений куратора отдела Природной флоры Г.Ф. Можяевой за период с 2009 г.

История интродукции *Tulipa biebersteiniana* в Пензенском ботаническом саду довольно необычна. Официально вид числится в коллекции с 2009 г., когда из Саратовского ботанического сада были привезены несколько луковиц и высажены на территории отдела Природной флоры. Но, оказывается, вид присутствовал в коллекциях намного раньше.

В 2011–2013 г. сотрудники сада расчищали захламленную территорию, до 1988 г. занятую оранжереей. Она была восстановлена после пожара 1966 г., но в 80-е гг. пришла в упадок и требовала ремонта, средств не было, поэтому из-за её ветхости и высокой травмоопасности для сотрудников было принято решение о прекращении её эксплуатации. Таким образом, с 1988 г. оранжерея разрушалась, и к 2011–2013 гг. территория представляла собой гору строительного мусора, поросшую сорными травянистыми растениями и виноградом.

После расчистки захламленного участка бывшей оранжереи, во время которой было вывезено 10 самосвалов строительного мусора, на освобожденной территории на следующий год сотрудники с удивлением обнаружили несколько цветущих экземпляров тюльпанов, количество которых из года в год увеличивалось. Никаких записей о появлении этих экземпляров в ботаническом саду не удалось найти, таким образом, точное время появления в саду этого вида установить невозможно.

По мнению Г.Ф. Можяевой, вид был получен для отдела Цветочно-декоративных культур в 70–80-гг. Но, видимо, из-за более мелких по

сравнению с сортовыми тюльпанами, цветков, или размеров растений (или другим причинам), не понравился куратору этого отдела, и луковицы были пересажены за пределы участка Цветочно-декоративных культур, в лесопарковую часть, примыкающую к зданию оранжереи; такая практика существовала в те годы.

В период упадка, в котором пребывал сад в 90-е – начало 2000-х, луковицы оказались погребенными строительным мусором от разрушающейся оранжереи; растения *Tulipa biebersteiniana* перешли к состоянию покоя и не менее 20 лет в виде луковиц присутствовали в таком состоянии, проявляя невероятную для такой жизненной формы вегетативного малолетника выносливость.

Таким образом, в настоящее время тюльпан Биберштейна в Пензенском ботаническом саду представлен следующими микропопуляциями (МП):

1. Микропопуляция на участке редких растений природной флоры (происхождение – Саратовский ботанический сад, в Ботаническом саду с 2009 г.; на участке редких растений отдела природной флоры – с 2015 г.). Представлена 43 растениями (19 генеративных, 24 – в прегенеративном возрастном состоянии). Занимает площадь делянки $50 \times 50 \text{ см}^2$, т.е. $0,25 \text{ м}^2$. Осуществляются минимальные мероприятия по уходу – прополка сорняков. Притенение отсутствует, растения растут на открытом месте (рис. 7).

2. Микропопуляция «Большая поляна» рядом с оранжереей (происхождение и время появления в саду не установлено). Количество генеративных особей примерно 600 экземпляров. Занимает площадь диаметром примерно 5–6 м, т.е. $20\text{--}25 \text{ м}^2$. В центре поляны (диаметр 3 м) плотность растений наибольшая, постепенно снижается к периферии. Уход за растениями отсутствует – никаких агротехнических мероприятий не осуществляется. Небольшое притенение с западной стороны от рядом растущих деревьев. Обитает вместе с хохлаткой плотной. В почве много строительного мусора. Освещенность выше по сравнению с МП3 (рис. 8).





Рисунок 8. Микропопуляции *T. biebersteiniana* в Пензенском ботаническом саду

(А – МП1 на участке редких растений Природной флоры; 6 мая 2021 г.; Б, В – МП2 «Большая поляна»; 30 апреля 2021 г.; Г, Д – МП3 «Малая поляна»; 6 мая 2021 г.; стрелкой показано расположение МП2)

3. Микропопуляция «Малая поляна» в 30 метрах от МП2 к западу (происхождение не установлено, общее с МП2). Количество генеративных особей в 2021 г. 17, в 2022 г. – 19, в прегенеративном возрастном состоянии около 200. Занимает площадь примерно 130 см на 130 см, т.е. примерно 1,5–2,0 м². Уход за растениями отсутствует. Сильное притенение со всех сторон – расположена под кронами деревьев, в том числе клена зеленокорого. В травяном ярусе вместе с т. Биберштейна встречаются хохлатка плотная, ветреница лютичная, крапива, горец птичий, гусиный лук, одуванчик лекарственный. В почве много строительного мусора (рис. 8).

Всего изучено около 80 растений разных возрастных состояний. Изучение жизненной формы осуществлялось по методикам И.Г. Серебрякова [39, 40] и Т.И. Серебряковой [41], изучение онтогенеза и описание возрастных состояний проводилось на основе метода, разработанного Т.А. Работновым [36]; дополненного А.А. Урановым [49].

Фенологические наблюдения выполнены по общепринятым методикам.

Для изучения особенностей внутреннего строения вегетативных органов использовали рекомендации [13]. Срезы листьев и черешков выполняли от руки. Использовали материал, фиксированный в спирте (соотношение спирт: вода 50:50). Для обнаружения крахмальных зерен использовали реактив Люголя. Для обнаружения лигнифицированных клеточных стенок использовали 0,5 % спиртовой раствор флороглюцина с добавлением концентрированной соляной кислоты. Микрофотографии выполнены с использованием микроскопа Carl Zeiss Axio Vert.A1. Микроскопирование в светлом поле и дифференциально интерференционном контрасте (увеличение $\times 100$, $\times 200$, $\times 400$) и прилагающаяся программа для измерений и фотофиксации ZEN.

Для изучения возрастных спектров в МП2 и МП3 были заложены учётные площадки размером 25×25 см: 5 площадок (1–3 – в центре, 4, 5 – на периферии) в МП2 и 1 площадка в МП3, исходя из площади микропопуляций. На каждой площадке площадью 0,0625 м² были

подсчитаны без выкапывания число особей разных возрастных состояний. В МП1 учитывались все особи на площади делянки (0,25 см²) из-за её малочисленности, а затем данные поделили на 4, так как площадь делянки в 4 раза больше, чем площадь учётных площадок в МП2 и МП3.

Онтогенетическую структуру МП анализировали по критерию дельта-омега Л.А. Животовского [12], а также с использованием такого демографического показателя, как **индекс восстановления** [13].

$$I_{\text{восст}} = \frac{\sum j - v}{\sum g_1 - g_3} * 100$$

Индекс возрастности дельта (Δ) рассчитывали по формуле:

$$\Delta = \frac{\sum k_i \times m_i}{N}$$

где k_i – численность i -той онтогенетической группы; m_i – «цена» возрастности одной особи i -той онтогенетической группы; N – численность ценопопуляции. Показатель m_i брали согласно [13] (табл. 1).

Таблица 1 – Онтогенетические состояния и их характеристики [12]

Возрастное состояние	Балл состояния, i	Возрастность, m_i
Семя, se	0	0,0025
Проросток, p	1	0,0067
Ювенильное, j	2	0,0180
Имматурное, im	3	0,0474
Виргинильное, v	4	0,1192
Молодое генеративное, g ₁	5	0,2689
Зрелое генеративное, g ₂	6	0,5000
Старое генеративное, g ₃	7	0,7311
Субсенильное, ss	8	0,8808
Сенильное, s	9	0,9526
Отмирающее, sc	10	0,9820

Индекс (коэффициент) возрастности оценивает возрастной уровень ценопопуляции в каждый момент времени и даёт реальное представление о вкладе каждой онтогенетической группы в общую возрастность ценопопуляции. Он изменяется от 0 до 1 (табл. 2).

Таблица 2 – Типы популяций и диапазон возрастности [12]

Тип популяции	Диапазон коэффициента возрастности, Δ
Подростковая	0 – 0,1
Взрослеющая	0,1 – 0,2
Молодая	0,2 – 0,4
Зрелая	0,4 – 0,6
Стареющая	0,6 – 0,8
Старая	0,8 – 1,0

«Омега» – ω – **индекс эффективности**, или средняя энергетическая эффективность ценопопуляции – средневзвешенное значение величин эффективности растений (e_i), который рассчитывается по формуле.

$$\omega = \frac{\sum n_i \times e_i}{\sum n_i}$$

где n_i – это абсолютное число растений i -того возрастного состояния; e_i – эффективность растений i -того возрастного состояния; $\sum n_i$ – общее число растений. Индекс эффективности рассматривается как энергетическая нагрузка на среду и называется «средним» растением. Для каждого онтогенетического состояния определена своя эффективность e_i (табл. 3).

