

УДК 58.002:087(571.17)

М.Н. Шурупова, И.И. Гуреева, Н.А. Некратова

M.N. Shurupova, I.I. Gureeva, N.A. Nekratova

ПОПУЛЯЦИОННАЯ БИОЛОГИЯ РЕДКИХ ВИДОВ *SAUSSUREA* НА КУЗНЕЦКОМ АЛАТАУ

POPULATION BIOLOGY OF RARE *SAUSSUREA* SPECIES IN THE KUZNETSK ALATAU

Методы изучения демографии популяций редких растений в России и за рубежом значительно различаются: в западной ботанической школе наибольшее применение нашел метод PVA, отечественные исследователи предпочитают изучение онтогенетической структуры популяций. Методы, разработанные в рамках этих направлений, не предназначены для сравнения популяций редких видов и выявления среди них наиболее уязвимых. На примере исследования 17 популяций 3 редких видов *Saussurea* на Кузнецком Алатау предложен сравнительный подход к анализу данных, полученных при помощи классических методов изучения онтогенетической структуры популяций. Плотности особей каждого возрастного состояния использовались для построения матрицы сходства-различия, на основе которой в результате процедуры многомерного шкалирования были получены координаты проекций популяций в двумерном Евклидовом пространстве. Популяции *S. frolovii* характеризуются сравнительно высокой экологической плотностью. 6 из 7 изученных популяций можно рассматривать как стабильные, и 4 популяции произрастают в благоприятных условиях окружающей среды. Из 5 популяций *S. salicifolia* только 1 можно рассматривать как процветающую, остальные 4 популяции в разной степени угнетены под воздействием неблагоприятных условий окружающей среды и вытаптывания. *S. schanginiana* характеризуется самой низкой экологической плотностью популяций среди изученных видов, при этом 1 популяция произрастает в более благоприятных для вида условиях, остальные 4 популяции угнетены. Среди популяций *S. salicifolia* и *S. schanginiana* на Кузнецком Алатау мало процветающих, они разрежены, и участие в них молодых особей слабое или вообще отсутствует. Поэтому эти виды являются уязвимыми на Кузнецком Алатау.

Исследование редких видов растений на практике сводится к изучению их популяций в природе (Злобин и др., 2013). При этом часто используются демографические исследования, при которых строение популяций изучается с точки зрения соотношения в ней числа особей в разных стадиях развития (Köfner, 2013). В отечественной и западной ботанике демографические методы существенно различаются. Западные исследователи, как правило, акцентируют свое внимание на прогнозировании возможности исчезновения популяции редкого вида (Sieg et al., 2003). Прогноз осуществляется методом PVA (Population Viability Analysis), суть которого состоит в оценке вероятности вымирания путем анализа, объединяющего все идентифицируемые угрозы для выживания популяции в модель процесса ее исчезновения (Lacy, 1993). Моделирование является качественным только при аккуратной регистрации связей между популяцией и окружающей средой, влияния этого взаимодействия на повозрастное размножение и выживаемость, генетической изменчивости и эффектов инбридинга (Ralls et al., 2002). Сбор необходимых данных для PVA требует значительных затрат времени и усилий, что делает его применимым лишь для маленьких популяций ограниченного числа видов, как правило, уже имеющих статус охраны согласно критериям МСОП. Поскольку PVA является попыткой максимально приближенно отразить реальность, этот метод хорош для анализа факторов, влияющих на вымирание популяции, но не для диагностических целей (Van Dyke, 2008). В отечественной ботанике разработаны методы изучения онтогенетической структуры популяций (Ценопопуляции..., 1976, 1988). Достоинство этих методов заключается в том, что они позволяют работать с популяциями любой численности и интерпретировать данные, полученные при разовой регистрации в поле. Однако онтогенетическая структура, будучи автономной характеристикой популяций, не зависит от их пространственных типов, численности и распределения по площади (Малиновский и др., 1998). Фактически информация об онтогенетической структуре, рассматриваемая отдельно от других показателей, не связана с динамическим статусом популяции (Кияк и др., 1988). Критически разреженные малочисленные и плотные многочисленные популяции нередко оказываются в равной степени полно- и неполночленными, обладают право- или левосторонними онтогенетическими спектрами (Злобин и др., 2013). Л.А. Животовский (2001) разработал понятие

