

Экологические ареалы и типы редкости на Кузнецком Алатау некоторых видов *Saussurea* DC.

М. Н. ШУРУПОВА, А. А. ЗВЕРЕВ, И. И. ГУРЕЕВА

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

Статья поступила 24.02.2016

Принята к печати 21.07.2016

АННОТАЦИЯ

Проведен фитоиндикационный анализ методом экологических шкал по факторам увлажнения и богатства – засоления почвы более 1600 геоботанических описаний с четырьмя видами *Saussurea* DC.: *S. baicalensis* (Adams) B. L. Rob., *S. frolovii* Ledeb., *S. salicifolia* (L.) DC. и *S. schanginiana* (Wyd.) Fisch. ex Serg. Определена величина их экологических ареалов и выявлена степень фитоценотической активности этих видов. В результате сопоставления размещения локальных популяций внутри экологического ареала и их местонахождений оценена уязвимость *S. baicalensis*, *S. frolovii*, *S. salicifolia* и *S. schanginiana* на Кузнецком Алатау. Определены типы редкости этих видов на Кузнецком Алатау.

Ключевые слова: экологическая ниша, фитоиндикационный анализ, *Saussurea*, Кузнецкий Алатау, редкость.

Общепринятого определения понятия “редкий вид” в ботанической литературе до сих пор не существует [Злобин и др., 2013]. Широко цитируется определение К. D. Gaston [1994]: “...под редкими понимаются виды с малой численностью и/или малым ареалом”. По его мнению, редкость представляет собой сложную концепцию, которая предполагает сравнение между популяциями или видами. Он подчеркнул относительность редкости и предложил применять этот эпитет к 25 % наименее обильных в растительных сообществах видов и 25 % видов с наименьшими ареалами. Это предложение допускает значительное упрощение, в результате которого есть риск отнести к редким большинство видов в районе исследования [Holt, 1997].

Чтобы сузить и конкретизировать понятие “редкий вид”, ботаники занимались разработкой критериев редкости, при этом приуроченность к специфичным местообитаниям (habitat specificity) признается одним из свойств уязвимых видов, нуждающихся в охране [Given, Williams, 1984; Faber-Langendoen et al., 2012]. Широко используется модель редкости, предложенная D. Rabinowitz [1981], которая классифицировала виды, основываясь на трех критериях: географическое распространение (широкое или узкое), специфичность местообитания (незначительная или значительная) и обилие в сообществе (высокое или низкое). В соответствии с ключом по этим простым, но объективным критериям только одну из восьми возмож-

ных комбинаций можно классифицировать как “обычный вид”: обильный вид, приуроченный к неспецифичным местообитаниям, с широким географическим распространением. Оставшиеся семь комбинаций отвечают одному из типов редкости. J. Rey Benayas et al. [1999] позднее развили модель D. Rabinowitz, добавив четвертый критерий для того, чтобы разделить редкие и обычные виды растений, – занятость подходящих местообитаний.

Поскольку под приуроченностью к специфичным местообитаниям понимается низкая толерантность вида к условиям окружающей среды [Lindenmayer, Burgman, 2006], судить о ней правомерно только после изучения экологии таксона. Учение об экологической индивидуальности видов независимо друг от друга сформулировали Л. Г. Раменский [1910] и Н. А. Gleason [1917, 1924]. Впоследствии на его основе разработаны методики составления экологических шкал [Раменский, 1938, 1971; Ellenberg, 1950] и опубликованы системы фитоиндикационных таблиц, определяющие статусы растений на градиенте отдельных экологических факторов [Раменский и др., 1956; Hundt, 1966; Цаценкин, 1967; Ellenberg, 1974; Цаценкин и др., 1974, 1978; Landolt, 1977; Цыганов, 1983; Frank, Klotz, 1990; Ellenberg et al., 1992; Королюк, 2006; Троева и др., 2010; Landolt et al., 2010; и др.]. Большинство из них включают экологическую информацию по наиболее важным для дифференциации растительности факторам увлажнения и богатства – засоления почв [Булохов, 2004; Зверев, 2007, 2009]. Для описания условий среды, необходимых для поддержания жизнеспособных популяций, разработана концепция “экологической ниши” [Hutchinson, 1957; Begon et al., 2006], согласно которой мерность экологической ниши зависит от числа исследуемых условий – факторов. Будучи краеугольным камнем теоретической экологии [Alley, 1982; Devictor et al., 2010; Pocheville, 2015], она повсеместно применяется экологами и ботаниками при прогножном картировании популяций растений [Irfan-Ullah et al., 2007; Solano, Ferial, 2007], исследованиях микроэволюционных процессов [Friberg et al., 2008], изучении путей расселения инвазионных видов [Albright et al., 2010; Thuiller et al., 2012], поиске оптимальных районов для выращивания культурных растений

[Sanchez et al., 2010] и реинтродукции [Griscom, Griscom, 2012]. Фитоиндикационный анализ методом экологических шкал – один из широко используемых и эффективных методов при исследовании экологической ниши [Diekmann, 2003; Жукова, 2004; Некратова, Некратов, 2005; Зубкова, 2009; Жукова и др., 2010; Комаров, Зубкова, 2012]. В. П. Селедец и Н. С. Пробатова [2007] предложили понятие “экологический ареал”, под которым понимается распределение ценопопуляций вида в пространстве экологических факторов, иллюстрирующее внутреннее экологическое разнообразие вида как основной таксономической единицы. Показателем пластичности вида и его способности обитать в различных экологических условиях является величина эоареала. Она позволяет оценить в условных единицах адаптивный потенциал вида, т. е. его стено- или эвритопность. Очевидно, что понятия “экологическая ниша” и “экологический ареал” являются аналогичными, поэтому считается, что их можно использовать в качестве синонимов. Подход к анализу экологических ареалов (ниш) с применением экологических шкал детально разработан в трудах [Селедец, Пробатова, 2007; Селедец, 2009, 2010], что сделало его удобным для исследования редких видов. Вероятность того, что изменения абиотических условий местообитаний могут в ближайшее время привести к сокращению ареалов редких растений, зависит, во-первых, от размера экологического ареала (стенотопные виды в таком случае являются наиболее уязвимыми), во-вторых, уязвимость локальных популяций вида можно оценить по их размещению внутри экологического ареала: повышенную чувствительность к изменениям экологических факторов демонстрируют популяции, произрастающие на границе экологической ниши.

