

УДК 58.006:502.753:582.998(571.513)

Динамика малочисленной популяции редкого вида *Saussurea baicalensis* (Adams) B. L. Rob. на Кузнецком Алатау

Dynamics of small population of rare species *Saussurea baicalensis* (Adams) B.L. Rob. in the Kuznetsk Alatau

М. Н. Шурупова

M. N. Shurupova

Национальный исследовательский Томский государственный университет, пр. Ленина, 36, г. Томск, 634050
E-mail: rita.shurupova@inbox.ru

Реферат. Приведены данные пилотного мониторинга малочисленной популяции редкого вида *Saussurea baicalensis* (Adams) B. L. Rob. на г. Вершина Тургаюла (Республика Хакасия) в 2012–2015 гг. Средняя скорость роста λ за 2013–2015 гг. составила 0,89, т. е. численность особей на постоянных площадках постепенно сокращается. Построена матрица переходов, согласно которой наиболее уязвимой жизненной стадией *S. baicalensis* (за исключением семян и проростков) является ювенильное состояние. Вероятность гибели ювенильных особей составляет 0,6 (при вероятности перехода в имматурное состояние, равной 0,267, и вероятности остаться в ювенильном состоянии, равной 0,133), т. е. больше половины особей не доживают до имматурного состояния. Вероятность гибели имматурных и виргинильных особей существенно меньше – 0,09 и 0,07, соответственно.

Summary. The data of the pilot monitoring study of small population of rare species *Saussurea baicalensis* (Adams) B.L. Rob. on the Vershina Turgayula mountain (Republic of Khakassia) in 2012–2015 are presented. The average growth rate λ was 0.89 in 2013–2015, i.e. the number of individuals on marked areas is gradually decreasing. Transition matrix has been built, according to which the most vulnerable life stage of *S. baicalensis* (except seeds and seedlings) is a juvenile. The probability of death of juveniles is 0.6 (with a probability of transition to the immature state, equal to 0.267, and the probability to stay in the juvenile state, equal to 0.133), i.e. more than half of the individuals do not stay alive till an immature state. The probability of death of immature and virginal individuals is significantly less – 0.09 and 0.07, respectively.

Важная задача исследования популяций редких растений для разработки эффективных мер охраны – это выявление закономерностей изменения их состояния во времени. Популяционный мониторинг – это количественная оценка статуса популяции и составляющих ее особей во времени. Как правило, он сопровождается маркированием особей растений на репрезентативных участках и повторяющимся измерением их характеристик (Заугольнова, 1994; Given, 1994; Elzinga et al., 2015). Данное исследование посвящено мониторингу малочисленной популяции *Saussurea baicalensis* (Adams) B.L. Rob. (Asteraceae). На территории системы горных хребтов Кузнецкий Алатау *S. baicalensis* является локально находящимся под угрозой исчезновения видом, отмеченным в пяти местонахождениях (Шурупова, Зверев, 2015). Он относится к многолетним каудексным монокарпикам с продолжительностью жизни до девяти лет (Шурупова и др., 2014), при этом урожайность семян в его популяциях низкая (Шурупова и др., 2015).

Наблюдения проводились на г. Вершина Тургаюла (Ширинский р-н, Республика Хакасия), где на высоте 1400–1450 м над ур. м. произрастают 2 ценопопуляции (ЦП) *S. baicalensis*: ЦП1 – в лиственничном редколесье, ЦП2 – в бруснично-дриадовой тундре. Расстояние между ними составляет около 500 м, т. е. обмен генетическим материалом за счет деятельности опылителей вполне возможен, что позволяет считать эти ценопопуляции элементами единой метапопуляционной структуры.

Наблюдения выявили значительные колебания числа генеративных особей в обеих ценопопуляциях по годам. В 2012 и 2013 гг. в ЦП1 было отмечено по одной генеративной особи. В ЦП2 было зарегистрировано четыре генеративных особи в 2012 г. и ни одной – в 2013 г. В 2015 г. ни в одной из ценопопуляций ге-