Таблица

Географическая и экологическая характеристика популяций
Saussurea frolowii, *S. salicifolia* и *S. schanginiana* на Кузнецком Алатау

Популяция	Высота над уровнем моря, м	GPS-координаты	Экологическая плотность	Антропогенное воздействие
<i>S. frolowii</i>				
1	1330	N 54°18' E 89°13'	4,5	—
2	1272	N 53°44' E 89°32'	3,9	—
3	1310	N 54°18' E 89°13'	3,4	—
4	1350	N 53°57' E 89°15'	3,1	выпас лошадей
5	1250	N 54°18' E 89°13'	2,4	—
6	1290	N 54°18' E 89°13'	1,7	—
7	1200	N 54°38' E 88°36'	0,9	—
<i>S. salicifolia</i>				
1 (2013)	600	N 54°26' E 89°28'	3	—
1 (2014)	600	N 54°26' E 89°28'	2,6	—
2	590	N 54°26' E 89°28'	2,3	вытаптывание
3 (2012)	590	N 54°26' E 89°28'	2	вытаптывание
3 (2013)	590	N 54°26' E 89°28'	1,8	—
3 (2014)	590	N 54°26' E 89°28'	1,6	—
4	600	N 54°26' E 89°28'	1,1	—
5	700	N 54°26' E 89°28'	0,6	—
<i>S. schanginiana</i>				
1	870	N 54°26' E 89°28'	1,8	—
2 (2013)	600	N 54°26' E 89°28'	1,3	вытаптывание
2 (2014)	600	N 54°26' E 89°28'	0,6	—
3	820	N 54°26' E 89°28'	0,9	—
4	700	N 54°26' E 89°28'	0,5	—
5	1540	N 53°44' E 89°32'	0,5	—

«эффективной плотности» популяции, но оно не отразилось на известной классификации «дельта–омега», основанной на индексе возрастности А.А. Уранова (1975) и индексе эффективности Л.А. Животовского.

В нашей работе предлагается подход к анализу данных, полученных классическими методами исследования онтогенетической структуры популяций, который делает их более информативными для сравнения состояния популяций редких видов и выявления наиболее уязвимых. Его особенность заключается в том, что одновременно с онтогенетической структурой популяции оценивается плотность особей каждого онтогенетического состояния, а полученные данные анализируются при помощи многомерного шкалирования. Плотность популяции является отражением качества окружающей среды, которая влияет на закрепление проростков и смертность взрослых особей (Kunin, 1992; Roll et al., 1997). Поэтому плотность и онтогенетическая структура популяции, анализируемые вместе, несут информацию о том, процветает ли популяция или находится в угнетенном состоянии. Мы использовали первоначальные признаки популяции, т. е. плотности особей каждого онтогенетического состояния, для построения матрицы сходства-различия. В результате процедуры многомерного шкалирования были получены координаты в двумерном Евклидовом пространстве. Вклад каждого признака в шкалы оценивали по его коэффициентам корреляции с каждой шкалой, поэтому информация о признаках не теряется, и результаты анализа легко поддаются интерпретации (Ефимов, Ковалева, 2008).