Этот подход использовался нами для оценки уязвимости четырех редких видов *Saussurea* DC. на Кузнецком Алатау: *S. baicalensis* (Adams) B. L. Rob., *S. frolovii* Ledeb., *S. salicifolia* (L.) DC. и *S. schanginiana* (Wydł.) Fisch. ex Serg. *S. frolovii* отмечена на Кузнецком Алатау в 22, *S. baicalensis* и *S. schanginiana* – в пяти, *S. salicifolia* – в четырех местонахождениях [Шурупова, 2015]. Большое число местонахождений и противоречи-

вые сведения о состоянии популяций *S. frolowii* послужили поводом для исключения этого вида из списка нуждающихся в охране растений Кемеровской обл. [Красная книга..., 2000, 2012]. В настоящий момент ни один из видов *Saussurea* не внесен в “Красные книги” Республики Хакасии [2002] и Кемеровской обл. [2012].

Цель нашего исследования – определение величины экологических ареалов четырех видов *Saussurea*, произрастающих на Кузнецком Алатау, для оценки их уязвимости и установления типов редкости.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Фитоиндикационный анализ проводился с помощью градиентного модуля интегрированной ботанической информационной системы IBIS [Зверев, 2007, 2012] по массиву из 1620 геоботанических описаний (ГБО), в которых зарегистрированы *S. baicalensis* (11 ГБО), *S. frolowii* (281 ГБО), *S. salicifolia* (1227 ГБО) и *S. schanginiana* (206 ГБО). Описания сделаны рядом исследователей (в том числе авторами статьи) в разные годы и охватывают районы Сибири, в которых частично расположен ареал изучаемых видов *Saussurea*. Анализ основан на методе экологических шкал [Раменский и др., 1956; Цыганов, 1983; Королюк и др., 2005] и проведен по факторам увлажнения и богатства – засоления почв с использованием объединения амплитудно-оптимальных шкал И. А. Цаценкина с соавт. [1974, 1978], поскольку описания выполнялись в таежной и лесостепной зонах Сибири. Оптимумы таксонов, представленных в обеих шкалах, вычислялись как среднее арифметическое, а амплитуды толерантности назначались с максимально возможным расширением границ. При вычислении фитоиндикационных статусов каждого описания использован метод взвешенного среднего (по покрытиям таксонов-индикаторов) с учетом степени их стенопотности [Зверев, Бабешина, 2009]. При этом принята шкала покрытия с девятью баллами, вычисляемыми как члены геометрической прогрессии с шагом 1,930679 [Зверев, 2007]. Для оценки степени однородности условий местообитаний по выбранным факторам вычислялся интервальный индекс

экологического согласия [Зверев, 2011], показывающий степень согласованности экологических предпочтений произрастающих совместно таксонов. Средняя доля видов-индикаторов (отношение числа таксонов, имеющих статусы по экологической шкале, к общему числу зарегистрированных в сообществе таксонов) в анализируемых ГБО составила $86,1 \pm 0,3 \%$ по фактору увлажнения и $85,6 \pm 0,3 \%$ по фактору богатства – засоления почвы. Средний индекс экологического согласия ГБО равнялся $52,8 \pm 0,1$ и $59,7 \pm 0,1 \%$ соответственно. Это вполне позволяет доверять полученным объединенным шкалам по двум рассмотренным факторам и производить по ним расчеты.

В качестве показателя обилия исследуемых видов *Saussurea* принято их проективное покрытие в фитоценозах, которое проанализировано на той же выборке (1620 ГБО). При вычислении величины экологического ареала за условную квадратную единицу (УКЕ) принимали часть экологического поля, равную одной ступени шкалы увлажнения (У) и одной ступени шкалы богатства – засоления почвы (БЗ). Шкала величины экоареалов принята по классификации В. П. Селедца и Н. С. Пробатовой [2007]. Типы редкости видов *Saussurea* определяли с помощью критериев D. Rabinowitz [1981] с дополнениями J. Rey Benayas et al. [1999].

Характеристика местообитаний изученных видов *Saussurea* по увлажнению и богатству – засолению почвы приведена в таблице.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Выборка ГБО, в состав которых входит *S. baicalensis*, невелика, поскольку этот вид является редким во многих регионах Сибири [Красная книга..., 2000, 2006, 2012]. Его ценопопуляции рассеиваются в ограниченном пространстве экологических факторов (рис. 1). Экологический ареал вида очень узкий (очень мелкий по В. П. Селедцу и Н. С. Пробатовой [2007]) – его величина составляет 63 УКЕ. Вид чаще встречается в местообитаниях с режимом увлажнения свежих и влажных лугов на небогатых почвах. В горных районах Сибири они, как правило, располагаются в субальпийском и альпийском поясах [Куми-

Характеристика местообитаний четырех редких для Кузнецкого Алатау видов *Saussurea* по факторам увлажнения и богатства-засоления почвы

Вид	N	Увлажнение		Богатство – засоление почвы	
		ступени (Me/lim)	режимы шкалы	ступени (Me/lim)	режимы шкалы
<i>S. baicalensis</i>	11	64,4/52,2–65,9	Лугово-степное Луговое Влажно-луговое	8,9/8,1–10,6	Мезотрофные Довольно богатые
<i>S. frolowii</i>	280	65,0/62,1–67,1	Луговое Влажно-луговое	9,7/7,9–12,7	Мезотрофные Довольно богатые
<i>S. salicifolia</i>	1129	52,8/40,4–67,6	Средне-степное Влажно-степное Луговое Влажно-луговое	12,7/9,7–17,1	Мезотрофные Довольно богатые Богатые Слабо засоленные
<i>S. schanginiana</i>	206	62,5/51,5–67,1	Влажно-степное Луговое Влажно-луговое	9,8/7,1–12,5	Мезотрофные Довольно богатые

П р и м е ч а н и е. N – объем выборки, Me – медиана, lim – предельные значения выборки. Полу жирным шрифтом выделены градации шкал, в которые попадает большинство ГБО.

нова, 1960; Танзыбаев, 1976]. По значениям факторов сильно выбивается ГБО с *S. baicalensis* из юго-восточного Забайкалья, где этот вид отмечен в местообитании с влажно-степным увлажнением и довольно богатой почвой.