Таблица 3 – Эффективность онтогенетических состояний особей e_i [12]

Возрастное состояние	Эффективность, e_i
Семя, se	0,0099
Проросток, p	0,0266
Ювенильное, j	0,0707
Имматурное, im	0,1807
Виргинильное, v	0,4200
Молодое генеративное, g_1	0,7864
Зрелое генеративное, g_2	1,0
Старое генеративное, g_3	0,7864
Субсенильное, ss	0,4200
Сенильное, s	0,1807
Отмирающее, sc	0,0707

По классификации «дельта – омега» выделяют 6 типов нормальных популяций: молодую, переходную, зреющую, зрелую, стареющую и старую, на основе критерия абсолютного максимума, то есть соответственно тому, на какое из онтогенетических состояний приходится абсолютный максимум распределения разных возрастных групп (табл. 4)

Таблица 4 – Классификация популяций «дельта – омега» [12]

Тип популяции	Δ	ω
Молодая	$< 0,35$	$< 0,6$
Зреющая	$< 0,35$	$> 0,6$
Переходная	$0,35 - 0,54$	$< 0,7$
Зрелая	$0,35 - 0,54$	$> 0,7$
Стареющая	$> 0,55$	$> 0,6$
Старая	$> 0,55$	$< 0,6$

Статистическая обработка результатов опытов заключалась в определении среднего арифметического (медиан) и ошибки репрезентативности. Проверяли, чтобы ошибка репрезентативности не превышала 5 %.

Для расчётов использовали следующие формулы:

$$M = \frac{\sum a}{n}; \quad \sigma = \sqrt{\frac{\sum (a - M)^2}{n}}; \quad m = \frac{\sigma}{\sqrt{n}}.$$

где M – среднее арифметическое; a – отдельное измерение; $\sum a$ – сумма отдельных измерений; n – число измерений; σ – среднее квадратичное отклонение; m – ошибка среднего (Шмидт, 1984).

Математическую обработку и представление данных в виде диаграмм выполняли с применением программы Microsoft Excel 7.0.

Для интродукции на пришкольном участке МГБОУ СОШ №71 выкопано на территории Пензенского ботанического сада 2 сентября 2021 г. и изучено более 50 луковиц – определены высота луковицы, диаметр и масса.

ГЛАВА 3. ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

3.1. Фенологические наблюдения

Для т. Биберштейна как весеннего эфемероида наблюдается ранее отрастание побегов – сразу после схода снега и оттаивания почвы. Раньше всего – на «Большой поляне» **в первой декаде апреля** (в 2022 г. – 7 апреля), через 2–3 суток – на участке редких растений из-за особенностей рельефа (склон северной экспозиции). В пределах «Большой поляны» отрастание неравномерное – раньше всего трогаются в рост особи рядом с тропинкой из-за лучшего прогревания.

Фаза ранневесеннего отрастания у вида совпадает с этапом бутонизации, так как генеративная почка уже сформирована за предшествующие вегетационные периоды: внутрпочвенный этап формирования побега продолжается 21 месяц – с третьей декады июля первого вегетационного сезона до середины апреля третьего вегетационного сезона) [18, 19].

Этап бутонизации хорошо дифференцируются 3 фазы. Сначала бутон зелёный длиной до 1,5 см, ориентирован вверх на коротком цветоносе длиной до 2 см. Эта фаза наблюдалась в 2022 г. с 10 по 18 апреля. Затем наблюдается неравномерное удлинение цветоноса, из-за чего он принимает горизонтальное положение (прижимается к почве), а потом начинает петлевидно изгибаться; бутон при этом ориентируется вниз. Длина цветоноса до 4 см, красноватой антоциановой окраски (18 по 21 апреля). Потом бутон желтеет, одновременно с этим цветонос удлиняется (до 10–12 см) и принимает вертикальное положение, бутон снова ориентируется вверх (21–25 апреля), после чего лепестки раскрываются, происходит цветение.

На «Большой поляне» в 2021 и 2022 гг. не наблюдалось различий в наступлении фазы цветения – единичные особи зацвели 25 апреля около 14.00; 27–30 апреля было отмечено массовой цветение. 2 мая наблюдалось

обесцвечивание кончиков лепестков как первый признак отцветания. 5 мая – начало изгибания цветоносов, цветки ориентируется вниз. В целом декоративность поляны сохраняется. Опадение лепестков начинается с 7 мая, завершается к 12 мая. К 3 июня наземная часть растений полностью засохла (рис. 9).

На участке под клёном зеленокорым цветение и последующие стадии из-за более сильного притенения запаздывают на сутки.

На участке редких растений выявлено сильное влияние погодных условий на переход к цветению. В 2021 г. наблюдалось запаздывание цветения на 3–4 суток по сравнению с «Большой поляной», что коррелирует с запаздыванием ранневесеннего отрастания. В 2022 г. 30 апреля, когда особи находились в фазе жёлтого бутона, произошло продолжительное похолодание до 4°C ночью и до 10°C днём, что привело к нераскрытию бутонов, то есть как таковой фазы цветения на участке редких растений в текущем году не было. По сравнению с предыдущим годом на лепестках цветков всех участков проявились вертикальные антоциановые полосы, как защитная реакция на температурный стресс.

A2



B1



B2



B1



B2



B3



Г1



Д2



Е3



Ж1



Ж2



31



32



33



И1



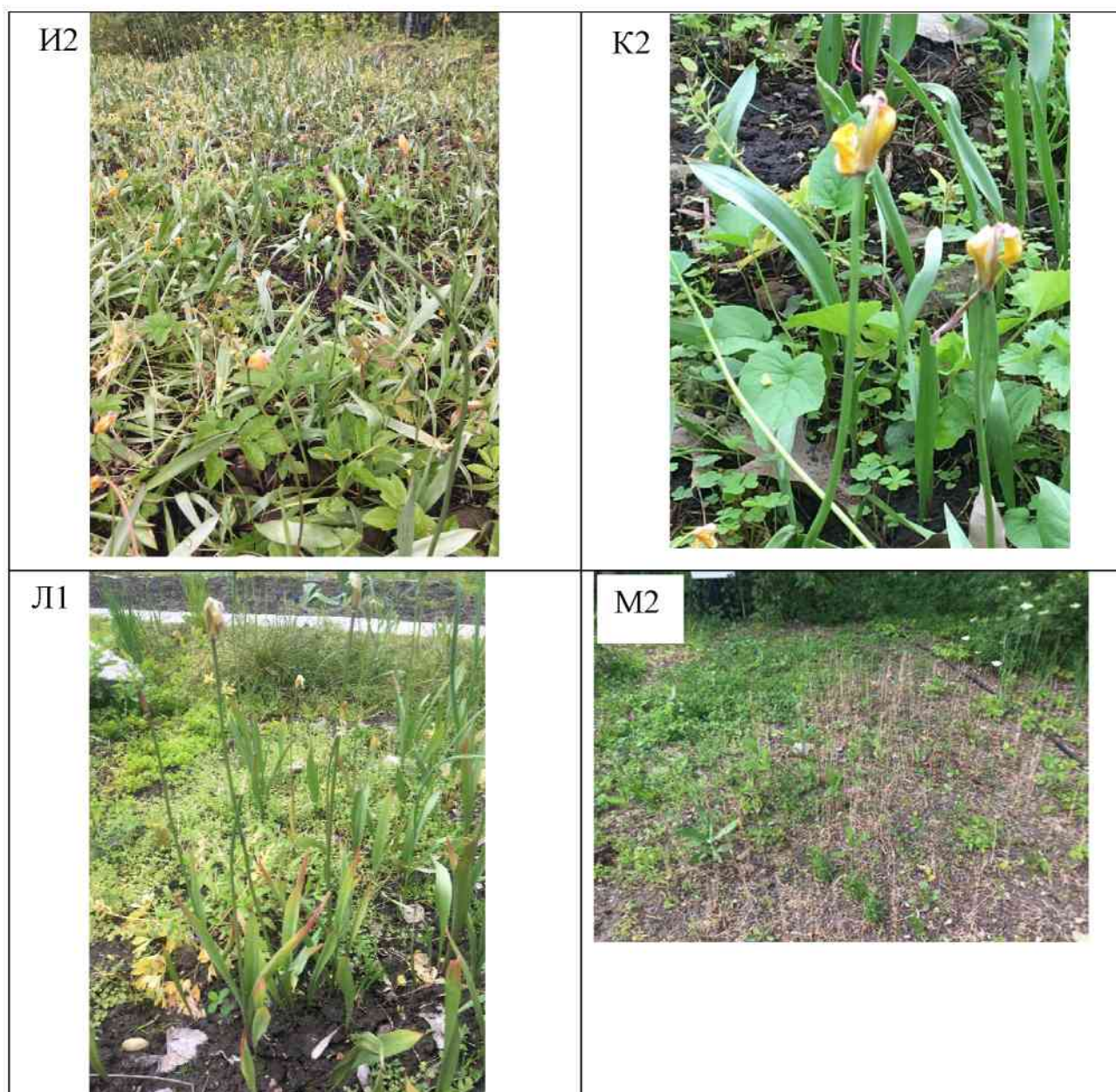


Рисунок 9. Фенология *T. biebersteiniana* в Пензенском ботаническом саду в 2022 г. (цифра – номер микропопуляции; А – 7.04.; Б – 11.04.; В – 13.04.; Г – 18.04.; Д – 25.04.; Е – 27.04.; Ж – 30.04.; З – 5.05.; И – 11.05; К – 15.05; Л – 19.05; М – 3.06.

