

Н.В. Щёголева

СОПРЯЖЕННЫЙ ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ РОДА *RANUNCULUS* L. АЛТАЕ-САЯНСКОЙ ФЛОРИСТИЧЕСКОЙ ПРОВИНЦИИ

Аннотация. Приведены результаты экологического анализа рода *Ranunculus* L. Алтае-Саянской флористической провинции. На уровне родового таксона впервые произведен сопряженный экологический анализ, который позволил установить экобиоморфологически обособленные группы видов, как правило, соответствующие внутриродовым категориям, а также основные тенденции развития рода в пределах горной территории, естественно выделяемой в единую флористическую провинцию.

Ключевые слова: виды, экологические группы, фактор-множества, сопряженность.

Экологический анализ какой-либо таксономической группы растений, как правило, подразумевает необходимость комплексной оценки приспособления организмов к среде. Использование метода сопряженного анализа, заключающегося в исследовании распределения типологических групп (иначе называемых элементы, или фактор-множества), позволяет выявить их степень сопряженности и ее достоверность, т.е. неслучайные распределения. Таким образом, совмещая метод сопряженного анализа с экологическим, можно получить дополнительную информацию о генезисе той или иной таксономической группы растений на определенной территории, основных тенденциях пространственного распределения ее представителей, их экобиоморфологических особенностях, специфике современного географического распространения внутриродовых таксонов.

Род *Ranunculus* L. является одним из ведущих в семействе Ranunculaceae Juss, многие виды его обладают исключительной экологической пластичностью и отличаются высоким полиморфизмом. Экологические особенности и современное распространение лютиков в пределах горных территорий, как правило, несут следы событий прошлого, часто, исследования именно этих аспектов освещают историю становления рода [4].

Природное своеобразие обширной территории Алтае-Саянской флористической провинции [1] определяется ее положением в центре Евразии, в пределах азиатского орогенного пояса, называемого «древним теменем Азии», на стыке Западносибирско-Среднеазиатской континентальной и Восточносибирско-Центральноазиатской резко континентальной систем зон [2]. Вместе с тем здесь соседствуют два подцарства – Голарктики–Бореалиса и Альт–Медитерраниса [3].

При проведении экологического анализа рода *Ranunculus* L. Алтае-Саянской флористической провинции (далее АСП) учитывались приуроченность к определенному типу местообитаний и некоторые морфофизиологические свойства видов. Экологические группы выделялись по отношению к

факторам, наиболее значимым для изучаемого таксона, а именно увлажнение местообитаний, отношение к температуре, засоление местообитаний и механический состав субстрата [5]. Таким образом, по отношению к увлажнению были выделены следующие группы: **ложные ксерофиты** – растения, произрастающие на сухих местообитаниях, но успевающие пройти короткий вегетационный период в наиболее влажный сезон года, не испытывая воздействия засухи; **эумезофиты** – растения хорошо, но не избыточно увлажненных местообитаний; **гидромезофиты** – растения, способные выносить временное избыточное увлажнение местообитаний; **субгидрофиты** – растения застойно увлажненных местообитаний; **ортогидрофиты** – обитатели прибрежно-водных пространств.

Виды рода *Ranunculus* АСП в равной степени представляют группы как нормально увлажненных, так и избыточно увлажненных, но хорошо дренируемых местообитаний, что хорошо отражает специфику рода на данной территории.

Группа ложных ксерофитов включает 4 вида, или 7% от общего состава рода, она представлена такими видами, как *R. arschantynicus* Kamelin, Schmakov et S. Smirnov, *R. polyrhizos* Steph., *R. pedatus* Waldst et Kit., *R. platyspermus* Fisch. ex DC. Все они являются сухостепными или пустынно-степными весенними эфемероидами аридных областей умеренных широт и имеют распространение, как правило, в Джунгарии или на прилегающих территориях: межгорных котловинах Алтая, Восточного Казахстана, западных отрогах Монгольского Алтая. Развитие эфемероидов зависит, прежде всего, от весенне-летнего максимума осадков. Пространственное распределение в пределах АСП объясняет отсутствие ложных ксерофитов в центрально-азиатском секторе провинции, где в широтном направлении годовая сумма осадков убывает с востока на запад и западные макросклоны горных сооружений остаются в «дождевой тени». Исключением является Монгольский Алтай, принимающий большое количество влаги на западный макросклон, который обращен к Джунгарской впадине. Все виды этой группы, за исключением *R. polyrhizos*, относятся к секции *Pterocarpa* Ovcz.