Помимо условий местообитания распространение этого вида ограничено высокими рисками, связанными с процессами размножения. В отличие от *S. frolowii*, *S. salicifolia*

и *S. schanginiana*, являющимися многолетними поликарпиками [Шурупова, 2013; Шурупова, Гуреева, 2014; Шурупова и др., 2014a], *S. baicalensis* относится к многолетним монокарпикам [Шурупова и др., 2014б; Шурупова, 2015]. После плодоношения в возрасте 5–9 лет особи погибают.

На Кузнецком Алатау были исследованы три местообитания *S. baicalensis* в двух местонахождениях: гора Вершина Тургаюла (Республика Хакасия, Ширинский р-н) и гора Хазыр-Терен (Республика Хакасия, Усть-Абаканский р-н). Условия увлажнения и богатства – засоления почвы в местообитании на горе Хазыр-Терен, в котором обнаружены только три особи *S. baicalensis*, близки к условиям местообитания угнетенной ценопопуляции на горе Вершина Тургаюла (У 64–65, БЗ 8). Обе ценопопуляции произрастают в высокогорной тундре и крайне малочисленны. Следовательно, эта область экологического ареала находится на границе возможности существования вида. Необходимо отметить, что шесть из 11 ГБО с *S. baicalensis*, составивших выборку, расположены в этой части экологического ареала. Вторая популяция с горы Вершина Тургаюла произрастает на верхней границе лесного пояса в лиственничном (*Larix sibirica* Ledeb.) редколесье и находится в менее влажном (У 62) местообитании с более богатыми почвами (БЗ 10). Ее он-

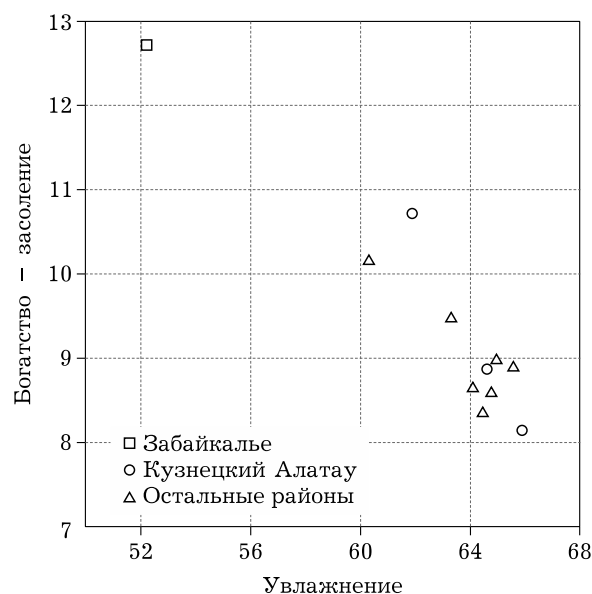


Рис. 1. Распределение локальных популяций *Saussurea baicalensis* в пространстве факторов увлажнения и богатства – засоления почвы

тогенетическая и виталитетная структура свидетельствует об относительно стабильном состоянии [Шурупова, 2015]. Высокогорный пояс Кузнецкого Алатау расположен на границе экологической ниши *S. baicalensis*, и популяции, произрастающие в высокогорной тундре, в первую очередь, являются особо чувствительными к изменениям климатических условий, которые могут спровоцировать риск дальнейшего сокращения их численности. Что касается фитоценотической активности, *S. baicalensis* во всех ГБО отмечена с проективным покрытием 2 % и менее, т. е. этот вид не обладает высокой конкурентоспособностью в фитоценозах, реализуя эколого-фитоценотическую стратегию пациента.

Экологический ареал *S. frolowii* является очень узким (74 УКЕ), что свидетельствует об уязвимости этого вида, распространение которого ограничено его особыми требованиями к режиму увлажнения и плодородию почвы. Большая часть популяций *S. frolowii* отмечена в диапазоне между 9–10 степенями по шкале богатства – засоления и 64–66 степенями по шкале увлажнения (рис. 2).

В большинстве случаев проективное покрытие *S. frolowii* в фитоценозах составляет 1–5 % (42 % ГБО), реже вид присутствует в растительных сообществах с проективным покрытием 1 % и менее (32 % ГБО). *S. frolowii* играет заметную роль в формировании фитоценозов, произрастая с проективным покрытием более 5 % (26 % ГБО), а также доминирует в растительных сообществах либо является их эдификатором. Почти все ценопопуляции этого вида с Кузнецкого Алатау (96 ГБО) локализованы в зоне оптимума по факторам увлажнения и качества почвы, т. е. произрастают в благоприятных условиях и подвержены не такому сильному риску выхода из равновесного состояния, как “пограничные” популяции. Однако не только эти факторы лимитируют обилие *S. frolowii* на Кузнецком Алатау, где 45 % популяций этого вида характеризуются проективным покрытием 4 % и менее (рис. 3).

Почти в половине популяций *S. frolowii* уступает доминирующие позиции в фитоценозах конкурирующим с данным видом представителям высокогорной флоры: *Rhaponiticum carthamoides* (Willd.) Pjin, *Bistorta officinalis* Delarbre, *Solidago dahurica* Kitag. и

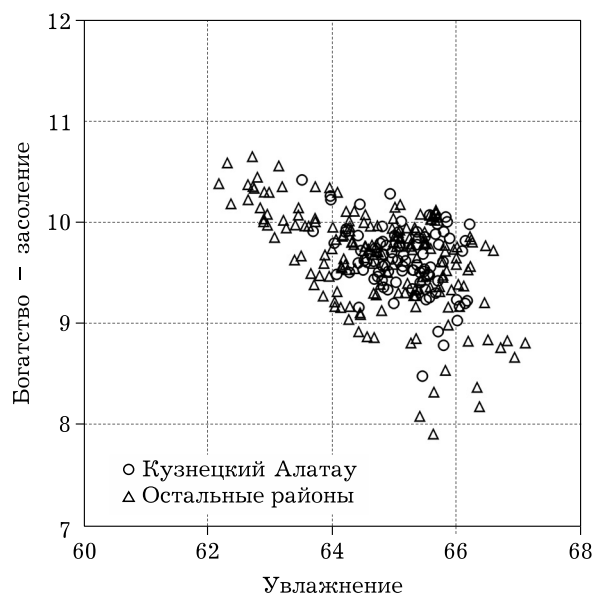


Рис. 2. Распределение локальных популяций *Saussurea frolowii* в пространстве факторов увлажнения и богатства – засоления почвы