Подход был применен для анализа состояния популяций 3 редких видов *Saussurea* на Кузнецком Алатау – *S. frolowii* Ledeb. (7 популяций), *S. salicifolia* (L.) DC. (5 популяций) и *S. schanginiana* (Wydł.) Fisch. ex Serg. (5 популяций). Все 3 вида характеризуются обширным дизъюнктивным ареалом, в пределах которого в ряде регионов довольно обычны, однако на Кузнецком Алатау являются редкими (Шурупова, Гуреева, 2012; Шурупова и др., 2015). *S. frolowii*, *S. salicifolia* и *S. schanginiana* являются травянистыми многолет-

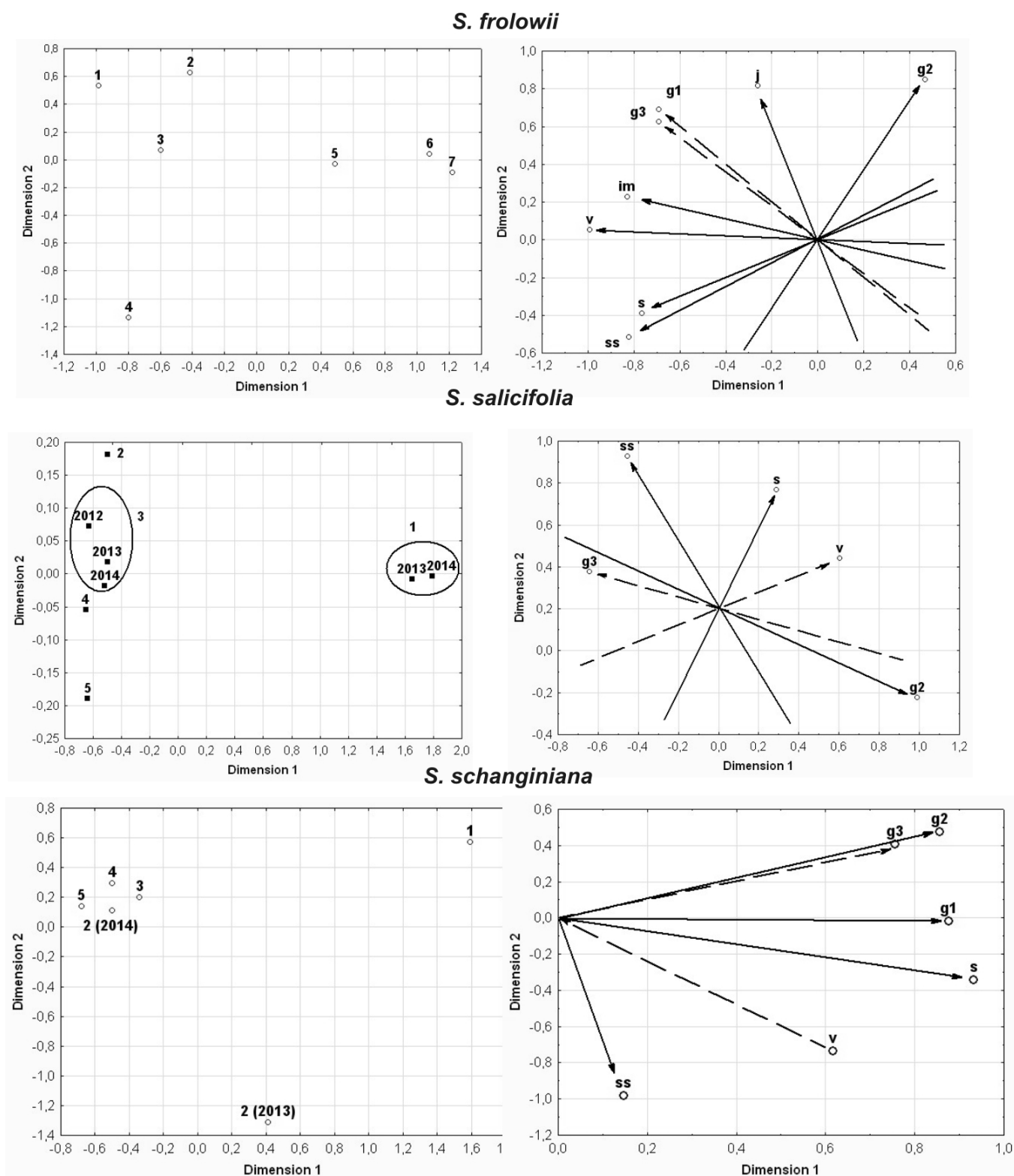


Рис. 1. Проекция популяций в двумерном Евклидовом пространстве (слева) и вклады признаков в шкалы (справа). Примечания: 1) Онтогенетические состояния: j – ювенильное, im – имматурное, v – виргинильное, g1 – молодое генеративное, g2 – средневозрастное генеративное, g3 – старое генеративное, ss – субсенльное, s – сенильное. 2) Вклады признаков в шкалы обозначены стрелками: сплошные при $r > 0.7$ ($p < 0.05$), пунктирные при $0.6 < r < 0.7$ ($p > 0.05$).

ними стержнекорневыми каудексными поликарпиками (Шурупова, 2013; Шурупова и др., 2014; Шурупова, Гуреева, 2014). Возобновление популяций происходит только семенным путем. В 2012–2014 гг. проведено исследование онтогенетической структуры популяций видов классическими методами в разных местообитаниях (табл.).

В результате были получены проекции популяций в 2-мерном Евклидовом пространстве (рис. 1).

Многомерное шкалирование демографических показателей популяций растений позволяет выявить существенные различия между их онтогенетической структурой. Например, легко выявляются популяции, произрастающие в наиболее благоприятных условиях и подверженные антропогенному воздействию. Что касается *S. frolowii*, произрастание в наиболее благоприятных условиях сопровождается высокой плотностью имматурных и виргинильных особей. Субсенильные и сенильные особи в таких условиях способны дольше выживать, и, следовательно, их плотность тоже значительно больше. Чем ниже экологическая плотность популяции, тем выше плотность средневозрастных генеративных особей в популяции. Это отражается на расположении проекций популяций *S. frolowii* вдоль шкалы Dimension 1. Нестабильное состояние