Эумезофиты – одна из наиболее представительных групп лютиков, включающая 20 видов, или 36% общего состава рода. Группа объединяет такие виды, как *R. acris* L., *R. propinquus* C.A. Meyer, *R. pedatifidus* Smith, *R. polyanthemus* L., *R. sapozhnikovii* Schegoleva и др. Лютики из группы гидромезофитов, как правило, – обитатели переувлажненных лугов в пределах широкого высотного интервала. Группа также включает 20 видов, или 36% от общего количества видов, в ее составе *R. lasiocarpus* C.A. Meyer, *R. pseudohirculus* Schrenk, *R. schischkinii* Revushkin, *R. salsuginosus* Pall. ex Georgi, *R. reptans* L., *R. lapponicus* L. и др. Субгидрофиты – группа, состоящая из 5 видов прибрежно-луговых пространств, сырых и заболоченных лугов, луговых болот в лесном и высокогорном поясах: *R. lingua* L., *R. polyphyllus* Waldst. et Kit. ex Willd., *R. natans* C.A. Meyer, *R. gmelinii* DC., *R. radicans* C.A. Meyer, что составляет 9% от общего количества видов. Представителями группы ортогидрофитов являются такие виды, как *R. circinatus* Sibth., *R. kauffmanii* Clerc, *R. mongolicus* (Kryl.) Serg., всего 7 видов, или 12,5% от общего количества видов.

Экологические группы видов по отношению к температурному фактору выделены в зависимости от обеспеченности местообитаний теплом.

Микротермы – растения умеренно холодных местообитаний, в течение вегетационного периода испытывающие влияние заморозков только весной и осенью. Обитают в лесном, лесостепном и степном поясах, в нижних частях высокогорного пояса, где достаточно хорошо развит снеговой покров и редки летние твердые осадки. Из представителей рода *Ranunculus* 39 видов, или 70% от общего состава рода, являются микротермами. Распределение этой группы в пределах АСП довольно равномерное. В Зайсанской котловине, в Горной Шории, Кузнецкой котловине и на Салаире распространены исключительно микротермные виды лютиков, что во многом обусловлено рельефом этих районов. Большинство микротермных видов – эумезофиты, что связано с гумидностью избранных ими территорий.

Гекистотермы – холодостойкие высокогорные растения, обитатели верхней части высокогорий, где постоянны летние твердые осадки, широко распространены мерзлотные явления и часто происходит охлаждение верхних горизонтов почвы за счет застаивания холодного воздуха. Данная группа включает 17 видов лютиков, или 30% от общего состава рода, что отражает горный характер территории при активном участии рода в сложении горных флор АСП.

По отношению к механическому составу субстрата были выделены следующие экогруппы: **облигатные петрофиты** – растения каменистых местообитаний, встречающиеся только на каменистых субстратах, скалах, осыпях, галечниках; **факультативные петрофиты** – растения, обитающие на скелетных почвах, встречающиеся как на каменистых, так и на некаменистых субстратах; **непетрофиты** – виды, избегающие местообитаний с грубым механическим составом субстрата.

Среди лютиков АСП облигатным петрофитом является единственный вид – *R. akkemensis* Polozhij et Revyakina, алтае-тувинский эндемик, обитатель мелкощебнистых осыпей, гекистотермный эумезофит из подсекции *Altimontana* Schegoleva. Факультативных петрофитов насчитывается 18 видов, или 32% от общего состава рода. Эта группа тесно связана с высокогорными местообитаниями. Непетрофиты представлены 37 видами, или 66%. Подавляющее большинство этой группы микротермные растения, приуроченные к различным местообитаниям, включая водные.