Rumex alpestris Jacq. Критическим фактором, который ограничивает расселение и обилие *S. frolowii*, является воздействие на генеративные органы этого вида насекомых-фитофагов. Установлено, что урожайность семян в некоторых его популяциях значительно снижена в результате именно их деятельности. Личинки и имаго долгоносика *Larinus sturnus* Schall. и мухи-пестрокрылки *Tephritis froloviana* Scherb., специализирующейся исключительно на *S. frolowii* [Щербаков, 2002], съедают до 90 % ложа корзинки, бутонов, цветков, семязачатков и семян [Shurupova et al., 2014; Шурупова и др., 2015]. Кроме того, по нашим наблюдениям, верхушки стеблей генеративных побегов *S. frolowii* за-

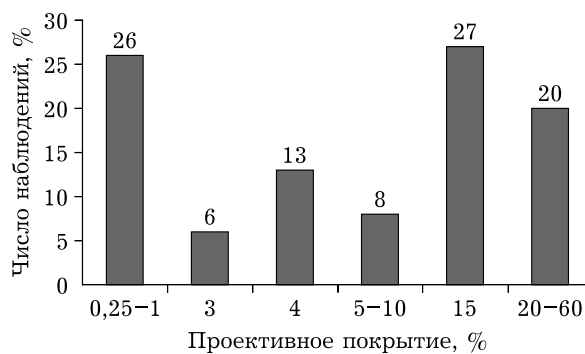


Рис. 3. Проективное покрытие *Saussurea frolowii* в фитоценозах на Кузнецком Алатау

частую страдают от колоний тли (*Aphididae* Latreille spp.), в результате паразитической деятельности которой стебель пересыхает, и корзинка с недоразвитыми семенами отпадает. Установлено также, что популяции *S. frolowii* чувствительны к воздействию выпаса [Шурупова, 2015], поскольку биоморфа данного вида не обеспечивает способности популяций к быстрому восстановлению численности [Шурупова, 2013]. Соответственно, в местообитаниях, используемых в качестве пастбищных угодий, обилие *S. frolowii* снижено.

S. salicifolia – относительно толерантный по отношению к изучаемым факторам вид, о чем косвенно свидетельствует и значительное число ГБО с этим видом: в ряде районов он вполне обычен [Серых, 1997]. ГБО сообществ с участием *S. salicifolia* располагаются в диапазоне ступеней 10–13 шкалы богатства и засоленности почвы, что соответствует довольно богатым почвам – луговым и лесостепным, суглинкам, выщелоченным черноземам [Раменский и др., 1956]. По шкале увлажнения ГБО находятся в диапазоне ступеней 47–52, который характеризует влажно-степные или лугово-степные местообитания на наиболее дренированных сухих склонах в лесостепной и степной зонах Республики Бурятия, Иркутской и Читинской областей. Экологический ареал *S. salicifolia* является узким (203 УКЕ), хотя и большим по величине, чем у других исследуемых видов (рис. 4). Площадь распространения *S. salicifolia* обширна [Ареалы лекарственных..., 1983; Эбель, 2012], численность его достаточно высока, и лишь на периферии ареала, куда входят низкогорья восточного макросклона Кузнецкого Алатау, он встречается редко. Причина низкой встречаемости *S. salicifolia* – незначительное число местообитаний, соответствующих потребностям вида в пределах этой горной системы. Единичные местонахождения *S. salicifolia* на Кузнецком Алатау расположены на границе географического ареала в диапазоне шкалы увлажнения 52–55 и шкалы богатства – засоления 12–13.

В подавляющем большинстве случаев (42 %) *S. salicifolia* произрастает в фитоценозах единично. Проективное покрытие этого вида составляет 1–2 % (29 % случаев), еще реже он встречается с проективным по-

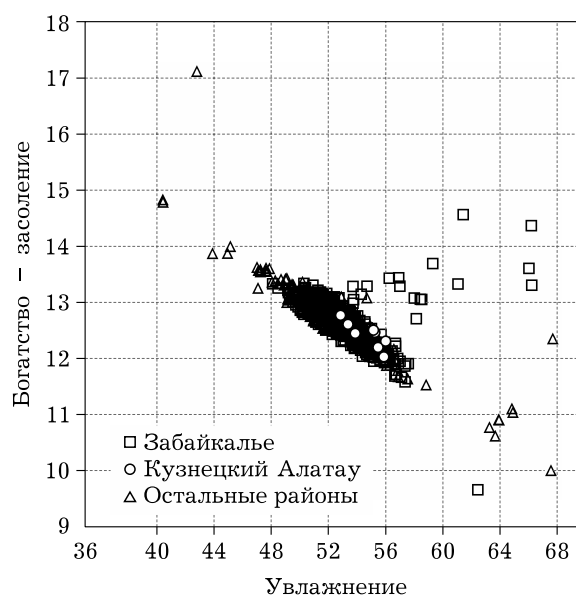


Рис. 4. Распределение локальных популяций *Saussurea salicifolia* в пространстве факторов увлажнения и богатства – засоления почвы

крытием 2–5 % (26 % случаев). *S. salicifolia* играет заметную роль в составе растительных сообществ, произрастая с проективным покрытием более 5 % лишь в 2 % случаев. В качестве эдификатора этот вид не зарегистрирован.

По нашим наблюдениям, на участках популяционного поля, плотно занятых дерновинными злаками и осоками, особи *S. salicifolia* либо характеризуются слабым виталитетом, либо вообще отсутствуют. Следовательно, *S. salicifolia* по сравнению с этими растениями характеризуется низкой конкурентоспособностью.

Экоареал *S. schanginiana* является очень узким (85 УКЕ) (рис. 5). Среди исследуемых видов *S. schanginiana* проявляет наибольшую толерантность к кислотности почв. С. Ю. Липшиц [1962] выделил а разновидность *S. schanginiana* var. *heteromorpha* (Turcz.) Lipsch., для которой характерны местообитания на остепненных склонах, известковых россыпях и скалах в подтаежном поясе, тогда как типовая разновидность произрастает в высокогорьях.