3.2. Онтогенез *Tulipa biebersteiniana* в Пензенском ботаническом саду

В микропопуляциях Пензенского ботанического сада мы обнаружили особи четырёх возрастных состояний двух периодов: прегенеративного (ювенильные, имматурные и виргинильные особи) и генеративного (рис. 10).



Рисунок 10. Онтогенез *T. biebersteiniana* в Пензенском ботаническом саду

Единичные **ювенильные особи** присутствовали только в микропопуляции 2. Для них характерен побег из 1 шиловидного свёрнутого в трубочку листа шириной 4,5 мм и длиной 6,5 см (табл. 5).

Имматурные особи отличаются от ювенильных более крупными размерами листа (ширина около 7 мм, длина около 10 см). Достоверных различий между *im*-особями из разных микропопуляций не установлено.

Виргинильные особи продолжают нарастать моноподиально и формируют также 1 лист вполне взрослого облика шириной 18–22 мм и длиной в среднем 15 см. Достоверных различий в размерах листовой пластинки между v-особями разных микропопуляций также не установлено.

Таблица 5 – Морфологические показатели ювенильных, имматурных, виргинильных, генеративных особей Tulipa biebersteiniana

Микро-популяция (№)	Высота побега, см	Диаметр стебля, мм	Длина листа, см	Ширина листа, мм	Высота луковицы, мм	Диаметр луковицы, мм	Глубина луковицы, см	Длина лепестка, см
Ювенильные								
Большая поляна (2)	–	–	6,5 ±0,5 n = 2	4,5 ±0,5 n = 2	13,3 ±0,3 n = 2	8,0 ±0,3 n = 2	4,0 ±0,5 n = 2	–
Имматурные								
Большая поляна (2)	–	–	10,8 ±0,5 n = 23	7,2 ±0,5 n = 23	13,1 ±0,6 n = 9	8,4 ±0,5 n = 9	4,3 ±0,3 n = 9	–
Малая поляна (3)	–	–	10,2 ±0,3 n = 5	7,0 ±0,2 n = 5				–
Уч. редких растений (1)	–	–	9,5 ±0,5 n = 2	7,5 ±0,5 n = 2				–
Виргинильные								
Большая поляна (2)	–	–	15,0±0,4 n = 22	18,0 ±1,0 n = 22	16,4 ±1,2 n = 8	11,3 ±0,6 n = 8	5,5 ±0,6 n = 11	–
Малая поляна (3)	–	–	14,3±0,3 n = 7	17,0 ±0,9 n = 7				
Уч. редких растений (1)	–	–	15,7±0,9 n = 11	22,5 ±2,3 n = 11				–
Генеративные								
Большая поляна (2)	39,2 ±1,7 n = 19	4,1±0,3 n = 5	18,0 ±0,7 n = 16	21,4 ±0,8 n = 16	27,1 ±0,7 n = 9	15,1 ±0,6 n = 9	6,0 ±0,5 n = 9	3,6 ±0,1 n = 6
Малая поляна (3)	25,8 ±1,9 n = 10	3,5±0,2 n = 10	14,5 ±0,7 n = 10	17,3 ±0,5 n = 10				2,9 ±0,1 n = 10
Уч. редких растений (1)	31,2 ±1,4 n = 10	4,4±0,2 n = 10	15,5 ±0,8 n = 10	19,4 ±0,8 n = 10				3,9 ±0,2 n = 10
«– » - орган отсутствует								

Генеративные особи формируют удлинённые побеги с двумя листьями и единственным цветком. Побеги наибольшей высоты формируют особи микропопуляции 2 «Большая поляна» (39,2 см). Затенение приводит к снижению высоты побегов в микропопуляции 3 «Малая поляна» до 25,8 см, то есть на 35 %. Диаметр стебля варьирует от 4,4 мм на участке редких растений до 3,5 мм в микропопуляции 3.

Несколько более крупные цветки формируются у генеративных особей на открытых и слабо затенённых участках (длина лепестка 3,6–3,9 см в микропопуляциях 1 и 2) по сравнению с более затенёнными (2,9 см в микропопуляции 3) (рис. 11).



Рисунок 11. Строение цветка *T. biebersteiniana* (гербарный образец)

Сравнивая по строению цветка генеративные особи, культивируемые на территории Пензенского ботанического сада, с данными других исследователей (рис. 2), можно сделать вывод о принадлежности наших экземпляров к мезофильной расе.

Подземные органы во всех возрастных состояниях были представлены луковицей с придаточными корнями, высота которой увеличивались от 13,1–13,3 см у j- и im-особей до 16,4 см у v-особей и до 27 см у g-особей; диаметр – от 8,0 см до 11,3 см у v-особей и до 15,1 см

соответственно. Глубина расположения луковицы варьировала в зависимости от возрастного состояния от 4 до 6 см (от верхушки до уровня почвы) – с возрастом происходило небольшое заглубление луковицы.

На участке редких растений обнаружена мощная способность вида к вегетативному размножению: если в 2021 г. насчитывалось 43 экземпляра (24 v+im; 19 g), то 2022 г. – 81 (5 im, 48 v, 28 g); то есть коэффициент размножения – почти 2! Большинство дочерних особей принадлежат к виргинильному возрастному состоянию, небольшая часть к имматурному. (рис. 12). По литературным данным, столоны могут формироваться и у im-особей, и крайне редко – у g. Столоны закладываются в луковице в октябре предшествующего года, а наиболее активный рост их происходит весной [18, 19].

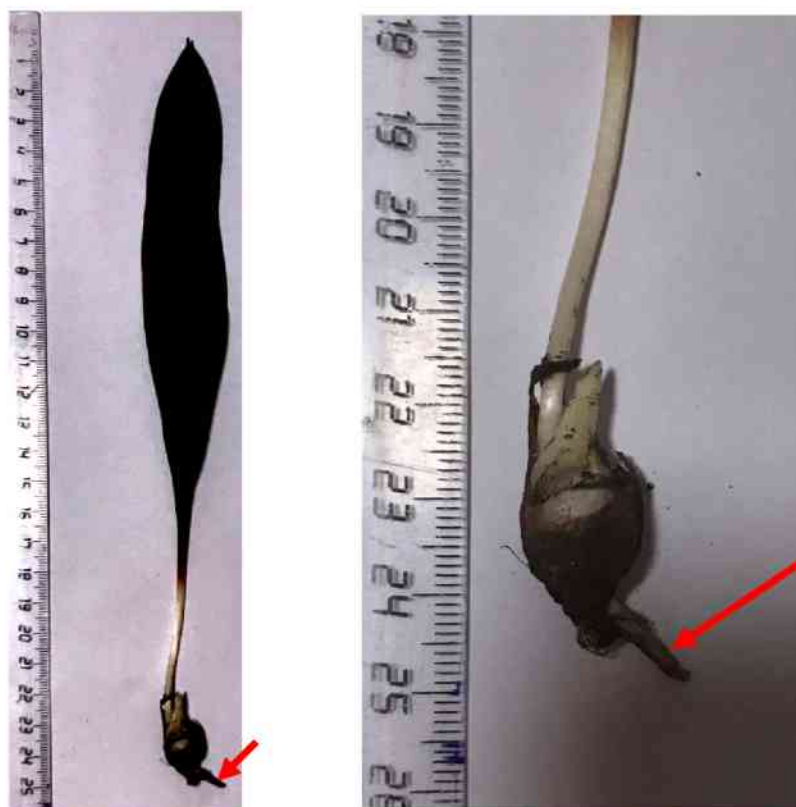


Рисунок 12. Виргинильная особь *T. biebersteiniana* со столоном (показан стрелкой)

Таким образом, среди особей тюльпана Биберштейна на территории Пензенского ботанического сада **не были обнаружены проростки**. На генеративных растениях после обильного цветения образуются единичные коробочки (единственная в 2021 г. у особей микропопуляции 1) с семязачатками, но **семена не созревают**. Таким образом, мы делаем вывод, что семенной способ самоподдержания микропопуляций отсутствует, вегетативный способ самоподдержания – единственный.