Экологические группы по отношению к засолению местообитаний:

Галофиты – растения засоленных местообитаний. Группа представлена 2 видами, или 3% от общего состава рода, – *R. salsuginosus*, *R. sarmentosus* Adams.

Галотолерантные гликофиты – растения, оптимум которых располагается в диапазоне незасоленных почв и пресных вод, но способные выносить слабое и умеренное засоление. В группу входят 10 видов, или 18% от общего количества. Представителями являются: *R. reptans*, *R. repens* L., *R. polyanthemus*, *R. pedatus*, *R. rionii* Lagget и др.

Гликофиты – растения незасоленных местообитаний. Группа объемлет 44 вида *Ranunculus*, или 79% от общего состава рода, весьма различающихся по экологии и распространению.

На основе выделенных экологических групп по фактору увлажнения и теплообеспеченности местообитаний для отражения различных аспектов приспособления растений к среде проведен сопряженный анализ видов *Ranunculus* АСП [6. Р. 724–743]. Основополагающими послужили принципы, принятые в работах Б.А. Быкова [7], И.Г. Серебрякова [8, 9], Е.М. Лавренко и В.М. Свешниковой [10], В.Н. Голубева и В.Г. Кобечинской [11], В.П. Седельникова [12], И.В. Борисовой [13].

Для выделения групп на пересечении двух факторов (увлажнение и теплообеспеченность местообитаний) был использован подход создания линейной системы, в которой все экологические признаки и дополняющие их биоморфологические рассматриваются как равнозначные (табл. 1).

Т а б л и ц а 1

**Сопряженные экологические группы видов по характеру увлажнения
и термическому режиму местообитаний**

Группа видов	Микротермы	Гекистотермы
Ложные ксерофиты	Микротермные ложные ксерофиты	—
Эумезофиты	Микротермные эумезофиты	Гекистотермные эумезофиты
Гидромезофиты	Микротермные гидромезофиты	Гекистотермные гидромезофиты
Субгидрофиты	Микротермные субгидрофиты	—
Ортогидрофиты	Микротермные ортогидрофиты	—

Микротермные ложные ксерофиты – группа, представленная сухостепными и пустынно-степными эфемероидами, короткая вегетация которых (не более 4–7 недель) проходит в наиболее влажный сезон года, когда в почве содержится достаточное количество влаги. За этот короткий благоприятный срок они успевают пройти весь годичный цикл развития, а неблагоприятную часть года переживают в состоянии покоя в форме подземных органов и семян. Надземные части многих эфемероидных видов *Ranunculus* имеют мезоморфную структуру. Подземные органы обладают приспособлениями против иссушения, образуя клубни и различные утолщения корней, что обеспечивает высокую засухоустойчивость, однако делает растения теплолюбивыми. Представителями данной группы в АСП являются 4 вида: *R. platyspermus*, *R. arschantynicus*, *R. pedatus*, *R. polyrhizos*. Распространение этих видов ограничено горным обрамлением севера Средней Азии, Джунгарией, западными отрогами Монгольского Алтая. Более широкий ареал в пределах Азии имеет только *R. pedatus*. Однако в зоне АСП все виды данной группы встречаются только в её южных районах.

Микротермные эумезофиты – растения умеренно холодных местообитаний среднего водного довольствия. Рассматриваемые виды можно разделить на две группы:

1. **Микротермные эумезофиты ксероморфной структуры** – эумезофиты, имеющие ксероморфный облик, несущий яркие ксероморфные черты: длинное светлое опушение, своеобразное строение листьев, утолщенные корневые мочки. Распространены такие виды лютиков преимущественно в субальпийском поясе гор, предпочитая сухие местообитания, остепненные каменисто-глинистые, задернованные склоны. Это холодостойкие растения, однако требующие достаточного по продолжительности теплого периода для благополучной вегетации. К этой группе отнесены представители секции *Pterocarpa*: *R. paucidentatus* Schrenk, *R. regelianus* Ovcz. Родственные виды этой же секции на территории АСП являются пустынно-степными эфемероидами, в отличие от которых виды рассматриваемой группы имеют иной и более продолжительный ритм развития. В пределах АСП *R. paucidentatus* и *R. regelianus* встречаются в горах Саура и Тарбагатай.