Соотнесение локальных популяций *S. schanginiana* на Кузнецком Алатау с условным пространством экологических факторов выявляет разнородность занимаемых ими экологических ниш. Два местонахождения рас-

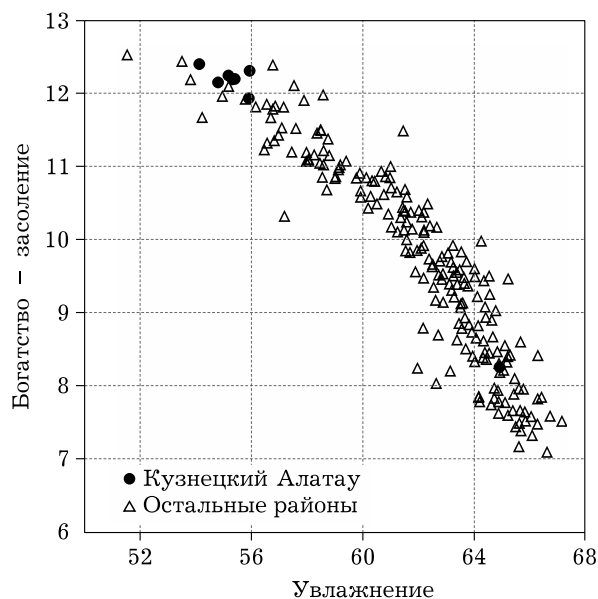


Рис. 5. Распределение локальных популяций *Saussurea schanginiana* в пространстве факторов увлажнения и богатства – засоления почвы

положены на границе экологического ареала этого вида в подтаежном поясе Кузнецкого Алатау (У 54–56, БЗ 11–13) – правобережье р. Белый Июс в окрестностях с. Ефремкино и левый борт долины р. Кульбюрстюг (Республика Хакасия, Ширинский р-н). В противоположной части экоареала локализована популяция в гольцовой зоне г. Хазыр-Терен (У 65, БЗ 8) (Республика Хакасия, Усть-Абаканский р-н). На Кузнецком Алатау не отмечено популяций в промежутке между обозначенными ступенями экологических шкал, хотя экоареал *S. schanginiana* довольно равномерно заполнен многочисленными популяциями из других горных районов Сибири (преимущественно Алтая).

Вероятно, именно в результате длительного отсутствия на Кузнецком Алатау переходных экологических зон между популяциями *S. schanginiana* var. *heteromorpha* из подтаежного пояса и *S. schanginiana* var. *schanginiana* из высокогорий представители этих разновидностей отличаются друг от друга так отчетливо. При этом их популяции, находящиеся на границе экоареала вида, чувствительны к изменениям условий и уязвимы.

В 91 % ГБО *S. schanginiana* отмечена с проективным покрытием от 1 до 3 %, в 7 % описаний – единично, и лишь в 2 % случаев этот вид был встречен со сравнительно вы-

соким проективным покрытием (10–12 %). Например, уникальное местонахождение *S. schanginiana* с высоким обилием данного вида и, следовательно, оптимальными условиями для его произрастания, находится в верховьях руч. Ортолык на Курайском хребте (Республика Алтай) и на нагорье Сангилен (Республика Бурятия).

Таким образом, *S. baicalensis* характеризуется широким географическим распространением [Мальшев, 1965; Губанов, 1996; Серых, 1997; Shi et al., 2011], низким обилием в фитоценозах, приуроченностью к специфичным местообитаниям и слабой занятостью на Кузнецком Алатау подходящих местообитаний, о чем свидетельствует малое число местонахождений. Отсюда по классификации D. Rabinowitz [1981] с дополнениями J. Rey Benayas et al. [1999] на Кузнецком Алатау *S. baicalensis* является локально находящимся под угрозой исчезновения видом.

S. frolowii входит в число субэндемиков Алтае-Саянской горной области [Серых, 1997], однако Кузнецкий Алатау, в пределах которого рассматривается этот вид, представляет собой лишь небольшую часть этой горной системы. Поэтому относительно района исследования географическое распространение этого вида нельзя назвать узким. *S. frolowii* характеризуется приуроченностью к специфичным местообитаниям, высоким обилием в сообществах и значительной занятостью подходящих местообитаний, о чем свидетельствует большое число местонахождений на Кузнецком Алатау. Хотя для Алтае-Саянской горной области в целом этот вид можно отнести к типу редкости “эндемичный индикатор”, для Кузнецкого Алатау *S. frolowii* является видом-индикатором, встречающимся только на лугах и в редколесьях субальпийского пояса.

Для *S. salicifolia* свойственны обширный ареал, узкая экологическая ниша и малое обилие в сообществах. Редкость этого вида на Кузнецком Алатау носит периферийный характер, в пределах этой горной системы мало местообитаний, подходящих для него по экологическим условиям, поэтому мы предполагаем, что *S. salicifolia* характеризуется здесь высокой занятостью подходящих местообитаний. Согласно классификации D. Rabinowitz [1981] с дополнениями [Rey Benayas et al.,

1999], на Кузнецком Алатау этот вид также является индикатором, встречающимся в наименее увлажненных местообитаниях с наиболее богатыми почвами.

S. schanginiana характеризуется обширным географическим распространением [Красная книга..., 2000, 2008а, б, 2009], но очень узким экоареалом. При этом обилие в сообществах данного вида низкое, как и число местонахождений на Кузнецком Алатау, что свидетельствует о низкой занятости подходящих местообитаний. Поэтому в пределах этой горной системы вид является локально находящимся под угрозой исчезновения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Хотя типы редкости не имеют прямой связи с категориями охраны и представляют собой часть научной терминологии, применение этой классификации может оказаться полезным для фитосозологов, поскольку помогает структурировать доступную информацию о географическом распространении, экологии и фитоценотической активности редких видов. Использование баз данных (на примере IBIS) расширяет информативность фитоиндикационного анализа методом экологических шкал с применением концепции экологического ареала (экологической ниши), позволяет оценить уязвимость видов и установить типы их редкости. Хотя классификация типов редкости не затрагивает такие важные критерии уязвимости, как угрозы существованию вида, особенности биологии и состояние популяций, она призвана привлечь внимание фитосозологов на виды, которые не входят в число широко распространенных и обычных. Очевидно, при прочих равных условиях, наибольшего внимания с точки зрения сохранения биоразнообразия отдельного района заслуживают стенотопные виды, встречающиеся с малым обилием в малом числе местонахождений. Среди изученных видов *Saussurea* таковыми являются *S. baicalensis* и *S. schanginiana*. Мы рекомендуем включить их в список охраняемых видов Кемеровской обл., поскольку они зарегистрированы только в одном местонахождении на ее территории – гора Большой Каным [Буко, 2002]. *S. frolowii* и *S. salicifolia*, характеризующиеся низкой то-

лерантностью к увлажнению и качеству почвы, также являются уязвимыми на Кузнецком Алатау. Организовать введение специальных мер по сохранению этих видов *Saussurea* в Республике Хакасия сложнее, поскольку решение вопросов охраны осуществляется на административном уровне. Помимо восточного макросклона Кузнецкого Алатау, Республика Хакасия занимает часть Назаровско-Минусинской межгорной впадины и Западного Саяна, и у нас нет данных, чтобы судить об уязвимости *S. baicalensis*, *S. frolowii*, *S. salicifolia* и *S. schanginiana* в масштабе всей республики. Возможно, следует ввести режим охраны этих видов в административных районах Республики Хакасия, расположенных на территории Кузнецкого Алатау.