Также в условиях культуры мы не смогли достоверно идентифицировать **сенильные особи**. Обычно их описывают как растения, сходные по морфологии побега с особями прегенеративного состояния, но с «более шуплыми луковицами». Учитывая, что у этого вида побеги монокарпические, и сочные чешуи луковиц недолговечны, так как их содержимое тратится полностью на органогенез почки замещения, и каждая луковица покрыта несколькими сухими чешуями предыдущих поколений, то «шуплость» луковицы нельзя считать достоверным признаком отнесения особи к постгенеративному состоянию, и сенильные особи трудно отличить от прегенеративных. Возможно, для данного вида вообще сенильное состояние наблюдается крайне редко или вообще отсутствует, учитывая его жизненную форму вегетативного малолетника. Для этого нужно требуются дополнительные исследования. Другим исследователям в природных сообществах Приднестровья также не удалось обнаружить сенильные особи тюльпана Биберштейна.

Таким образом, **онтогенез** тюльпана Биберштейна в условиях культуры реализуется **по сокращенному варианту**: $j-im-v-g$ с возможным омоложением $-v-im, j, im-j$.

Сравнивая экземпляры тюльпана Биберштейна ботанического сада всех трех микропопуляций по морфологическим показателям, особенностям размножения и онтогенеза, мы относим их к представителям так называемой **мезофильной расы – триплоидной форме**, описанной в работах.

3.3. Возрастные спектры микропопуляций *Tulipa biebersteiniana* в Пензенском ботаническом саду

Наименьшая плотность особей наблюдается в МП1 – около 11 экземпляров на учётной площадке ($0,0625 \text{ м}^2$), в пересчете на м^2 – 172 ос./ м^2 (табл. 6).

Таблица 6 – Количество особей разных возрастных состояний *Tulipa biebersteiniana* в микропопуляциях Пензенского ботанического сада

№ учётной площадки	Всего, шт (%)	Ювенильные, шт (%)	Имматурные, шт (%)	Виргинильные, шт (%)	Генеративные, шт (%)
Микропопуляция 1 – участок редких растений отдела Природной флоры					
1	10,75* (100)	0	1,75 (16,3)	4,25 (39,5)	4,75 (44,2)
Микропопуляция 2 – «Большая поляна»					
2	26 (100)	0	7 (26,9)	2 (7,7)	17 (65,4)
3	35 (100)	0	10 (28,6)	10 (28,6)	15 (42,8)
4	30 (100)	0	15 (50,0)	5 (33,3)	10 (16,7)
5	38 (100)	2 (5,3)	30 (79,0)	5 (13,2)	1 (2,5)
6	30 (100)	0	10 (16,7)	15 (50,0)	5 (33,3)
Микропопуляция 3 – «Малая поляна»					
7	20 (100)	0	2 (10,0)	16 (80,0)	2 (10,0)

*Дробные числа, так как подсчитано общее число особей каждого возрастного состояния на делянке площадью $0,25 \text{ м}^2$, и поделено на 4, для соответствия остальным учётным площадкам площадью $0,0625 \text{ см}^2$.

Это связано с тем, что луковицы были высажены на данную делянку на участке редких видов отдела Природной флоры относительно недавно – в 2015 г., и еще не достигло максимально возможных значений. То есть

вегетативное размножение т. Биберштейна в условиях культуры умеренно активное. В дальнейшем можно прогнозировать дальнейшее увеличение численности и плотности этой МП за счёт вегетативного размножения.

В микропопуляции 2 плотность особей колеблется от 26 до 38 на учётной площадке (416–608 ос./м²), в среднем 31,8 экземпляров (509 ос./м²). В природных сообществах, согласно литературным данным, близкие значения плотности встречаются, например, в условиях разнотравно-злакового луга ($24,75 \pm 1,11$ особей на площадку (25×25 см), в пересчёте – 396 ос./м² памятник природы «Урочище Подгорное», Пензенская область), но в большинстве случаев (разнотравно-луговымятликовый луг, разнотравно-злаковый луг памятника природы «Присурская дубрава», Пензенская область) – значительно ниже (4,7–14,9 особей на площадке, в пересчёте 75–238 ос./м²).

На численность МП2 влияет деятельность мышевидных грызунов, в отдельные годы уничтожающих до 15–20 % экземпляров, а также выкопка луковиц для целей научной и интродукционной работы сотрудников кафедры, студентов, посетителей – именно эта МП является источником посадочного материала.



Рисунок 13. Следы деятельности мышевидных грызунов на «Большой поляне», 13.04.22

В микропопуляции 3 затенение способствует небольшому уменьшению плотности – до 20 экземпляров на учётной площадке (320

ос./м²), но в целом, она остается в разы выше, чем в природных популяциях. Например, в сравнении с дубняком бересклетово-татарокленовым разнотравно-волосистоосоковым в памятнике природы «Присурская дубрава» (2,5–7,5 особей на площадку 25×25 см), или в сравнении с дубняком разнотравным в памятнике природы «Урочище Подгорное» (7,0 особей на площадку).

Таким образом, культивирование вида при отсутствии конкурентов положительно сказывается на численности МП и позволяет сформировать практически одновидовые синузии.

Популяции неполночленные, так как отсутствуют проростки (из-за невозможности семенного размножения), а в МП1 и МП3 – и ювенильные особи; и сенильные особи (не идентифицируются или отсутствуют у данной жизненной формы).

Ювенильные особи присутствуют только в составе одной учётной площадки в составе МП2 «Большая поляна». Из-за невозможности семенного размножения, ювенильные особи могут возникнуть только путём образования дочерних луковиц на столонах у особей прегенеративного или (реже) генеративного возраста. Видимо, в условиях культуры на территории ботанического сада чаще всего столонообразование происходит у особей виргинильного возрастного состояния, с омоложением дочерних особей до имматурного возрастного состояния, поэтому присутствие ювенильных растений ничтожно (5,3 % на учётной площадке 5).

Доля **имматурных особей** колеблется от 10 до 79 %. Минимально оно в МП3 (учётная площадка 7) в условиях затенения. Максимально – на периферии МП2 «Большая поляна» с частыми нарушениями целостности почвенно-растительного покрова из-за деятельности мышевидных грызунов в предшествующий период (учётная площадка 5).

Участие **виргинильных особей** колеблется от 7,7 (МП3, учётная площадка 2) до 80% (МП2, учётная площадка 7). В первом случае это обусловлено быстрым переходом к генеративному возрастному состоянию в

благоприятных условиях, а во втором, наоборот, задержкой цветения в условиях затенения.

Генеративные особи составляют от 2,5 до 65,4 % от общего числа особей. Минимальная доля цветущих растений наблюдается на нарушениях (МП2, учётная площадка 5), максимальная – в центре поляны в наиболее оптимальных условиях (МП2, учётная площадка 2).

Онтогенетические спектры микропопуляций представлены на рис. 14.

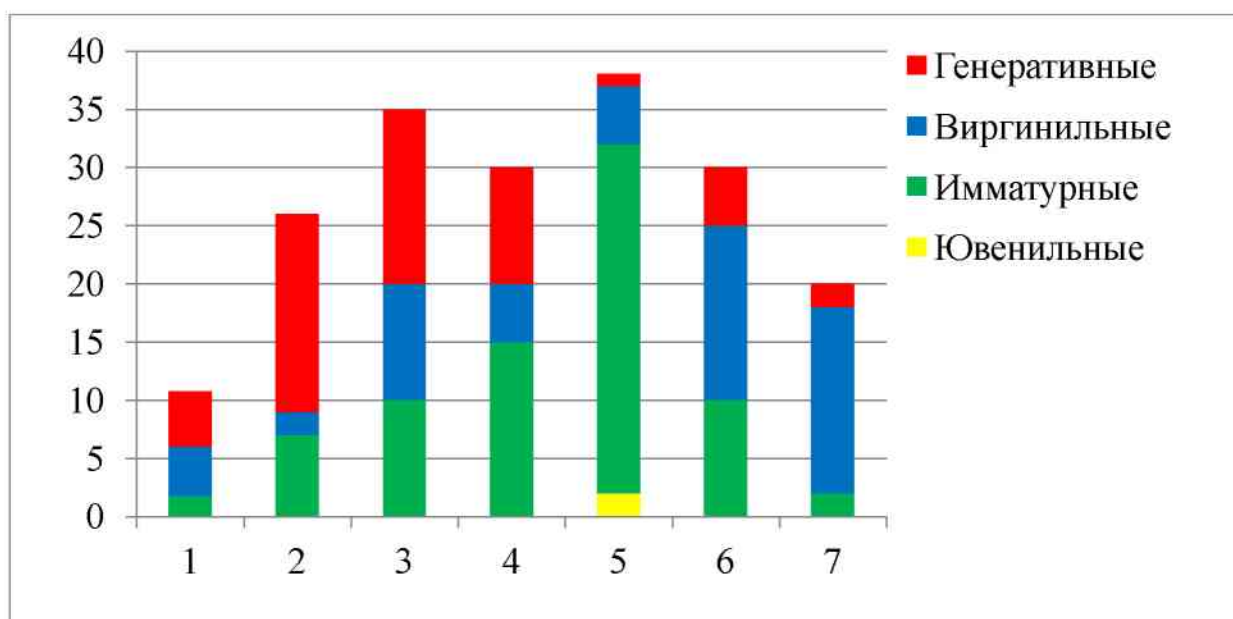


Рисунок 14. Онтогенетические спектры *T. biebersteiniana* в микропопуляции 1 (учётная площадка 1), в микропопуляции 2 (учётные площадки 2 – 6), в микропопуляции 3 (учётная площадка 7). По оси у показана численность особей на учётной площадке