неративные особи не появились. На 2014 г. приходится локальный пик цветения *S. baicalensis* на г. Вершина Тургаюла, когда доля цветущих особей в ЦП1 составила 12,9 %, в ЦП2 – 20 %. Длительное существование особи в состоянии «отложенного на потом» цветения увеличивает риск того, что она погибнет до того, как достигнет репродуктивного возраста (Roff, 1992). Чтобы оценить этот риск, в конце августа 2012 г. в ЦП2 в месте скопления особей методом transekты были заложены 10 постоянных площадок размером 1 м². Предварительно была составлена схема жизненного цикла *S. baicalensis* со всеми вероятными переходами особей из одной стадии в другую и пребывания в той же стадии на следующий год (Van Dyke, 2008, p. 230). Поскольку проростки *S. baicalensis*, в отличие от ювенильных особей, не были зарегистрированы на постоянных площадках, они не вошли в схему жизненного цикла с допущением, что проростки достигают ювенильного состояния в год прорастания до начала наблюдений в августе. Все особи *S. baicalensis* на площадках были маркированы при помощи этикеток из фольги с последующей регистрацией их онтогенетического состояния. В течение 2013–2015 гг. постоянные площадки проверялись с регистрацией случаев гибели особей, перехода их в следующее онтогенетическое состояние или пребывания в том же онтогенетическом состоянии, что и в прошлом году. В 2012–2015 гг. наблюдения затронули 35 особей, и осуществлено 127 регистраций различных событий. Доля каждого события от общего числа наблюдений особей каждого онтогенетического состояния за весь период составила его вероятность.

Исходя из общей численности особей на постоянных площадках в разные годы была определена скорость роста численности λ , рассчитанная по формуле:

$$\lambda = N_t / N_{t+1},$$

где λ – скорость роста численности, N_t – численность в предыдущем году, N_{t+1} – численность в настоящий момент (Злобин и др., 2013, с. 307). Общая численность N и число особей в разных онтогенетических состояниях на этих площадках в разные годы наблюдений, а также скорость роста популяции λ , выражающаяся в отношении численности в настоящий момент к численности в прошлом году, в разные годы варьируют (табл. 1). Отмечена значительная флуктуация как общей численности на постоянных площадках, так и числа особей каждого онтогенетического состояния. Средняя скорость роста за 2013–2015 гг. составила 0,89, т.е. численность особей на постоянных площадках постепенно сокращается.

Таблица 1

Общая численность и число особей в разных онтогенетических состояниях на постоянных площадках в ценопопуляции *Saussurea baicalensis* в 2012–2015 гг.

Год	Число особей в разных онтогенетических состояниях				n	λ
	j	im	v	g		
2012	4	14	7	1	26	–
2013	11	11	11	0	33	1,35
2014	0	8	10	5	23	0,66
2015	0	5	10	0	15	0,65

Примечание – Онтогенетические состояния: j – ювенильное, im – имматурное, v – виргинильное, g – генеративное; n – общая численность на площадках; λ – скорость роста.

Для более подробного исследования динамики ценопопуляции ежегодно на постоянных площадках подсчитывалось число особей, оставшихся в том же онтогенетическом состоянии, что и в прошлом году, и число переходов особей в следующее состояние; регистрировались случаи гибели особей (табл. 2). Доля

Таблица 2

Число переходов в следующее онтогенетическое состояние и случаев гибели особей в ценопопуляции 2 *Saussurea baicalensis* в 2013–2015 гг.

Событие	j	im	v
То же онтогенетическое состояние, что и в прошлом году	2	3	22
Переход в следующее онтогенетическое состояние	4	20	4
Гибель	9	9	2

этих событий от общего числа особей каждого онтогенетического состояния за все годы наблюдений представляет собой их вероятность. Вероятность перехода генеративной особи в семена рассчитана как средняя реальная семенная продуктивность, умноженная на число генеративных особей за все годы наблюдений. Вероятность превращения семян в ювенильные особи рассчитана как отношение вновь появившихся на площадках ювенильных особей к общему числу семян, вызревшего на всех генеративных особях в годы наблюдения.

Данные мониторинга были объединены в демографической матрицу, или матрицу вероятностей переходов особей из одного онтогенетического состояния в другое, которая затем может лечь в основу прогноза методом моделирования динамики популяции (population matrix model) (Crone et al., 2011) (табл. 3).

Полученная матрица вероятностей переходов из-за небольшого объема выборки может являться лишь тестовой, «пилотной», однако все же она позволяет сделать некоторые важные выводы об особенностях онтогенетической структуры ценопопуляций *S. baicalensis*. Например, наиболее уязвимой жизненной стадией *S. baicalensis* (за исключением семян и проростков) является ювенильное состояние. Вероятность гибели ювенильных особей составляет 0,6 (при вероятности перехода в имматурное состояние, равной 0,267, и вероятности остаться в ювенильном состоянии, равной 0,133), т.е. больше половины особей не доживают до имматурного состояния. Вероятность гибели имматурных и виргинильных особей существенно меньше – 0,09 и 0,07, соответственно.