Исследования выполнены при финансовой поддержке РФФИ (гранты № 15-34-50634 мол_нр, № 16-34-00477 мол_а) и Программы “Научный фонд им. Д. И. Менделеева” Томского государственного университета.

Авторы выражают благодарность коллегам-ботаникам, любезно согласившимся на использование выполненных ими геоботанических описаний: А. Ю. Королюку, Н. Н. Лещинскому, Н. И. Макуниной, И. Г. Зибзееву, Н. А. Некратовой, А. И. Пяку, Е. О. Головиной, Л. И. Сараевой, М. Г. Цыреновой, Т. О. Стрельниковой, Д. В. Санданову, Н. А. Дулеповой, О. Ю. Писаренко, Н. К. Бадмаевой и Е. В. Бухаровой.

ЛИТЕРАТУРА

- Ареалы лекарственных и родственных им растений СССР (Атлас) / под ред. В. М. Шмидта. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1983. 280 с.
- Буко Т. Е. Конспект флоры высших сосудистых растений заповедника “Кузнецкий Алатау” // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. 2002. Вып. 8. С. 35–53.
- Булохов А. Д. Фитоиндикация и ее практическое применение. Брянск: Изд-во БГУ, 2004. 245 с.
- Губанов И. А. Конспект флоры Внешней Монголии (сосудистые растения) / под ред. Р. В. Камелина. М.: Валанг, 1996. 136 с.
- Жукова Л. А. Методология и методика определения экологической валентности, стено-эврибионтности видов растений // Методы популяционной биологии: сб. мат-лов VII Всерос. популяционного семинара. Сыктывкар, 2004. Ч. 1. С. 75–76.
- Жукова Л. А., Дорогова Ю. А., Турмухаметова Н. В., Гаврилова М. Н., Полянская Т. А. Экологические шкалы и методы анализа экологического разнообразия растений. Йошкар-Ола: Изд-во Марийск. гос. техн. ун-та, 2010. 368 с.

- Зверев А. А. Фитоиндикационный анализ: компьютерный подход // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: мат-лы VIII Междунар. науч.-практ. конф. Барнаул: РПИК "АТИКА", 2009. С. 344–347.
- Зверев А. А. Информационные технологии в исследованиях растительного покрова: учеб. пособие. Томск: ТМЛ-Пресс, 2007. 304 с.
- Зверев А. А., Бабешина Л. Г. Оценка условий местообитаний сфагновых мхов Западно-Сибирской равнины по ведущим экологическим факторам: объекты, материалы и методические основы // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 2009. № 325. С. 167–173.
- Зверев А. А. Использование индексов согласия при экологическом анализе растительности // Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока: мат-лы V Всерос. конф. Чтения памяти Л. М. Черепнина, Красноярск. Красноярск, 2011. Т. 2. С. 311–318.
- Зверев А. А. Использование классов эквивалентности и фактор-множеств в анализе ботанических данных // Сиб. экол. журн. 2012. № 2. С. 221–230 [Zverev A. A. Use of equivalence classes and factor sets in the analysis of botanical data // Contemporary Problems of Ecology. 2012. Vol. 5, N 2. С. 165–173].
- Злобин Ю. А., Скляр В. Г., Клименко А. А. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения. Сумы: Университетская книга, 2013. 431 с.
- Зубкова Е. В. Изменения соотношения реализованных экологических ниш растений в сообществах при сукцессии // Изв. Самар. центра РАН. 2009. Т. 11, № 1 (7). С. 1634–1639.
- Комаров А. С., Зубкова Е. В. Динамика распределения экологических ниш в сообществах лесных растений при сукцессии // Математическая биология и биоинформатика. 2012. Т. 7, № 1. С. 152–161.
- Королюк А. Ю. Экологические оптимумы растений юга Сибири // Ботанические исследования Сибири и Казахстана: сб. науч. тр. Барнаул; Кемерово: КРЭОО "Ирбис", 2006. Вып. 12. С. 3–28.
- Королюк А. Ю., Троева Е. И., Чересов М. М., Гоголева П. А., Миронова С. И. Экологическая оценка флоры и растительности центральной Якутии. Якутск: Изд-во ЯНЦ СО РАН, 2005. 108 с.
- Красная книга Алтайского края. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений. Барнаул: ОАО «ИПП "Алтай"», 2006. 262 с.
- Красная книга Амурской области: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных, растений и грибов. Благовещенск: Изд-во БГПУ, 2009. 444 с.
- Красная книга Кемеровской области. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. Кемерово: Кемеровск. кн. изд-во, 2000. 246 с.
- Красная книга Кемеровской области. 2-е изд., перераб. и дополн. Кемерово: Азия принт, 2012. Т. 1: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. 208 с.
- Красная книга Красноярского края: в 2 т. 2-е изд., перераб. и доп. Красноярск: ООО "Знак", 2012. Т. 2: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды дикорастущих растений и грибов. 576 с.
- Красная книга Республики Хакасия: Редкие и исчезающие виды растений и грибов. Новосибирск: Наука, 2002. 340 с.
- Красная книга Республики Саха (Якутия). Якутск: НИПК "Сахаполиграфиздат", 2000. Т. 1: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. 256 с.
- Красная книга Хабаровского края: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных. Хабаровск: Изд. дом "Приамурские ведомости", 2008а. 632 с.
- Красная книга Чукотского автономного округа. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений (покрытосеменные, папоротниковидные, плауновидные, мохообразные, лишайники, грибы). Магадан: Дикий Север, 2008б. Т. 2. 224 с.
- Куминова А. В. Растительный покров Алтая. Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1960. 450 с.
- Лишниц С. Ю. Род Соссюрея, Горькуша – *Saussurea* DC. / Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. Т. 27. С. 361–535.
- Малышев Л. И. Высокогорная флора Восточного Саяна. М.; Л.: Наука, 1965. 367 с.
- Некратова Н. А., Некратов Н. Ф. Лекарственные растения Алтае-Саянской горной области. Ресурсы, экология, ценокомплексы, популяционная биология, рациональное использование. Томск: Изд-во Том. ун-та, 2005. 228 с.
- Раменский Л. Г. О сравнительном методе экологического изучения растительных сообществ // Дневник XII Съезда русских естествоиспытателей и врачей. 1910. Вып. 7. С. 389–390.
- Раменский Л. Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М.: Сельхозгиз, 1938. 620 с.
- Раменский Л. Г. Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л.: Наука, 1971. 335 с.
- Раменский Л. Г., Цаценкин И. И., Чижиков О. Н., Антипин Н. А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. 472 с.
- Серых Г. И. Род *Saussurea* DC. – Соссюрея, Горькуша // Флора Сибири: Asteraceae (Compositae). Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1997. Т. 13. С. 180–209.
- Танзыбаев М. Б. Почвенный покров // Растительный покров Хакасии / отв. ред. А. В. Куминова. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1976. С. 30–39.
- Троева Е. И., Зверев А. А., Королюк А. Ю., Чересов М. М. Экологические шкалы флоры и микобиоты Якутии // Флора Якутии: географические и экологические аспекты / под ред. А. А. Егоровой. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 2010. С. 114–150.
- Селедец В. П. Экологические ареалы видов растений в континентальных и приокеанических регионах азиатской России // Сиб. экол. журн. 2009. Т. 16, № 4. С. 529–538 [Seledets V. P. Ecological ranges of plant species in the continental and Ocean regions of Asian Russia // Contemporary Problems of Ecology. 2009. Vol. 2, N 4. P. 314–321].
- Селедец В. П. Концепция экологического ареала вида в ботанических исследованиях на Дальнем Востоке России // Бюл. Бот. сада-института ДВО РАН. 2010. Вып. 7. С. 23–38.
- Селедец В. П., Пробатова Н. С. Экологический ареал вида у растений Владивосток: Дальнаука, 2007. 92 с.
- Цаценкин И. А. Экологические шкалы для растений пастбищ и сенокосов горных и равнинных районов