Онтогенетический анализ позволил выявить следующие особенности. В МП1 преобладают генеративные особи – 44,2 %. Это связано с тем, что МП начала формироваться в 2015 г. пересадкой с другой делянки только генеративных особей. За 7 лет за счёт вегетативного размножения общее число особей на делянке возросло с 20 до 43, максимум на генеративных особях сохраняется. Это зреющая МП по классификации «Д – ω» (табл. 7).

В МП2 в центре поляны (учётные площадки 2 и 3) также преобладают генеративные особи – до 64,4%. Это зреющая (учётная площадка 3) и зрелая (учётная площадка 2) микропопуляции по классификации «Δ – ω».

На периферии поляны, а также в местах нарушений (деятельность мышевидных грызунов, повреждающих в первую очередь крупные луковички; выкопка луковичек для организации интродукционной работы в школах, для нужд кафедры для научной работы; по просьбам посетителей и т.п.) максимум смещается на виргинильные (площадка 6) и имматурные особи (площадка 4, 5), и онтогенетические спектры становятся левосторонними. Микропопуляции по классификации «Δ – ω» молодые.

Таблица 7 – Некоторые характеристики микропопуляций *T. biebersteiniana* в Пензенском ботаническом саду

№ учётной площадки	Абс. максимум, %	Δ	ω	Тип ЦП по классификации «Δ – ω»	<i>I_{восст.}</i> , %
Микропопуляция 1 – участок редких растений отдела Природной флоры					
1	g (44,2)	0,28	0,64	Зреющая	126
Микропопуляция 2 – «Большая поляна»					
2	g (65,4)	0,36	0,74	Зрелая	53
3	g (42,8)	0,27	0,60	Зреющая	133
4	im (50,0)	0,22	0,49	Молодая	200
5	im (79,0)	0,09	0,23	Молодая	3700
6	v (50,0)	0,17	0,44	Молодая	500
Микропопуляция 3 – «Малая поляна»					
7	v (80,0)	0,15	0,45	Молодая	900

В условиях затенения (МП3) наблюдается максимум на виргинильных особях, так как затенение задерживает переход к цветению, что подтверждено данными многих исследователей. Микропопуляция по классификации «Δ – ω» молодая.

Индекс возрастности (Δ) изученных ценопопуляций варьирует от 0,09 до 0,36, т.е. по классификации Животовского (2001) (табл. 2) они должны быть отнесены к типам: «подростковая» (учётная площадка 5), «взрослеющая» (учётные площадки 6, 7), «молодая» (учётные площадки 1–4).

Индекс эффективности (ω) изменяется в диапазоне 0,23–0,74. По классификации «дельта – омега» Животовского (2001) МП2 и МП3 относятся к типу «молодые», МП1 – «зреющая», хотя по абсолютному возрасту она начала формироваться позже остальных.

Таким образом, онтогенетическая структура микропопуляций в культуре заметно отличается от природных сообществ. Доля генеративных особей в растительных сообществах с тюльпаном Биберштейна в степной и лесостепной зоне колеблется, по данным Е.А. Кобозевой от 0 до 9,8 %, онтогенетические спектры всегда левосторонние с максимумом на прегенеративных возрастных состояниях.

Это обусловлено в первую очередь отсутствием конкуренции луговых трав в условиях культуры, отсутствием антропогенного пресса в виде сбора на букеты и т.п.

3.4. Особенности внутреннего строения вегетативных органов *Tulipa biebersteiniana* в условиях культуры

Анатомия вегетативных органов изучена на примере особей генеративного возрастного состояния. Строение стебля типичное для этого семейства. Стебель покрыт довольно мощным эпидермисом с кутикулой, под которым залегает первичная кора – кортекс. Кора образована двумя слоями хлоренхимы, под которой залегает паренхима с межклетниками (около 5 слоев). Внутренняя часть коры представлена крахмалоносным влагалищем, хорошо заметным при окрашивании реактивом Люголя. На границе кортекса и стели формируется склеренхимное кольцо перициклического

происхождения из 2–4 слоёв плотно прилегающих клеток с лигнифицированными стенками (рис. 15).

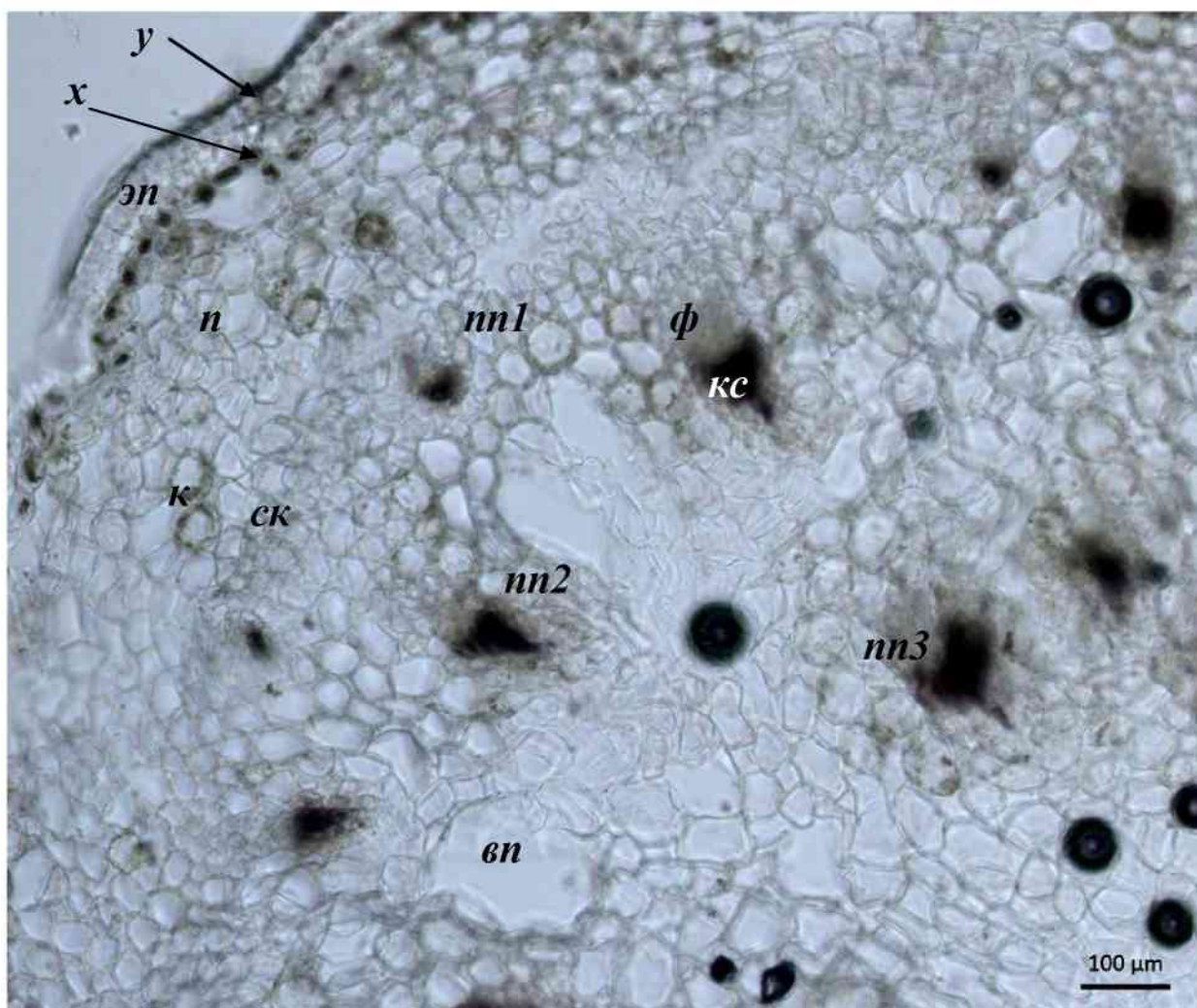


Рисунок 15. Внутреннее строение стебля генеративных особей *Tulipa biebersteiniana* (увеличение $\times 100$, окрашивание флороглюцином). Эп – эпидермис, у – устьице, х – хлоренхима, п – паренхима коры, к – крахмалоносное влагалище, ск – склеренхима, nn1, nn2, nn3 – проводящие пучки стели (тенденция образования кругов), вп – воздушная полость паренхимы стели, кк – ксилема, фл – флоэма

Несмотря на то, что срезы были выполнены 17 мая, и побег заканчивал вегетацию, одревеснение клеточных стенок склеренхимы наблюдалось слабое, что, в общем, типично для эфемероидов.

