

УДК 581.5(470.44)

**ХАРАКТЕРИСТИКА МЕСТООБИТАНИЙ И АДАПТАЦИИ К НИМ
HEDYSARUM GRANDIFLORUM PALL. (FABÁCEAE, DICOTYLÉDONES)
В ЮЖНОЙ ЧАСТИ ПРИВОЛЖСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ**

М. В. Лаврентьев, В. А. Болдырев

*Саратовский национальный исследовательский государственный университет
имени Н. Г. Чернышевского
Россия, 410012, Саратов, Астраханская, 83
E-mail: mihaillavrentev@yandex.ru*

Поступила в редакцию 12.12.15 г.

Характеристика местообитаний и адаптации к ним *Hedysarum grandiflorum* Pall. (Fabáceae, Dicotylédones) в южной части Приволжской возвышенности. – Лаврентьев М. В., Болдырев В. А. – Впервые на территории южной части Приволжской возвышенности в административных границах Саратовской области проведено исследование ценопопуляций *Hedysarum grandiflorum* Pall. и даны характеристики рельефа, почвообразующих пород и почв в местах их обитания. Основные экологические шкалы дополнены новыми данными, выявлены амплитуды толерантности по жизненно важным экологическим факторам и представлены особенности адаптации данного вида к среде обитания. Показано, что *H. grandiflorum* является достаточно стенобионтным видом. Найдена зависимость жизнеспособности вида с глубиной залегания почвообразующей породы, увлажнением, богатством и засоленностью почвы.

Ключевые слова: *Hedysarum grandiflorum*, характеристика местообитаний, экологическая амплитуда, Приволжская возвышенность.

Habitat and adaptation characterization of *Hedysarum grandiflorum* Pall. (Fabáceae, Dicotylédones) in the southern Volga Upland. – Lavrentiev M. V. and Boldyrev V. A. – The coenopopulations of *Hedysarum grandiflorum* Pall. in the southern Volga Upland within the administrative boundaries of the Saratov region were studied for the first time. The relief, parent rocks and soils in their habitats were characterized. Main environmental scales were supplemented by new data. Tolerance amplitudes by vital environmental factors were revealed. Adaptation features of this species to its environment are presented. *H. grandiflorum* is shown to be a quite stenobiotic species. A relationship between the species' vitality and the parent rock depth, soil moisture, wealth and salinity was found.

Key words: *Hedysarum grandiflorum*, habitats characteristics, ecological amplitude, Volga Upland.

DOI: 10.18500/1684-7318-2017-1-54-61

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время особое значение приобретает выявление особенностей адаптации растений к эколого-ценотическим условиям обитания. Без этих знаний невозможно решение таких важных задач, как прогнозирование состояния, восстановление естественных и создание искусственных ценопопуляций, особенно для редких и охраняемых видов (Биоразнообразие и охрана..., 2011). В их число вхо-

дит копеечник крупноцветковый (*Hedysarum grandiflorum* Pall.) – кальцефильный многолетний стержнекорневой каудексовый поликарпик, занесённый в Красные книги Российской Федерации (2008) и Саратовской области (2006) с категорией 3 и статусом «редкий вид», и рекомендуемый для внесения в третье издание Красной книги Саратовской области (Архипова и др., 2016).

Некоторые аспекты, связанные с экологией местообитаний копеечника крупноцветкового в районе исследования, изучались ранее (Лаврентьев, Степанов, 2009; Лаврентьев, 2010, 2013). В литературе приводится мало сведений об экологии *H. grandiflorum* и в других регионах. Необходимость исследования определялась, кроме того, разнообразием природной среды территории (сложность рельефа, пестрота почв и почвообразующих пород, засушливость климата с известной степенью континентальности, изменчивость погоды от года к году и др.) (Учебно-краеведческий..., 2013).