- Средней Азии, Алтая и Урала. Душанбе: Дониш, 1967. 226 с.
- Цаценкин И. А., Дмитриева С. И., Беляева Н. В., Савченко И. В. Методические указания по экологической оценке кормовых угодий лесостепной и степной зон Сибири по растительному покрову. М.: ВНИИ кормов им. В. Р. Вильямса, 1974. 246 с.
- Цаценкин И. А., Дмитриева С. И., Савченко И. В. Методические указания по экологической оценке кормовых угодий тундровой и лесной зон Сибири и Дальнего Востока по растительному покрову. М.: ВНИИ кормов им. В. Р. Вильямса, 1978. 302 с.
- Цыганов Д. Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 196 с.
- Шурупова М. Н. Эколого-биологические особенности *Saussurea frolovii* Ledeb. на Кузнецком Алатау // Биоразнообразие Алтае-Саянского экорегиона: изучение и сохранение в системе ООПТ: мат-лы межрегион. науч.-практ. конф. (27 июня – 01 июля 2013 г., Кызыл). 2013. С. 107–111.
- 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. Онтогенез и структура ценопопуляций *Saussurea schanginiana* (Asteraceae) в окрестностях с. Ефремкино (Республика Хакасия) // Тр. IX Междунар. конф. по экологической морфологии растений, посвящ. памяти Ивана Григорьевича и Татьяны Ивановны Серебряковых (к 100-летию со дня рождения И. Г. Серебрякова) / под ред. В. П. Викторова. 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. 2014а. Т. 50, № 2. С. 205–215.
- 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: мат-лы Всерос. науч. конф. с междунар. участием (к 50-летию Кировского отделения Рус. ботан. о-ва). Киров, 2014б. С. 153–155.
- Шурупова М. Н., Гуреева И. И., Некратова Н. А. Особенности размножения редких видов *Saussurea* (Asteraceae) на Кузнецком Алатау // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 2015. Т. 29, № 1. С. 86–102.
- Щербаков М. В. Мухи-пестрокрылки (Diptera, Tephritidae) центральной части Кузнецкого Алатау // Энтомол. обозрение. 2002. Т. 81, № 2. С. 460–487.
- Эбель А. Л. Конспект флоры северо-западной части Алтае-Саянской провинции. Кемерово: КРЭО “Ирбис”, 2012. 568 с.
- Albright T. P., Chen H., Chen L., Guo Q. The ecological niche and reciprocal prediction of the disjunct distribution of an invasive species: the example of *Ailanthus altissima* // Biol. Invasions. 2010. Vol. 12, N 8. P. 2413–2427.
- Alley T. R. Competition theory, evolution, and the concept of an ecological niche // Acta Biotheor. 1982. Vol. 31, N 3. P. 165–179.
- Begon M., Harper J. L., Townsend C. R. Ecology: Individuals Populations and Communities. 4 ed. Oxford: Blackwell, 2006. 1068 p.
- Devictor V., Clavel J., Julliard R., Lavergne S., Mouillot D., Thuiller W., Venail P., Villéger S., Mouquet N. Defining and measuring ecological specialization // J. Appl. Ecol. 2010. Vol. 47, N 1. P. 15–25.
- Diekmann M. Species indicator values as an important tool in applied plant ecology – a review // Bas. Appl. Ecol. 2003. Vol. 4, N 6. P. 493–506.
- Ellenberg H. Landwirtschaftliche Pflanzensoziologie. I. Unkrautgemeinschaften als Zeiger für Klima und Boden. Stuttgart; Ludwigsburg: Ulmer, 1950. 141 S.
- Ellenberg H. Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas // Scripta geobotanica. 1974. Vol. 9. 197 S.
- Ellenberg H., Weber H. E., Düll R., Wirth V., Werner W., Paulissen D. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa // Scripta Geobotanica. Ed. 2. 1992. Vol. 18. 258 S.
- Faber-Langendoen D., Nichols J., Master L., Snow K., Tomaino A., Bittman R., Hammerson G., Heide B., Ramsay L., Teucher A., Young B. NatureServe Conservation Status Assessments: Methodology for Assigning Ranks. Arlington: NatureServe, 2012. 44 p.
- Frank D., Klotz S. Biologisch-ökologische Daten zur Flora der DDR. Halle-Wittenberg: Wissenschaftliche Beiträge der Martin-Luther-Universität, 1990. 167 S.
- Friberg M., Bergman M., Kullberg J., Wahlberg N., Wiklund C. Niche separation in space and time between two sympatric sister species – a case of ecological pleiotropy // Evol. Ecol. 2008. Vol. 22, N 1. P. 1–18.
- Gaston K. Rarity. L.: Chapman & Hall, 1994. 205 p.
- Given D., Williams P. A. Conservation of Chatham Island flora and vegetation. Christchurch: Botany Division, Department of scientific and industrial research, 1984. 123 p.
- Gleason H. A. The structure and development of the plant associations // Bull. Torrey Bot. Club. 1917. Vol. 44, N 10. P. 463–481.
- Gleason H. A. The individualistic concept of the plant association // Ibid. 1924. Vol. 53. P. 7–26.
- Griscom H. P., Griscom B. W. Evaluating the ecological niche of American chestnut for optimal hybrid seedling reintroduction sites in the Appalachian ridge and valley province // New Forest. 2012. Vol. 43, N 4. P. 441–455.
- Holt R. D. Rarity and evolution: some theoretical considerations // The biology of rarity causes and consequences of rare-common differences population and community / eds. W. E. Kunin, K. J. Gaston. L.: Chapman & Hall, 1997. P. 209–234.
- Hundt R. Ökologisch-geobotanische Untersuchungen an Pflanzen der mitteleuropäischen Wiesenvegetation // Botanische Studien. Jena: VEB G. Fischer Verlag, 1966. N 16. P. 1–176.
- Hutchinson G. E. Concluding remarks // Cold Spring Harbor Symposium on quantitative biology. 1957. Vol. 22. P. 415–427.
- Irfan-Ullah M., Amarnath G., Murthy M. S. R., Peterson A. T. Mapping the geographic distribution of *Aglaia bourdillonii* Gamble (Meliaceae), an endemic and threatened plant, using ecological niche modeling // Biodivers. Conserv. 2007. Vol. 16, N 6. P. 1917–1925.
- Landolt E. Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora // Veröff. Geobot. Inst. der Eidgen. Techn. Zürich: Hochschule, 1977. Vol. 64. P. 1–208.
- Landolt E., Bäumler B., Erhardt A., Hegg O., Klötzli F., Lämmler W., Nobis M., Rudmann-Maurer K., Schwein-