2. **Микротермные эумезофиты мезоморфной структуры** – растения нормально увлажненных, умеренно-холодных местообитаний. В пределах рассматриваемой группы можно выделить следующие подгруппы: *луговые эфемероиды* – многолетние коротковегетирующие весенне-летние эумезофиты, например *R. kermovensis* (Kvist) Ericson; *многолетние луговые малакофиты* – типичные мезофильные мягколистные растения, такие как *R. propinquus*, *R. grandifolius* C.A. Meyer. Данная группа здесь является наиболее многочисленной, что связано с развитием на территории провинции обширных лесных пространств.

Гекистотермные эумезофиты – растения-криофиты, способные переносить экстремальные условия при выраженном воздействии низких температур. Группа представлена, как правило, обитателями высокогорий – *R. pedatifidus*, *R. akkemensis*, *R. sapozhnikovii*. В АСП эти виды получили распространение в аридных районах с выраженным континентальным климатом, в горах центральной и юго-восточной частей Алтая, Тувы и Монголии. *R. akkemensis* является типичным представителем криопетрофитона и приспособлен к жизни на подвижных каменистых субстратах. Наиболее обычные его местообитания – щебнистые осыпи, каменистые россыпи, каменистые берега ручьев, «каменистые» тундры, морены ледников. *R. pedatifidus* – обитатель криофитных степей. *R. sapozhnikovii* – обитатель каменистых русел рек субальпийского пояса гор. Очень небольшие размеры этих растений, форма роста, опушение чашечки, стеблей и листьев, а также их экологические пристрастия свидетельствуют о ксероморфном характере структуры.

Микротермные гидромезофиты – растения временно избыточно увлажненных и умеренно холодных местообитаний. В связи с особенностями физиологии этих видов и их анатомо-морфологическими признаками корректно их рассмотрение в двух группах:

1. **Микротермные гидромезофиты мезоморфной структуры** – гидромезофильные растения равнинных либо предгорных ландшафтов. Группа включает две подгруппы: *малолетние прибрежно-луговые малакофиты* – одно-двулетние мягколистные растения сильно увлажненных, сырых, иногда песчаных субстратов (к этой экобиоморфе относятся *R. sceleratus* L. и *R. chinense* Bunge, представители секции *Hecatonia* (Lour.) DC); *прибрежно-сыро-*

луговые малакофиты – многолетние мягколистные гидрофильные, часто галотолерантные растения, обитающие на сырых лугах, часто в прибрежной части. К подгруппе относятся: *R. repens*, *R. pohleanus* Tzvel. из подсекции *Repentes* Luferov, секции *Acris* Schur; *R. reptans* из секции *Flammula* (Web. ex Spech.) Freyn, обладающие высокой вегетативной подвижностью, связанной с развитием специализированных структур побегового происхождения; сибирский горно-лесной *R. pseudomonophyllus* Timochina, представитель типовой секции, обитающий в заболоченных лиственничных лесах, моховых тундрах, по илистым берегам рек. *R. repens* и *R. reptans* являются азональными видами, первый из которых распространен повсеместно и нередко проявляет себя как синантропный, а второй занимает прибрежно-водные часто затопляемые малоконкурентные местообитания. Удлиненные метаморфизированные плагиотропные побеги обуславливают стратегию быстрого и активного захвата новых площадей обитания [14].