Стебель устроен по типу атактостели пальмового типа, наиболее широко распространенного среди этого семейства: проводящие пучки беспорядочно

разбросаны по паренхиме стели, более мелкие пучки по периферии, более крупные – в центре. Проявляется тенденция к круговому расположению пучков, отмеченная для других представителей этого рода в литературе. Паренхима стели пронизана системой межклетников, что характерно для представителей экологической группы гигрофитов. Сразу после схода снега мерзлая почва характеризуется слабой водопроницаемостью и застаивается в верхней части почвы, создавая анаэробные условия, поэтому паренхима трансформируется в аэренхиму (рис. 15)

Анатомические особенности листа изображены на рис. 16. Лист тюльпана имеет типичное для данного рода строение. Толщина листовой пластинки 620–650 мкм, на долю верхнего и нижнего эпидермиса приходится по 25–30 мкм. Мезофилл слабо дифференцирован – представлен округлыми клетками, размер которых к внутренней части листа увеличивается, а количество хлоропластов в этом направлении уменьшается. Таким образом, намечается тенденция к эквифациальности, что связано с более менее вертикальным расположением листа по отношению к солнцу. По расположению устьиц лист амфистоматный. По количеству устьиц верхний ($28,7 \pm 1,0$ шт/мм²) и нижний ($31,3 \pm 1,0$ шт/мм²) эпидермис достоверно не отличаются. Эпидермальные клетки довольно крупные, вытянутые вдоль жилок. Устьица крупные (в составе верхнего эпидермиса $73,4 \pm 1,3 \times 40,1 \pm 0,4$ мкм; в составе нижнего эпидермиса $70,2 \pm 1,0 \times 37,6 \pm 0,7$ мкм), расположены рядами. Аномоцитный тип устьичного аппарата – каждая пара замыкающих клеток окружена 4 эпидермальными клетками, не отличающимися от остальных по форме и размеру.

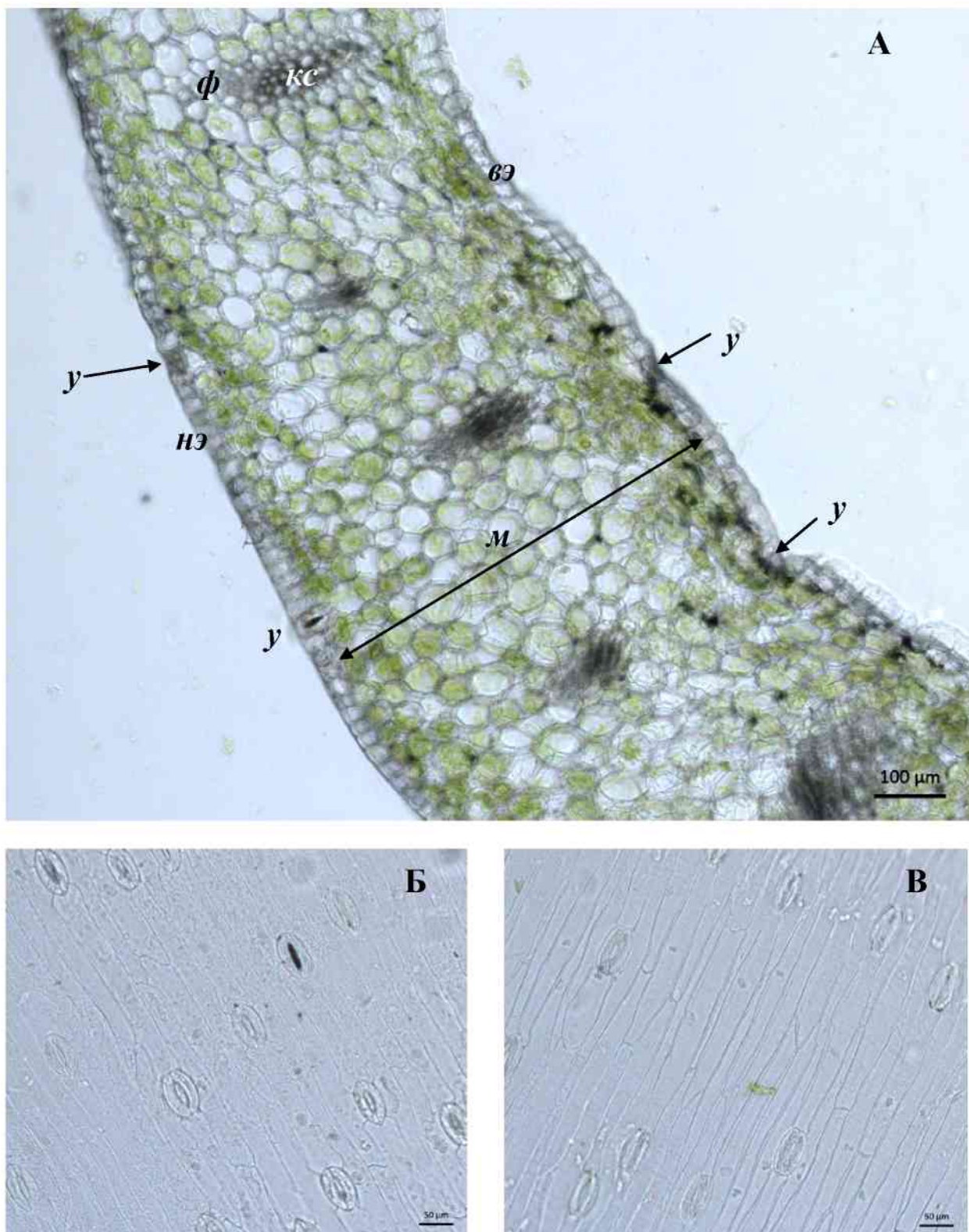


Рисунок 16. Внутреннее строение листа генеративных особей *Tulipa biebersteiniana*: А – на поперечном срезе (увеличение $\times 100$, окрашивание флороглюцином); Б – верхний эпидермис, В – нижний эпидермис (увеличение $\times 200$); вэ – верхний эпидермис, нэ – нижний эпидермис; у – устьице, м – мезофилл, кс – ксилема, фл – флоэма.

3.5. Интродукция *Tulipa biebersteiniana* на пришкольном участке

Наши исследования показали, что интродукция луковичных растений может быть эффективным направлением научно-исследовательской работы школьников. Данная тема была предложена ученице 6 (ныне 7) класса школы МБОУ СОШ № 71 Храмовой Марии, углубленно интересующейся биологией и экологией. Под руководством учителя биологии этой школы Сурковой Оксаны Евгеньевны Храмова Мария 2 сентября 2021 г. заложила эксперимент на пришкольном участке. Объектом исследования служили луковицы *Tulipa biebersteiniana*, полученные из ботанического сада, высаженные для озеленения пришкольного участка МГБОУ СОШ №71. Школьница успешно освоила приёмы агротехники возделывания луковичных растений, фенологических наблюдений, биометрические методы, микроскопию, методы статистической обработки.

Таблица 8 – Морфологические характеристики луковиц *Tulipa biebersteiniana*

Луковицы	Высота, мм	Диаметр, мм	Масса, г
Крупные 8 шт Диаметр более 13 мм	27,3±1,4	14,6±1,6	2,97±0,25
Средние 24 шт Диаметр 8 – 11 мм	18,9±0,4	9,7±0,2	0,56±0,03
Мелкие 21 шт Диаметр менее 7 мм	15,5±0,5	7,0±0,2	0,19±0,01

Луковицы хорошо дифференцировались по размеру и массе на 3 группы (крупные, средние, мелкие), коррелируя с возрастным состоянием растений (g, v, im). Большинство луковиц имели набухшую мочку из придаточных корней копытовидной формы (рис. 17).

Ученица докладывала результаты своей научно-исследовательской работы на II региональном фестивале творческих открытий и инициатив «Леонардо» стала призёром; на XXVI научно-практической конференции школьников города Пензы «Я исследую мир» (2-е место) и др. (рис. 18).