- gruber F. H., Theurillat J.-P., Urmi E., Vust M., Wohlgemuth T. *Flora Indicativa: Ökologische Zeigerwerte und biologische Kennzeichen zur Flora der Schweiz und der Alpen*. Bern: Haupt Verlag AG, 2010. 376 p.
- Lindenmayer D., Burgman M. *Practical Conservation Biology*. Collingwood: CSIRO Publishing, 2006. 624 p.
- Pocheville A. The ecological niche: history and recent controversies // *Handbook of evolutionary thinking in the sciences* / eds. T. Heams, P. Huneman, G. Lecointre, M. Silberstein. Dordrecht: Springer Netherlands, 2015. P. 547–586.
- Rabinowitz D. Seven forms of rarity // *The biological aspects of rare plant conservation* / ed. H. Synge. Chichester: John Wiley, 1981. P. 205–217.
- Rey Benayas J., Schneiner S., García Sánchez-Colomer M., Levassor C. Commonness and rarity: theory and application of a new model to Mediterranean montane grasslands // *Conserv. Ecol.* [online] 1999. Vol. 3(1), N 5. Available from the Internet. URL: <http://www.consecol.org/vol3/iss1/art5>.
- Sanchez A. C., Osborne P. E., Haq N. Identifying the global potential for baobab tree cultivation using ecological niche modelling // *Agroforest. Syst.* 2010. Vol. 80, N 2. P. 191–201.
- Shi Z., Raab-Straube E. von, Greuter W., Martins L. *Cardueae* // *Flora of China* Vol. 20–21 (Asteraceae) / eds. Z. Y. Wu, P. H. Raven, D. Y. Hong. Beijing, St. Louis: Science Press; Missouri Botanical Garden Press, 2011. P. 42–194.
- Shurupova M. N., Gureyeva I. I., Nekratova N. A. Seed production and germination of three rare *Saussurea* species in the Kuznetsk Alatau // *Advances in Environ. Biol.* 2014. Vol. 8 (21). P. 396–402.
- Solano E., Feria T. P. Ecological niche modeling and geographic distribution of the genus *Polianthes* L. (Agavaceae) in Mexico: using niche modeling to improve assessments of risk status // *Biodivers. Conserv.* 2007. Vol. 16, N 6. P. 1885–1900.
- Thuiller W., Gasso N., Pino J., Vila M. Ecological niche and species traits: key drivers of regional plant invader assemblages // *Biol. Invasions.* 2012. Vol. 14, N 9. P. 1963–1980.

Ecological Ranges and Types of Rarity in the Kuznetsk Alatau of Some *Saussurea* DC. Species

M. N. SHURUPOVA, A. A. ZVEREV, I. I. GUREYEVA

National Research Tomsk State University
634050, Tomsk, Lenina ave., 36
E-mail: rita.shurupova@inbox.ru

Indicator values for *Saussurea baicalensis* (Adams) B. L. Rob., *S. frolovii* Ledeb., *S. salicifolia* (L.) DC., and *S. schanginiana* (Wydł.) Fisch. ex Serg. on the gradients of soil moisture and nutrient availability-salinity were analyzed for more than 1600 relevés. We determined the size of their ecological niches and their importance value in phytocenoses. We assessed the vulnerability of local populations of *S. baicalensis*, *S. frolovii*, *S. salicifolia* and *S. schanginiana* in the Kuznetsk Alatau by comparison of their position within the ecological niches and determined types of rarity for each of listed species in the Kuznetsk Alatau.

Key words: ecological niche, indicator value, *Saussurea*, the Kuznetsk Alatau.