популяции связано с плотностью ювенильных и зрелых генеративных особей, что сказалось на размещении проекций популяций вдоль шкалы Dimension 2. Проекция популяции 4 располагается обособленно от проекций остальных популяций. Выпас лошадей приводит к тому, что молодые генеративные особи не достигают пика своего развития в средневозрастном генеративном состоянии, подвержены процессам некроза и преждевременно переходят в старое генеративное состояние, т. е. наблюдается сокращенный цикл онтогенеза. Кроме того, наблюдается полное отсутствие ювенильных особей при том, что плотность имматурных и виргинильных довольно высока. Это свидетельствует о том, что ювенильные особи наиболее чувствительны к негативному влиянию выпаса. В целом популяции *S. frolowii* характеризуются сравнительно высокой экологической плотностью. 6 популяций (за исключением популяции 4) можно рассматривать как стабильные, и популяции 1–4 произрастают в более благоприятных условиях окружающей среды, но популяция 4 является нестабильной вследствие выпаса.

В случае с *S. salicifolia* наблюдается совсем другая картина. Только популяцию 1 можно рассматривать как относительно благополучную. Она характеризуется самой высокой экологической плотностью и высокой плотностью средневозрастных генеративных особей. Оставшиеся популяции в разной степени угнетены. Популяция 2, расположенная рядом с популярной туристической тропой, подвержена более сильному вытаптыванию и выглядит наименее стабильной, поскольку в ней высока плотность особей, вышедших из репродуктивного возраста. Это происходит вследствие того, что при вытаптывании генеративные особи травмируются, переходят в постгенеративный период и затем погибают. Этот процесс хорошо иллюстрирован проекциями популяции 3, в которой наблюдается постепенное уменьшение плотности особей постгенеративного периода и экологической плотности в течение 2012–2014 гг. Популяции 4 и 5 можно рассматривать как стабильные, но разреженные, при этом в популяции 5 присутствуют только генеративные особи. Очевидно, что успешное закрепление проростков редко случается в условиях произрастания этой популяции, а гибель старых особей в ней происходит быстрее, чем в остальных популяциях.