2. Микротермные гидромезофиты ксероморфной структуры – растения застойно увлажненных, плохо дренируемых местообитаний, как правило, засоленных, приуроченных к нижним поясам гор и межгорным котловинам. Группа представлена: *R. salsuginosum*, *R. sarmentosum*, представителями секции *Halodes* (A. Grey) L. Benson, распространенных преимущественно в аридных районах Азии. С помощью специализированных разветвленных наземных столонов, несущих листья только низовой формации и, следовательно, не участвующих в фотосинтезе, у видов секции *Halodes* происходит расселение дочерних особей и быстрый захват территории [14]. Несмотря на разные способы формирования удлиненных плагиотропных побегов, в этом проявляется сходная стратегия активного захвата новых площадей видов данной группы с видами из подсекции *Repentes* Luferov, а также с *R. lingua*, *R. lapponicus*, высокая вегетативная активность которых достигается посредством развития интенсивно ветвящихся подземных столонов.

Гекистотермные гидромезофиты – холодостойкие гидрофильные растения, которые также можно рассматривать в пределах двух групп:

1. Гекистотермные гидромезофиты мезоморфной структуры – высокогорные растения, развивающиеся в условиях избыточного холодного увлажнения, особенно в первую половину вегетационного периода. Местообитания хорошо дренируемые, с сильно охлажденным надпочвенным слоем воздуха за счет талых, подпочных холодных вод или находящихся рядом снежников, переувлажненные в первую половину вегетационного периода и сухие – во вторую. Группа представлена двумя подгруппами: **Психрофиты** – растения нивального пояса, обитающие в местах скопления снега, питающиеся холодными талыми водами, на переувлажненном, но хорошо дренируемом субстрате. Яркий представитель этой подгруппы *R. altaicus* Laxm. – облигатный хионофил, обитающий в наиболее неблагоприятных условиях высокогорий, в очень узком экологическом диапазоне – только на месте стаивающих периферических частей снежников. Вид входит в качестве доминанта в состав хионофильных альпинотипных лугов криогемигидрофильного ряда сообществ, встречающихся в высокогорьях Кузнецкого Алатау, Западного Саяна, Алтая, Восточного Казахстана и Северо-Западной Монголии [15. С. 150]. По

мнению В.П. Седельникова, в высокогорьях Алтае-Саянской горной области ценозы этого ряда растительности образуют хорошо выраженное объединение ценофлор, в которых господствуют южно-сибирские виды, со значительным участием эндемиков. Это подтверждает широкое понимание альпигенного *R. altaicus*, который имеет больше тесных связей с родственными видами Средней и Центральной Азии, нежели с нивальными представителями высоких широт.

Становление южно-сибирских форм *R. altaicus*, вероятно, происходило в плейстоцене. Но для окончательного решения вопроса о систематическом положении этих форм необходимы дополнительные популяционные и биологические исследования, а также, возможно, дополнительное определение числа хромосом, которое зачастую подтверждает в случае диплоидности вида первичность его происхождения относительно близкородственных полиплоидов.

Помимо диплоидного типового подвида ($2n = 16$) в пределах АСП встречается *R. altaicus* subsp. *sulphureus* (Soland.) Kadota – арктическое высокополиплоидное растение ($2n = 84, 96$), широко представленное в нивальных местообитаниях Арктики. Психрофитом является также *R. schischkinii* – эндемичный реликтовый вид, распространенный в гумидных высокогорьях Алтая, произрастающий на нивальных избыточно увлажненных луговинах, в моховых и травянистых тундрах. *R. schischkinii* – единственный вид из секции *Acris*, обитающий в альпийском поясе. Он хорошо обособлен экологически от широко распространенного родственного горно-лесного мезофита *R. propinquus*. Исследование кариотипа *R. schischkinii* позволило установить не только его диплоидность [16. С. 16–19]. Хромосомы *R. schischkinii* имеют существенные морфологические отличия от тетраплоидного *R. propinquus*. По мнению кариосистематиков [17], виды *Ranunculus* характеризуются стабильностью морфологии и числа хромосом, что свидетельствует о достаточно древнем возрасте *R. schischkinii*.