Целью данной работы являлась характеристика местообитаний и адаптаций к ним копеечника крупноцветкового в южной части Приволжской возвышенности в административных границах Саратовской области.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектами исследования были ценопопуляции копеечника крупноцветкового (*Hedysarum grandiflorum* Pall.) и фитоценозы с его участием, находящиеся в южной части Приволжской возвышенности в административных границах Саратовской области (рис. 1).

В полевые сезоны 2007 – 2014 гг. изучено 23 фитоценоза и соответственно 23 ценопопуляции в местообитаниях с различными экологическими условиями, в которых было заложено более 600 учётных площадок. Использовались стандартные методики описания фитоценозов и ценопопуляций (Ценопопуляции растений..., 1976, 1977, 1988; Полевая практика..., 1981; Миркин, Наумова, 2012). Кроме того, в каждом из изученных фитоценозов закладывался полный почвенный разрез и проводилось его морфологическое описание (Болдырев, Пискунов, 2006).

Экологические оптимумы и типы экологических режимов определялись по шкалам Л. Г. Раменского с соавт. (1956), Ландольта (Landolt,



Рис. 1. Карта-схема района исследования

1977), Д. Н. Цыганова (1983), Эллиенберга с соавт. (Ellenberg et al., 1991), Н. М. Матвеева (2006). При проведении фитоиндикации местообитаний определялись градации экологических режимов в исследуемых сообществах по формуле (Матвеев, 2006):

$$A = \frac{\sum x_i \times k_i}{\sum k_i},$$

где A – искомая градация определяемого экологического режима; x_i – экологический оптимум i -го вида или i -й экоморфной группы видов; k_i – проективное покрытие i -го вида или i -й группы видов.

Для расчётов экологических режимов использовались данные Л. Г. Раменского с соавт. (1956), А. Л. Бельгарда (1971), Ландольта (Landolt, 1977), Д. Н. Цыганова (1983), Эллиенберга с соавт. (Ellenberg et al., 1991), Н. М. Матвеева (2006), В. И. Горина и В. А. Болдырева (2013) и собственные наблюдения авторов. Для определения жизненности применялась пятибалльная шкала критериев (табл. 1).

Таблица 1

Шкала критериев для определения жизненности ценопопуляций *Hedysarum grandiflorum*

Критерии	Баллы				
	1	2	3	4	5
Средняя высота растений, см	≤9	10–16	17–22	23–29	≥30
Средняя длина листьев, см	≤5	6–10	11–14	15–18	≥19
Численность особей, тыс. шт.	≤0.4	0.5–1.8	1.9–3.7	3.8–5.9	≥6
Плотность, шт./м ²	≤4	5–8	9–13	14–19	≥20
Проективное покрытие, %	≤0.9	1.0–1.8	1.9–3.1	3.2–12.3	≥12.4
Доля цветущих особей, %	≤49	50–56	57–63	64–70	≥71
Индекс замещения (I_3), %	≤19	20–39	40–59	60–79	≥80
Индекс возрастности (Δ), доли ед.	≤0.29	0.30–0.34	0.35–0.39	0.40–0.44	≥0.45
Индекс эффективности (ω), доли ед.	≤0.44	0.45–0.51	0.52–0.58	0.59–0.65	≥0.66

Зоной оптимума при этом считался такой диапазон значений экологического фактора, при котором жизненность ценопопуляций копеечника была равна четырем и пяти баллам.

Статистическая обработка результатов исследования проводилась общепринятыми методами с помощью пакетов компьютерных программ «Statistica» версии 6.0 и Microsoft Office Excel 2003.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Ценопопуляции копеечника крупноцветкового чаще всего встречаются в верхних частях склонов (46.2%) и на вершинах (23.7) холмов и склонов балок и оврагов, реже – в средних (17.6) и в нижних (7.9) частях, редко – у подножья (4.6). Экспозиция расположения ценопопуляций чаще южная (41.6) и юго-восточная (28.2), реже – юго-западная (12.7) и восточная (11.3), редко – северо-восточная (4.1) и северная (2.1). Изредка копеечник можно встретить на ровных участках рельефа и у обрывов. Крутизна склонов сильно вариабельна и находится в пределах от 0 до 65°.