S. schanginiana характеризуется самой низкой экологической плотностью популяций среди изученных видов. Молодые особи играют незначительную роль в популяциях этого вида, которые существенно варьируют по плотности генеративных и старых особей. Популяция 1 рассматривается нами как наиболее благополучная. Популяция 2, оказавшаяся в зоне популярного рекреационного объекта, резко сократила свою плотность вследствие гибели всех особей в зоне вытаптывания, и к 2014 г. сохранилась только на нетронутых фрагментах популяционного поля. Это отразилось на значительном изменении положения ее проекции в Евклидовом пространстве.

Онтогенетическая структура популяций *S. frolowii*, *S. salicifolia* и *S. schanginiana* отражает специфические особенности этих видов, но есть некоторые черты, которые позволяют выявить популяции процветающие и угнетенные, стабильные и нестабильные. Высокая плотность средневозрастных генеративных особей является показателем благополучия и для всех изучаемых видов; плотность старых особей, высокая по сравнению с плотностью особей других онтогенетических состояний, является индикатором нестабильной популяции, сокращающей в данный момент свою плотность. Молодые особи играют значительную роль только в популяциях *S. frolowii*. Следовательно, популяции этого вида успешно и регулярно возобновляются. Популяции *S. salicifolia* и *S. schanginiana* представляются нам уязвимыми, поскольку вклад в них молодых особей очень мал или вообще отсутствует. Низкая экологическая плотность популяций этих видов является следствием слабого выживания проростков.