Б



В

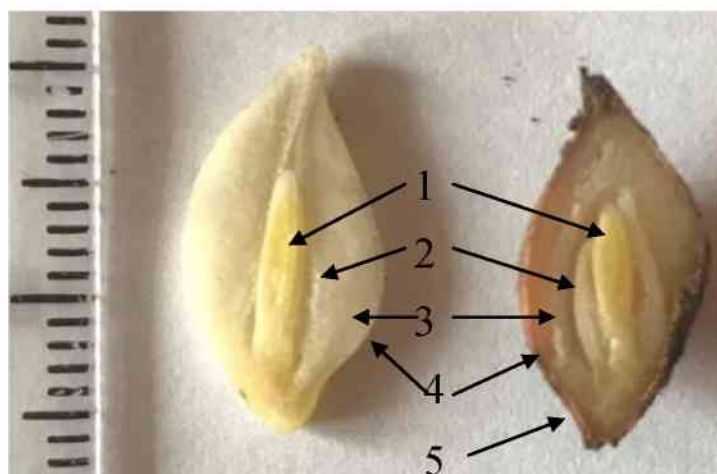


Рисунок 17. Луковицы *Tulipa biebersteiniana*, 2 сентября 2021 г.; А – группы луковиц, предназначенных для посадки; Б – мочки будущих придаточных корней (стрелки); В – внутреннее строение луковицы *im*-особи; 1 – зачаток ассимилирующего листа побега вегетации 2022 г.; 2, 3 – запасующие чешуи (третий и второй катафиллы); 4 – покровная чешуя (первый катафилл); 5 – старые чешуи прошлогодней луковицы (слева удалены)

1



2A



2Б



3A



3Б



3В



4А



4Б



5



Рисунок 18. Интродукция *T. biebersteiniana* на пришкольном участке МГБОУ СОШ №71 (1 – общий вид участка; 2 – фенологические наблюдения А – 8.04.22; Б – 15.04.22); 3 – изучение онтогенеза (А – имматурная особь, Б – виргинильная особь; 17.04.22; В – генеративная особь; 23.04.22); 4 – работы по уходу; 15.04.22; 5 – участие Маши Храмовой в съёмках телепередачи, 27.04.22

ВЫВОДЫ

1. По литературным данным установлено, что *Tulipa biebersteiniana* – редкий, сложный по внутривидовой структуре, полиморфный вид, состоящий из нескольких рас, некоторым из которых предлагают присвоить ранг самостоятельных видов. Несмотря на длительную историю интродукции, вид практически не используется в озеленении г. Пензы, том числе на пришкольных участках.

2. Освоены такие методы изучения биологии *T. biebersteiniana* в условиях культуры, как фенологические наблюдения, биоморфологический, микроскопирования, популяционных исследований, статистической обработки.

3. Установлено, что популяции *T. biebersteiniana* в Пензенском ботаническом саду представлены мезофильной расой. Они формировались продолжительное время и имеют разное географическое происхождение, в том числе неустановленное.

4. Обнаружено, что прохождение фенофаз в целом соответствует таковому в природных условиях – отрастание и бутонизация сразу после схода снега, цветение в последнюю декаду апреля – первую декаду мая. Особи саратовского происхождения переходят к цветению на 3–4 дней позднее по сравнению с особями неустановленного происхождения. Продолжительное похолодание в период бутонизации может привести к выпадению фазы цветения.

5. Выявлены особенности онтогенеза *T. biebersteiniana* в культуре: последовательная смена четырёх возрастных состояний: j, im, v и g. Отсутствие проростков – следствие невозможности семенного размножения, предположительно в связи с триплоидностью мезофильной экологической расы. Также не были обнаружены сенильные особи. Единственный способ самоподдержания численности популяции в культуре для мезофильной расы – вегетативный; коэффициент размножения очень высокий – около 2.

Плотность микропопуляций колеблется от 172 ос./м² до 608 ос./м² и зависит от возраста микропопуляции и условий освещения. В среднем, по сравнению с природными сообществами она значительно выше в связи с отсутствием конкуренции.

Онтогенетический анализ показал, что при отсутствии нарушений в микропопуляциях при достаточном освещении преобладают генеративные особи, обеспечивающие высокую декоративность делянок и искусственных сообществ с *T. biebersteiniana* в период цветения. В случае нарушений из-за деятельности мышевидных грызунов, выкопки луковиц преобладают особи прегенеративного возрастного состояния, онтогенетические спектры становятся левосторонними.

6. Изучено **внутреннее строение вегетативных** органов g-особей: установлено типичное для представителей рода строение стебля и листа.

7. Показаны большие возможности вида как объекта **научно-исследовательской работы** учащихся средних школ, в том числе в рамках интродукции на пришкольном участке.

8. *T. biebersteiniana* может быть рекомендован как **перспективный для озеленения** вид в условиях Пензенской области, в том числе на пришкольном участке. Самый быстрый способ создания искусственных популяций – посадка в первой–второй декаде сентября луковиц g-особей. В этом случае уже следующей весной можно наблюдать цветение. Это неприхотливый вид, не предъявляющих высоких требований к качеству почвы, способный расти на субстратах с большим количеством включений антропогенного происхождения; не требующий полива. Наибольшая декоративность будет достигнута в искусственных популяциях этого вида, в том числе с участием других эфемероидов с небольшим притенением. Следует учитывать, что декоративность делянок и полей высока только до середины мая, после чего растения отмирают, поэтому перед ними следует размещать другие виды декоративных культур, чтобы они «маскировали» освобождающиеся от наземных побегов тюльпана Биберштейна площадки.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Агафонов В.А., Кузнецов Б.И. Тюльпан Биберштейна // Красная книга Воронежской области. Т.1. Растения. Лишайники. Грибы. Воронеж: Центр духовного возрождения Черноземного края, 2018. С. 252.
2. Баранчикова Л.А. Растения пришкольного участка // Начальная школа. 2011. № 5. С. 72–78.
3. Барыкина Р. П., Веселова Т. Д., Девятков А. Г., Джалилова Х. Х., Ильина Г. М., Чубатова Н. В. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. М.: МГУ, 2004. 312 с.
4. Биглова А.Р., Миронова Л.Н., Ахметова А.Ш. Исследование луковичных многолетников для использования в зеленом строительстве Башкортостана. Вестник ИрГСХА. 2011. №44(8). С. 15-22.
5. Бочанцева З.П. Тюльпаны: морфология, цитология и биология. Ташкент: АН Узбекской АССР, 1962.
6. Волкова Г.Л. Итоги интродукции некоторых луковичных растений на Европейском Северо-Востоке // Научные ведомости. Серия Естественные науки. 2011. № 3 (98). Выпуск 14/1. С. 140–144.
7. Васюков В.М., Саксонов С.В. Конспект флоры Пензенской области. Флора Волжского бассейна. Т. IV; науч. ред. проф. С. В. Саксонов. — Тольятти: Анна, 2020. С. 31.
8. Гусев А.В., Ермакова Е.И. Тюльпан Биберштейна // Красная книга Белгородской области. Редкие и исчезающие растения, лишайники, грибы и животные. Белгород: ИД «БелГУ»-НИУ «БелГУ», 2019. С. 129.
9. Демина О.Н. Сказочный цветок из тысячи и одной ночи, или остров тюльпанов. Ростов на Дону: Медиа-полис, 2016. 60 с.
10. Дорджиева В.И. Тюльпан Биберштейна // Красная книга Республики Кадмыкия. Т.2. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения растения и грибы. Элиста: ЗАО НПП «Джангар», 2014. С. 58.