ХАРАКТЕРИСТИКА МЕСТООБИТАНИЙ И АДАПТАЦИИ К НИМ *HEDYSARUM*

Копеечник формирует ценопопуляции на разнообразных карбонатных субстратах (от обнажений мела, мергеля и карбонатных глин до слабосформировавшихся дерново-карбонатных почв). Морфологическую характеристику такой почвы приводим на примере типичного почвенного разреза, заложенного в окрестностях г. Хвалынского в верхней части склона южной экспозиции в третьем фитоценозе:

<i>A</i> ₀₁	0–1 см	– светло-бурая неразложившаяся подстилка из веточек и остатков трав и полукустарничков,
<i>A</i> ₀₂	1–2 см	– бурый неразложившийся опад, в котором растительные остатки сохраняют своё морфологическое строение, но рассыпаются при растирании пальцами,
<i>A</i> ₀₃	2–3 см	– тёмно-бурая хорошо разложившаяся подстилка с включениями мелких обломков мела,
<i>A</i> ₁	3–8 см	– чёрно-серый, книзу светлеет, бесструктурный, рыхлый, с включениями мелких обломков мела, много корней, переход в гор. <i>B</i> ясный, граница ровная,
<i>B</i>	8–16 см	– светло-серый, бесструктурный, рыхлый, со значительной примесью щебня мела, много корней, переход в гор. <i>BR</i> постепенный, граница затечная,
<i>BR</i>	16–21 см	– белесовато-серый, бесструктурный, единичные корни, переход в горизонт <i>R</i> постепенный, граница волнистая,
<i>R</i>	21 см и глубже	– сплошной слой растрескавшихся крупных глыб мела.

От *HCl* вскипает с поверхности. Почва – дерново-карбонатная хрящевато-щебенчатая на мелу.

Результаты исследования показали, что амплитуды экологических режимов в фитоценозах с участием копеечника крупноцветкового по шкалам Л. Г. Раменского с соавт. (1956) следующие (табл. 2).

Таблица 2

Шкалы экологических режимов *Hedysarum grandiflorum*
по Л. Г. Раменскому с соавт. (1956)

Шкалы	Классы обилия				
	Массово (более 8.0%)	Обильно (2.5–8.0%)	Умеренно (0.3–2.5%)	Мало (0.1–0.2%)	Единично
	<i>m</i>	<i>c</i>	<i>n</i>	<i>p</i>	<i>s</i>
	Ступени шкал				
У	40–41	39–43	35–46	32–49	29–51
БЗ	9–10	8–11	7–12	6–14	4–15
ПД	1–2	1–2	1–3	1–4	1–7
ПУ	≤12	≤11	9–10	7–12	≥6

Из таблицы видно, что амплитуда режима увлажнения почв колеблется от полупустынного (пустынно-степного) до лугово-степного (влажностепного) с преобладанием среднестепного увлажнения; амплитуда режима богатства и засоленности почв – от бедных до богатых с преобладанием небогатых (мезотрофных). Пастбищная депрессия различная и варьирует от отсутствия до сильного влияния выпаса (пастбищная стадия), но в большинстве случаев выпас и сенокосение от-

сутствуют или влияют очень слабо (исходная стадия). Увлажнение почв фитоценозов переменное и лежит в диапазоне от средне обеспеченного водного питания

Таблица 3

Шкалы экологических режимов *Hedysarum grandiflorum* по Д. Н. Цыганову (1983), Н. М. Матвееву (2006), Элленбергу с соавт. (1991) и Ландольту (1977)

Шкала	Значение	Шкала	Значение
по Д. Н. Цыганову		по Г. Элленбергу	
Tm	6–12	L	8
Kn	9–14	T	6
Om	6–9	K	6
Cr	5–10	F	3
Hd	4–12	R	8
Tr	4–11	N	2
Re	7–12	S	0
Nt	1–5	по Э. Ландольту	
fH	5–8	F	2
Lc	1–4	R	4
по Н. М. Матвееву		N	3
Увлажнение	0.5–1.0 (1.0)	H	2
Плодородие	1–3 (2)	D	3
Освещение	4	S	-
Температура	3	L	5
		T	4
		W	с

до сильно переменного.