ЛИТЕРАТУРА

- Животовский Л.А.** Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология, 2001. – № 1. – С. 3–7.
- Злобин Ю.А., Скляр В.Г., Клименко А.А.** Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения: монография. – Сумы: Университетская книга, 2013. – 431 с.
- Кияк В.Г., Кобив Ю.И., Сварник Н.И.** Особенности возрастной структуры ценопопуляций и онтогенеза горных растений Карпат // Тезисы докладов докл. Всесоюзного совещания. – М., 1988. – С. 227–229.
- Малиновский К.А., Царик Й.В., Жиляева Г.Г.** Структура популяцій рідкісних видів флори Карпат. – Киев.: Наукова думка, 1998. – 175 с.
- Уранов А.А.** Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки, 1975. – № 2. – С. 7–34.
- Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии) / Л. Б. Заугольнова, Л. А. Жукова, А. С. Комаров и др. – М., 1988. – 184 с.
- Ценопопуляции растений: основные понятия и структура / отв. ред. А.А. Уранов, Т.И. Серебрякова. – М.: Наука, 1976. – 216 с.
- Шурупова М.Н.** Эколого-биологические особенности *Saussurea frolovii* Ledeb. на Кузнецком Алатау // Биоразнообразие Алтае-Саянского экорегиона: изучение и сохранение в системе ООПТ: материалы. межрег. науч.-практ. конф., 2013. – Кызыл, 2013. – С. 107–111.
- Шурупова М.Н., Гуреева И.И.** К ботанико-географическому изучению редких видов рода *Saussurea* DC. на Кузнецком Алатау // Биогеоценология и ландшафтная экология: материалы IV Международной Междунар. конференции-конф., посвященной посвящ. памяти Ю.А. Львова. 28–30 ноября 2012. – Томск: Изд-во ТГУ, 2012. – С. 309–312.
- Шурупова М.Н., Гуреева И.И.** Онтогенез и структура ценопопуляций *Saussurea schanginiana* (ASTERACEAE) в окрестностях с. Ефремино (Республика Хакасия) // Труды Тр. IX Междунар. конф. по экологической морфологии растений, посв. пам.я.ти И.Г. и Т.И. Серебряковых. – М., 2014. – Т. 2 – С. 476–479.
- Шурупова М.Н., Гуреева И.И., Некратова Н.А.** Онтогенез и структура ценопопуляций *Saussurea salicifolia* (Asteraceae) в Кузнецком Алатау // Раст. ресурсы, 2014. – Т. 50, №2. – С. 205–215.
- Шурупова М.Н., Гуреева И.И., Некратова Н.А.** Особенности размножения редких видов *Saussurea* (Asteraceae) на Кузнецком Алатау // Вестник Том. гос. ун-та. Биология, 2015. – Т. 29, № 1. – С. 86–102.
- Körner C.** Ecology of Populations and Vegetation / Bresinsky A., Körner C., Kadereit J.W., Neuhaus G., Sonnewald U. Strasburger's Plant Sciences Including Prokaryotes and Fungi. – Berlin: Springer Berlin Heidelberg, 2013. – Pp. 1167–1215.
- Kunin W.E.** Density and reproductive success in wild populations of *Diplotaxis erucoides* (Brassicaceae) // Oecologia, 1992. – Vol. 91. – P. 129–133.
- Lacy R.C.** VORTEX: a computer simulation model for population viability analysis // Wildlife Research, 1993. – Vol. 20. – Pp. 45–65.
- Ralls K., Beissinger S.R., Cochrane, J.F.** Guidelines for using population viability analysis in endangered species management / S.R. Beissinger, D.R. McCullough (eds), Population viability analysis. – Chicago: University of Chicago Press, 2002. – Pp. 521–550.
- Roll J., Mitchell R.J., Cabin R.J., Marshall D.L.** Reproductive success increases with local density of conspecifics in the desert mustard *Lesquerella fendleri* // Conserv Biol, 1997. – Vol. 11. – P. 738–746.
- Sieg C.H., King R.M., Van Dyke F.** Creating a stage-based deterministic PVA model- the western prairie fringed orchid / F. Van Dyke and contributors, A workbook in conservation biology: solving practical problems in conservation. – New York: McGraw-Hill, 2003. – Pp. 91–99.
- Van Dyke F.** Conservation Biology. Foundations, Concepts, Applications. – 2nd ed. – Springer Netherlands, 2008. – 477 p.
- Ефимов В.М., Ковалева В.Ю.** Многомерный анализ биологических данных: учебное пособие. 2-е изд. – СПб.: ВИЗР, RIZO-печать, 2008. – 102 с.

SUMMARY

Methods of studying the demography of rare plants' populations in Russia and abroad vary greatly: researchers of the western botanical school prefer the PVA method is the most widely used, Russian researchers prefer to study the ontogenetic structure of populations. The methods developed within these areas are not designed to compare the populations of rare species and to identify more vulnerable among them. For example, the study of 17 populations of 3 rare *Saussurea* species in the Kuznetsk Alatau proposed comparative approach to the analysis of data obtained using classical methods of studying the ontogenetic structure of populations. The densities of individuals of each ontogenetic stage were used for calculation of the difference matrix, based on which the final configurations of the population projections were obtained in two-dimensional Euclidean space as the result of the procedure of the multidimensional scaling. Populations of *S. frolovii* are characterized by the relatively high total density. 6 of the 7 studied populations can be regarded as stable, and

4 populations grow in a favorable environment. Only 1 of the 5 *S. salicifolia*'s populations is considered as a prosperous, the other 4 populations are depressed to varying degrees under the influence of adverse environmental conditions and trampling. *S. schanginiana* is characterized by the lowest total population density among studied species with one population grows in more favorable conditions for the species; the remaining 4 populations are depressed. Few populations of *S. salicifolia* and *S. schanginiana* prosper in the Kuznetsk Alatau, they are sparse, and the participation of young individuals is weak or absent. Therefore, these species are vulnerable in the Kuznetsky Alatau.