11. Дьякова И.Н. Исследовательская деятельность учащихся по ботанике // Вестник Майкопского государственного технологического университета. 2015. №4. С. 52–56.
12. Жукова Л.А. Изменение возрастного состава популяций луговика дернистого на окских лугах при различной продолжительности выпаса // Биологические науки. 1967. № 7. С. 67–72.
13. Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола, 1995. 224 с.
14. Заугольнова Л.Б. Неоднородность строения ценопопуляций во времени и пространстве // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 2. С. 187–196.
15. Заугольнова Л.Б., Смирнова О.В. Возрастная структура ценопопуляций многолетних растений и её динамика // Журнал общей биологии. 1978. Т. 39. № 6. С. 849–857.
16. Иванченко А.А. Тюльпаны и другие луковичные растения Казахстана. Алматы, 2005. 192 с.
17. Князев М. С., Куликов П. В., Филиппов Е. Г. Тюльпаны родства *Tulipa biebersteiniana* (Liliaceae) на Южном Урале // Ботан. журн. 2001. Т. 86, № 3. С. 109–119.
18. Кобозева Е.А. Биоморфология и популяционная экология луковичных растений в разных природных зонах Приволжской возвышенности (на примере *Tulipa biebersteiniana* Shult. et Shult. fil. и *Lilium martagon* L.). Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. М., 2010. <https://textarchive.ru/c-1892484-pall.html>
19. Кобозева Е.А., Шорина Н.И. Сравнительный анализ морфогенеза монокарпического побега *Tulipa biebersteiniana* Shult. et Shult. fil. и *Lilium martagon* L. // Известия Пензенского государственного педагогического университета Им. В.Г. Белинского. 2011. №25. С. 66–75.
20. Котельникова М.Г. Особенности формирования плодов и семян у рябчика русского и шахматовидного и тюльпана Биберштейна в популяциях

- Красносамарского леса // Вестник молодых ученых и специалистов Самарского государственного университета. 2015. №2(7). С. 86–91.
21. Котельникова М.Г. К оценке биоэкологических особенностей растений тюльпана Биберштейна (*Tulipa biebersteiniana* Schult. et Schult. fil.) в модельных биотопах Красносамарского лесничества // Самарский научный вестник. 2016. № 3(16). С. 30-35. <https://cyberleninka.ru/article/n/k-otsenke-bioekologicheskikh-osobennostey-rasteniy-tyulpana-bibershteyna-tulipa-biebersteiniana-schult-et-schult-fil-v-modelnyh-biotopah/viewer>
22. Литвинская С.А., Коломийчук В.П. Тюльпан Биберштейна // Красная книга Краснодарского края. Растения и грибы. Краснодар, 2017. С. 436–437.
23. Мамонтова Е.Н., Васильева Е.И., Рузаева И.В. Сохранение редких растений в ботаническом саду Самарского государственного университета // Бюллетень Самарская лука. 2007. Т. 16. № 1–2 (19–20). С. 58–75.
24. Масленников А.В. Тюльпан Биберштейна // Красная книга Ульяновской области. М.: Буки Веди, 2015. С. 141–142.
25. Маслова Н.В., Минина Н.Н. Биберштейна // Красная книга Республики Башкортостан. Т.1. Растения и грибы. Уфа: МедиаПринт, 2011. С. 54.
26. Методика фенологических наблюдений в ботанических садах СССР/ Под ред. Лапина П.И. М.: ГБС АН СССР, 1975. 28 с.
27. Мордак Е.В. Семейство Лилейные // Жизнь растений / Под ред. А.Л. Тахтаджяна. Т.6. М.: Просвещение, 1982. С. 72–91.
28. Оказова З.П., Байбатырова Э.Р. Экологический участок как элемент биологического образования // Балтийский гуманитарный журнал. 2018. Т.7. №3(24). С. 137–140.
29. Октябрёва Н.Б. Тюльпан Биберштейна // Красная книга Московской области. Московская область: Верховье, 2018. С. 483.
30. Орехова Т.Г., Денисова Г.П. Создание экологической тропы на пришкольном участке. Начальная школа. 2013. № 6. С. 61–62.

31. Остапко В.М., Крицька Л.І. Тюльпан дібровний (*Tulipa quercetorum* Klokov et Zoz. (*T. biebersteiniana* Schult. yт Schult. fil) // Червона книга України. Київ: Глобалконсалтинг, 2009. С. 148.
32. Перелович Н.В., Петросова Р.А., Назаренко В.М. Организация и оформление пришкольного участка // Биология в школе. 2006. № 7. С. 56–58.
33. Пилипенко В.Н. Тюльпан Биберштейна // Красная книга Астраханской области. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения объекты животного и растительного мира. Астрахань: Астраханский ГУ, ИД «Астраханский университет», 2014. С. 119–120.
34. Плаксына Т.И., Васюков В.М. Тюльпан Биберштейна // Красная книга Самарской области. Т.1. Редкие виды растений и грибов. Самара: Изд-во Самарской государственной областной академии, 2017. С. 151.
35. Прохоров В.Е. Тюльпан Биберштейна // Красная книга Республики Татарстан (растения, животные, грибы). Казань: Идел-Пресс, 2016. С. 418–419.
36. Работнов Т.А. Методы определения возраста и длительности жизни у травянистых растений // Полевая геоботаника. М. – Л.: АН СССР, 1960. Т. 2. С. 141–149.
37. Ростовцева М.В., Можаяева Г.Ф., Рытикова О.В. Пензенский ботанический сад: сто лет истории в фотографиях. Пенза: Изд-во ПГУ, 2017. 80 с.
38. Рязанова Л.В. Меркер В.В. Тюльпан Биберштейна // Красная книга Челябинской области. Животные, растения, грибы. М., 2017. С. 244
39. Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. Л.: Наука, 1964. Т. 3. С. 146–205.
40. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа, 1962. 378 с.
41. Серебрякова Т.И. Учение о жизненных формах растений на современном этапе // ВИНТИ. 1972. Т. 1. С. 84–169.

42. Смирнова О.В. Оценка состояния популяции по типу онтогенетического спектра // Восточно-европейские леса: история в голоцене и современность. М.: Наука, 2004. Т. 1. С. 159–161.
43. Смирнова О. В., Торопова Н.А. Тюльпан Биберштейна // Диагнозы и ключи возрастных стояний лесных растений. Эфемероиды. М.: МГПУ, 1987. С. 53–58
44. Соколов А.С., Соколова А.А. Тюльпан Биберштейна // Красная книга Тамбовской области: мхи, сосудистые растения, грибы, лишайники. Тамбов: ООО «ТПС», 2019. С. 306.
45. Сухолозова Е.А. Тюльпан Биберштейна // Биологическая флора. Вып 17. С.31-53.
46. Теймуров А.А. Тюльпан Биберштейна // Красная книга Курской области. Редкие и исчезающие виды животных, растений и грибов. Калининград-Курск: ИД РОСТ-ДООАФК, 2017. С. 163.
47. Тимина О.О., Ионова Л.Г., Тимин О.Ю. Состояние, популяционные характеристики *Tulipa biebersteiniana* Schult. Et Schult. fil на территории левобережного Приднестровья и особенности его размножения в условиях *in vivo* и *in vitro* // Биология растений и садоводство: теория, инновации. 2020. № 3 (156). С. 122–135.
48. Умаров М.У. Тюльпан Биберштейна // Красная книга Чеченской республики. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных. Грозный, 2007. С. 129–130.
49. Уранов А.А. Возрастной спектр ценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.
50. Уранов А.А., Смирнова О.В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 79. Вып. 1. С. 119–135.
51. Хашиева Л.С., Дакиева М.К., Бузуртанова М.М. Некоторые особенности экологии и биологии в условиях Терской возвышенности Республики Ингушетия // Юг России: экология, развитие. 2016. Т. 11. № 1. С. 119–127.

52. Хлызова Н.Ю. Тюльпан Биберштейна // Красная книга Липецкой области. Т.1. Растения, грибы, лишайники. Липецк, 2014. С. 194.
53. Чистякова А.А. Тюльпан Биберштейна // Красная книга Пензенской области. Грибы, лишайники, мхи, сосудистые растения. Пенза, 2013. Т. 1. С. 174.
54. Чугунов Г.Г. Тюльпан Биберштейна // Красная книга Республики Мордовия. Т.1. Редкие виды растений, лишайников и грибов. Саранск: Мордовское книжное издательство, 2003. С. 91.
55. Шарипов А., Пратов У. Тюльпаны Средней Азии. Ташкент, 1997. 143 с.
56. Шевченко Г.Т. Тюльпан Биберштейна // Красная книга Ставропольского края. Т.1. Растения. Ставрополь, 2013. С. 251.
57. Шмидт В. М. Математические методы в ботанике. Ленинград: Издательство Ленинградского университета, 1984. 288 с.
58. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) / Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Ермакова И.М., и др. М.: Наука, 1976. 217 с.
59. Щербаков А.В., Смирнова Е.В., Фатин С.Н., Хорун Л.В. *Tulipa biebersteiniana* Schult. et Schult. fil // Фиторазнообразие Восточной Европы. 2017. Т. 11. № 3. С. 113–116.
60. Шилов М.П., Сисейкин А.В. Тюльпан Биберштейна // Красная книга Владимирской области. Тамбов: ООО «ТПС», 2018. С. 96.
61. Яндовка Л.Ф., Лосева Т.А. Биология цветения *Tulipa biebersteiniana* (Liliaceae) // Растительные ресурсы. 2015. Т. 51. № 1. С. 12–28.
62. Ареал рода тюльпан [Электронный ресурс]. URL: http://ru.wikipedia.org/wiki/%D0%A2%D1%8E%D0%BB%D1%8C%D0%BF%D0%B0%D0%BD#/media/%D0%A4%D0%B0%D0%B9%D0%BB:Genus_tulipa_distribution.svg
63. The Plant List: [Электронный ресурс]. <http://www.theplantlist.org/tpl1.1/search?q=tulipa>