Амплитуды толерантности по отношению к режимам экологических факторов по шкалам Д. Н. Цыганова (1983), Н. М. Матвеева (2006), Элленберга с соавт. (Ellenberg et al., 1991) и Ландольта (Landolt, 1977) для краткости приведены в табл. 3.

Ординация сообществ по увлажнению, богатству и засолённости почв по шкале Л. Г. Раменского с соавт. (1956) показала, что исследованный вид является достаточно стенобионтным (рис. 2).

Максимальной жизнестойкости ценопопуляции копеечника достигают при глубине залегания карбонатной почвообразующей породы от 4 до 11,5 см,

при экстремуме в точке около 8 см, а минимальной – при глубине от 27 до 46 см (рис. 3, а).

Экологическая амплитуда копеечника по увлажнению почвы находится между 29 и 51 баллами (по шкале Л. Г. Раменского с соавт. (1956)), при этом зона оптимума лежит в пределах от 38 до 44 баллов, а экологический оптимум равен 41 баллу (рис. 3, б).

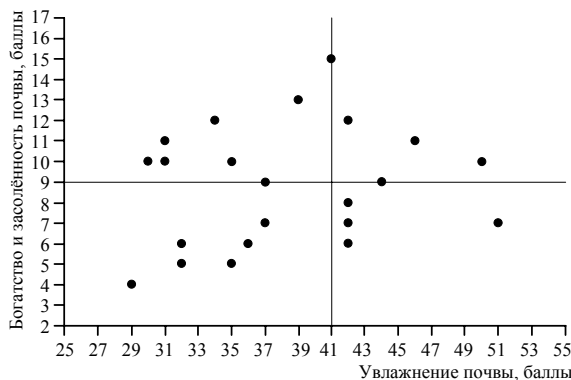


Рис. 2. Ординация сообществ *Hedysarum grandiflorum* по увлажнению и богатству и засолённости почв (линиями обозначены точки оптимума)

Соотношение жизнестойкости ценопопуляций копеечника от богатства и засолённости почвы показано на рис. 3, в.

Как следует из рисунка, амплитуда копеечника относительно богатства и засолённости почвы ограничивается 4 и 15 баллами, при этом зона оптимума находится в пределах от 7 до 11 баллов, а сам оптимум равен 9 баллам.