Мезопсихрофиты – растения, обитающие на субстрате хорошо дренируемом и переувлажненном холодными проточными или подточными водами, как правило, высокогорных ручьев. Виды этой группы обитают на более низких высотных уровнях, нежели психрофиты, обычно в субальпийском поясе, по бортам, берегам и руслам высокогорных ручьев и рек, а также на альпийских сырых лугах и в мохово-лишайниковой тундре. К данной группе относятся представители секции *Ranunculus* подсекции *Altimontana*: *R. songaricus* Schrenk, *R. revuschkinii* Pjak et Schegoleva, *R. lasiocarpus* C.A. Meyer, *R. sajanensis* M. Popov и 1 вид из подсекции *Pulchelli* (W.T. Wang) Luferov: *R. pseudohirculus* Schrenk. Распространение этих видов не выходит за пределы южных районов Южной Сибири, Центральной и Средней Азии. *R. revuschkinii*, *R. sajanensis* являются эндемиками АСП.

2. Гекистотермные гидромезофиты ксероморфной структуры – растения застойно увлажненных, плохо дренируемых местообитаний высокогорий с нарушенным почвенным питанием, что в значительной степени определяет их ксероморфный облик. В пределах провинции группа представлена *R. longicaulis* C.A. Meyer, *R. pulchellus* C.A. Meyer, видами подсекции *Pul-*

chelli, имеющими распространение в высокогорьях Южной Сибири и Центральной Азии.

Микротермные субгидрофиты – земноводные растения, произрастающие на мелководьях, по берегам водоемов, на обводнённых болотах. Являясь, по сути, гелофитами, представляют промежуточную группу между водными и сухопутными представителями рода. Корни их погружены в сильно переувлажненный субстрат, нижние части стеблей и листья находятся в воде, верхние листья и соцветия – в атмосфере, поэтому для них особенно характерно сочетание адаптивных признаков как водных, так и сухопутных растений. Среди лютиков АСП гелофитами являются *R. lingua*, *R. polyphyllus*, *R. gmelinii*, *R. natans*, *R. radicans*.

Микротермные ортогидрофиты – водные представители *Ranunculus*, потомки сухопутных, вторично вернувшиеся к водному образу жизни. Иначе их можно назвать плейстофитами [5]. Данная группа представлена исключительно видами из подрода *Batrachium* (DC.) A. Grey, большинство которых – гетерофильные растения. Биолого-морфологические особенности водных лютиков позволяют им в наземных условиях образовывать переходные формы. Но подобная степень пластичности в отношении водно-воздушного режима у отдельных видов неодинакова. Многолетние гомофильные виды в связи с приспособлением к водной среде претерпели существенные структурные изменения (*R. circinatus* Sibth., *R. trichophyllus* Chaix). Гетерофильные лютики (*R. mongolicus* (Kryl.) Serg., *R. aquatilis* L.) во многом проявляют себя как земноводные.

Таким образом, распределение видов по экологическим группам (элементам фактор-множеств) является примером категориальных (ординируемых) и номинальных (неординируемых) данных. Для таких признаков невозможно вычислить часто используемые параметры, позволяющие оценить напряжение признака (среднее арифметическое, медиану) или степень его изменчивости (дисперсию, среднее квадратичное отклонение), соответственно при сравнении таких наборов данных невозможно использование параметрических показателей связи. В данном случае применимы непараметрические показатели, называемые также показателями сопряженности; наиболее распространены коэффициенты, основанные на использовании метода χ^2 .

В нашем случае с помощью критерия χ^2 мы провели сопряженный анализ видового списка рода *Ranunculus* по четырем ординируемым фактор-множествам (ФМ). Два фактор-множества (отношение к температурному фактору и фактору засоления местообитаний) содержат по два элемента (альтернативные признаки). Для оставшихся ФМ (отношение к факторам увлажнения и каменистости местообитаний с числом элементов 5 и 4 соответственно) все элементы были сначала укрупнены в два альтернативных класса. Затем были составлены попарные матрицы бинарных отношений (в нашем случае они соответствовали классической четырехпольной таблице), а затем для каждой из пар были рассчитаны статистика χ^2 и коэффициент сопряженности Шарлье r_v , позволяющий оценить среднюю силу связи между факторами [18]. Четыре фактора составили 4 возможные пары сравнения, результаты приведены в табл. 2.