Таблица 3

Матрица вероятностей переходов особей *Saussurea baicalensis* из одного онтогенетического состояния в другое

Онтогенетическое состояние в следующем году	Онтогенетическое состояние в настоящий момент				
	se	j	im	v	g
se	–	–	–	–	505,916
j	0,006	0,133	–	–	–
im	–	0,267	0,625	–	–
v	–	–	0,281	0,786	–
g	–	–	–	0,143	–

Примечание. Онтогенетические состояния: se – семена, j – ювенильное, im – имматурное, v – виргинильное, g – генеративное. Матрица построена с учетом допущения, что у *S. baicalensis* отсутствует почвенный банк покоящихся семян.

Таким образом, незначительная доля ювенильных особей в онтогенетических спектрах *S. baicalensis* объясняется их высокой смертностью. На следующий год большая часть выживших ювенильных особей переходит в имматурное состояние. Накопление имматурных и виргинильных особей происходит в силу того, что они с большей вероятностью остаются в той же стадии онтогенеза на следующий год своей жизни. На постоянных площадках были зарегистрированы особи, которые за 2012–2015 гг. ни разу не перешли в следующую стадию онтогенеза. Наиболее сложным и спорным вопросом при изучении динамики популяций этого вида является вероятность прорастания семян. Если исходить из полученного числа (0,006) из 1000 вызревших семян только 6 дают ювенильные особи. Учитывая драматическую годовую флуктуацию числа генеративных особей, можно сделать 2 предположения: либо ЦП2 находится в крайне критическом состоянии, поскольку вероятность того, что семянка прорастет и достигнет репродуктивного возраста катастрофически мала, либо основная часть семян разносится ветром на значительное расстояние от материнского растения, поэтому появившиеся из семян проростки, к моменту наблюдения превратившиеся в ювенильные особи, не были зарегистрированы на постоянных площадках. Особенности пространственной структуры этой ценопопуляции (низкая плотность при контагиозном размещении) позволяют автору склоняться ко второму предположению.

Данное исследование является заделом для полномасштабного мониторинга популяций редких видов *Saussurea*, в том числе *S. baicalensis*, на Кузнецком Алатау в течение ближайших нескольких лет.

Благодарности

Исследование выполнено при финансовой поддержке Программы «Научный фонд им. Д. И. Менделеева» Томского государственного университета и РФФИ в рамках научного проекта № 16-34-00477 мол_а.

ЛИТЕРАТУРА

- Заугольнова Л. Б.** Структура популяции семенных растений и проблемы их мониторинга: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.05. – СПб., 1994. – 70 с.
- Злобин Ю. А., Скляр В. Г., Клименко А. А.** Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения. – Сумы: Университетская книга, 2013. – 431 с.
- Шурупова М. Н.** Экология и биология редких видов рода *Saussurea* DC. на Кузнецком Алатау: автореф. дис... канд. биол. наук. – Томск, 2015. – 23 с.
- Шурупова М. Н., Гуреева И. И., Некратова Н. А.** Биоморфология и онтогенез *Saussurea baicalensis* на Кузнецком Алатау // Фундаментальная и прикладная биоморфология в ботанических и экологических исследованиях: материалы Всероссийской научной конференции с международным участием (к 50-летию Кировского отделения Русского ботанического общества). – Киров, 2014. – С. 153–155.
- Шурупова М. Н., Гуреева И. И., Некратова Н. А.** Особенности размножения редких видов *Saussurea* (Asteraceae) на Кузнецком Алатау // Вестник Томского государственного университета. Биология, 2015. – Т. 29, № 1. – С. 86–102.
- Шурупова М. Н., Зверев А. А.** Экологические ареалы редких на Кузнецком Алатау видов *Saussurea* // Проблемы изучения растительного покрова Сибири: Материалы V Международной научной конференции, посвященной 130-летию Гербария им. П. Н. Крылова и 135-летию Сибирского ботанического сада Томского гос. ун-та (Томск, 20–22 октября 2015 г.). – Томск: Издательский Дом ТГУ, 2015. – С. 241–244.
- Crone E. E., Menges E. S., Ellis M. M., Bell T., Bierzychudek P., Ehrlén J., Kaye T.N., Knight T. M., Lesica P., Morris W. F., Oostermeijer G., Quintana-Ascensio P. F., Stanley A., Ticktin T., Valverde T., Williams J. L.** How do plant ecologists use matrix population models? // Ecology Letters, 2011. – Vol. 14. – P. 1–8.
- Elzinga C. L., Salzer D. W., Willoughby J. W.** Measuring and monitoring plant populations. – CreateSpace Independent Publishing Platform. 2015. – 492 p.
- Given D. R.** Principles and practice of plant conservation. – London: Timber Press, 1994. – 292 p.
- Van Dyke F.** Conservation biology: foundations, concepts, applications. – Dordrecht: Springer Netherlands, 2008. – 477 p.