Т а б л и ц а 2

**Попарная сопряженность 4 факторов на основе распределения 56 видов
и 3 подвиговых категорий рода *Ranunculus***

Фактор	Увлажнение	Температура	Субстрат	Засоление
Увлажнение	–	p = 0,6297	p = 0,0215	p = 0,9666
Температура	$r_b = 0,0622$	–	p = 0,0000	p = 0,4519
Субстрат	$r_b = 0,2968$	$r_b = 0,6148$	–	p = 0,4519
Засоление	$r_b = 0,0054$	$r_b = 0,0971$	$r_b = 0,0971$	–

Примечание: p – доверительный уровень для статистики χ^2 при числе степеней свободы $x = 1$; r_b – коэффициент сопряженности Шарлье; обозначения факторов: «увлажнение» – отношение к фактору увлажнения местообитания; «температура» – отношение к фактору теплообеспеченности местообитания; «субстрат» – отношение к фактору механического состава субстрата; «засоление» – отношение к фактору засоления местообитания.

Анализ данных таблицы свидетельствует о наличии двух пар признаков, для которых выявляются статистически достоверные (на уровне $p > 0,05$) и сильные связи, что позволяет говорить о неслучайном сопряженном распределении видов по элементам соответствующих фактор-множеств – это пары «увлажнение» – «механический состав субстрата» и «температура» – «механический состав субстрата». Напротив, остальные 4 пары факторов демонстрируют независимость распределения видов по их градациям. Совпадение расчетных значений для пар «засоление» – «температура» и «засоление» – «субстрат» объясняется совпадением распределений видов по укрупненным классам соответствующих фактор-множеств.

Таким образом, результаты сопряженного экологического анализа показывают, что большинство видов рода *Ranunculus*, предпочитающих каменистые субстраты, являются гекистотермными эу- или гидромезофитами. Высокогорные виды лютиков представлены преимущественно петрофитами нормально или избыточно увлажненных местообитаний. Учитывая, что петрофитами является почти 30% общего состава рода и подавляющее их большинство имеет распространение в горах Южной Сибири, Средней и Центральной Азии, можно сделать следующее предположение. Внутривидовая дифференциация рода и становление аборигенных видов *Ranunculus* АСП в значительной степени связаны с географической изоляцией, произошедшей в процессе формирования горных систем исследуемой территории, и адаптацией приходящих видов с сопутствующим формо- и видообразованием.

Географическая изоляция является одним из универсальных факторов обособления и эволюции вида [19, 20]. В условиях высокогорий одновременно высотная и широтно-долготная пространственная изоляция служит одним из самых важных факторов эволюции таксона, т.к. ареал горных видов – явление трехмерное [21, 22]. Несмотря на яркий полиморфизм многих видов рода *Ranunculus*, а также значительную широтную и высотную амплитуды пространственного распределения рода в целом, в пределах АСП присутствует 5 эндемичных видов, имеющих узколокальное распространение и обла-

дающих экологической и географической обособленностью от близкородственных видов (*R. schischkinii*, *R. akkemensis*, *R. revuschkinii*, *R. sapozhnikovii*, *R. arschantinicus*).

Таким образом, можно заключить, что разнообразие географических, экологических групп рода *Ranunculus* является следствием воздействия широкого спектра природно-климатических условий Алтае-Саянской горной страны и отражает положение этой территории на стыке двух флористических подцарств – Бореального и Средиземноморского. Эволюционный успех и вместе с тем самобытное развитие рода *Ranunculus* на территории АСП являются результатом морфологической пластичности и адаптивности как важных факторов региональной диверсификации. В значительной степени этому способствовали события плейстоцена, о чем свидетельствуют результаты новейших филогенетических реконструкций рода *Ranunculus*, в основе которых лежит изучение секвенированных последовательностей ДНК [23. С. 495].

Литература

1. Ревушкин А.С. Материалы к флористическому районированию Алтае-Саянской провинции // Флора, растительность и растительные ресурсы Сибири. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1987. С. 32–46.
2. Лавренко Е.М. О растительности степей и пустынь Монгольской Народной Республики // Проблемы освоения пустынь. 1978. Вып. 1. С. 3–19.
3. Тахтаджян А.Л. Флористические области Земли. Л.: Наука, 1978. 248 с.
4. Щёголева Н.В. Род *Ranunculus* L. Алтае-Саянской флористической провинции: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 2006. 24 с.
5. Прокопьев Е.П. Экология растений (особи, виды, экогруппы, жизненные формы): Учебник для биологических факультетов вузов. Томск: Томский государственный университет, 2001. 340 с.
6. Sokal R.R., Rohlf F.J. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. 3rd ed. N.Y., W.H. Freeman, 1995. 850 p.
7. Быков Б.А. Основные экобиоморфы пустынных растений Туранской низменности // Эколого-физиологические исследования пустынных фитоценозов. Алма-Ата: Наука, 1987. С. 5–23.
8. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа, 1962. 379 с.
9. Серебряков И.Г. К изучению жизненных форм растений пустынной и тундровой зон СССР // Проблемы современной ботаники. Москва; Ленинград: Просвещение, 1965. Т. 2. С. 17–22.
10. Лавренко Е.М., Свешиникова В.М. Об основных направлениях изучения экобиоморф в растительном покрове // Основные проблемы геоботаники. Л.: Наука, 1968. С. 10–15.
11. Голубев В.Н., Кобечинская В.Г. О сопряженности некоторых биоморфологических признаков растений предгорий лесостепи Крыма // Ботан. журн. 1978. Т. 63, № 12. С. 1788–1794.
12. Седельников В.П. Высокогорная растительность Алтае-Саянской горной области. Новосибирск: Наука, 1988. 223 с.
13. Борисова И.В. О понятиях «биоморфа», «экобиоморфа» и «архитектурная модель» // Ботан. журн. 1991. Т. 76, № 10. С. 1360–1367.
14. Барыкина Р.П. Морфолого-экологические закономерности соматической эволюции в семействе лютиковых (*Ranunculaceae* Juss.) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2005. Т. 110, вып. 3. С. 44–67.

15. Седельников В.П. Высокогорная растительность Алтае-Саянской горной области. Новосибирск: Наука, 1988. 223 с.
16. Ревушкин А.С., Пулькина С.В. Новый вид лютика из высокогорий Алтая // Системат. заметки по материалам Гербария Том. ун-та. 1992. С. 16–19.
17. Журавлева Е.А., Малахова Л.А. Кариологический анализ видов *Ranunculus* // Цитология. 1983. Т. 25, № 1. С. 83–90.
18. Шмидт В.М. Математические методы в ботанике: Учебное пособие. Л.: Изд-во ЛГУ, 1984. 288 с.
19. Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1973. 328 с.
20. Грант В. Видообразование у растений: Пер. с англ. М.: Мир, 1984. 528 с.
21. Куваев В.Б. Некоторые закономерности высотного распределения растений // Ботан. журн. 1972. Т. 57, № 9. С. 1108–1115.
22. Гагнидзе Р.И. Ботанико-географический анализ флороценотического комплекса субальпийского высокотравья Кавказа. Тбилиси: Мецниереба, 1974. 226 с.
23. Horandl E. et al. Phylogenetic relationships and evolutionary traits in *Ranunculus* s. l. (*Ranunculaceae*) inferred from ITS sequence analysis // XVII International Botanical Congress – Abstracts (17–23 July, 2005, Vienna). Austria: Robidruck, 2005. P. 495.