ХАРАКТЕРИСТИКА МЕСТООБИТАНИЙ И АДАПТАЦИИ К НИМ *HEDYSARUM*

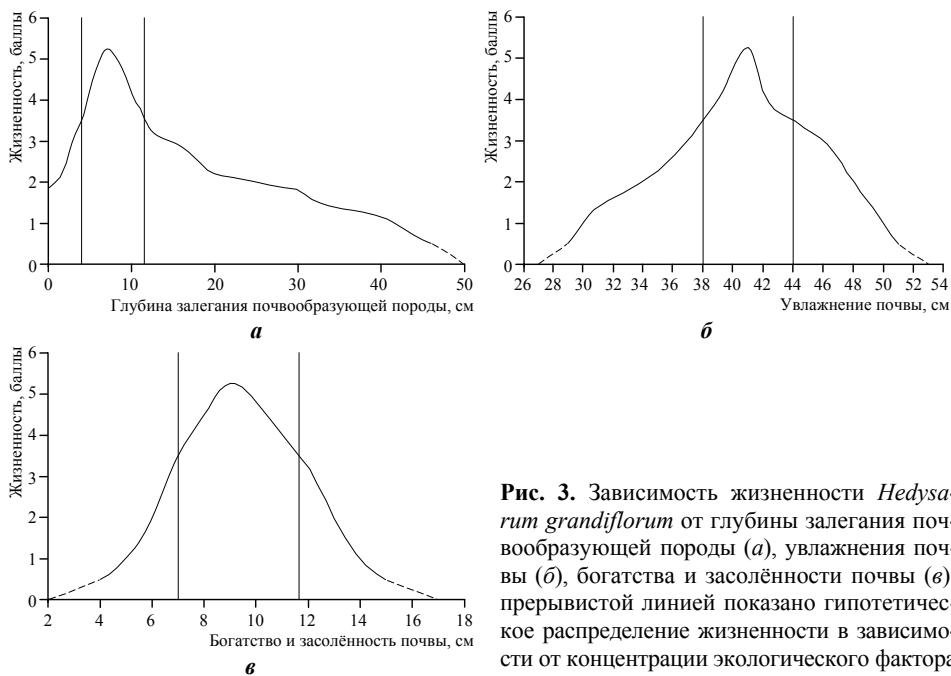


Рис. 3. Зависимость жизненности *Hedysarum grandiflorum* от глубины залегания почвообразующей породы (а), увлажнения почвы (б), богатства и засоленности почвы (в); прерывистой линией показано гипотетическое распределение жизненности в зависимости от концентрации экологического фактора

Анализ жизненных форм копеечника крупноцветкового показал, что в районе исследования растения этого вида могут быть как в форме стержнекорневого травянистого многолетника, так и в форме полукустарничка, с преобладанием первого (соответственно около 75 и 25%). Скорее всего, это связано с обнажением каудекса и каудикул на поверхности субстрата при эрозионных процессах, которое несколько чаще проявляется в северных и северо-восточных районах исследования.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ результатов исследования показал, что экологическая амплитуда *H. grandiflorum* по большинству режимов является достаточно узкой. На основании выявленных и описанных ранее (Лаврентьев, 2016) экологических особенностей можно дать рекомендации по сохранению и восстановлению естественных популяций копеечника крупноцветкового. Оптимальными для копеечника являются местообитания на открытых выровненных участках или в верхних частях склонов южной экспозиции, при этом почва должна быть маломощная, небогатая, карбонатная, со средним степным увлажнением и неглубоким залеганием карбонатных пород. Кроме того, в связи с редкостью и декоративностью копеечника есть основание рекомендовать его для создания искусственных популяций и озеленения населённых пунктов, при этом в роли искусственного грунта может быть смесь мергеля и карбонатных глин, возможно с небольшим содержанием почвы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Архипова Е. А., Болдырев В. А., Буланая М. В., Буланный Ю. И., Гребенюк С. И., Давиденко О. Н., Давиденко Т. Н., Костецкий О. В., Лаврентьев М. В., Маевский В. В., Невский С. А., Панин А. В., Решетникова Т. Б., Седова О. В., Степанов М. В., Стуков В. И., Худякова Л. П., Шевченко Е. Н., Шилова И. В. Виды цветковых растений, рекомендуемые для внесения в третье издание Красной книги Саратовской области // Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. Сер. Химия. Биология. Экология. 2016. Т. 16, вып. 3. С. 303 – 309.

Бельгард А. Л. Степное лесоведение. М. : Лесная пром-сть, 1971. 336 с.

Биоразнообразие и охрана природы в Саратовской области : эколого-просветительская серия для населения : в 4 кн. Кн. 3. Растительность / под общ. ред. В. А. Болдырева, Г. В. Шляхтина. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 2011. 211 с.

Болдырев В. А., Пискунов В. В. Полевые исследования морфологических признаков почв. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 2006. 60 с.

Горин В. И., Болдырев В. А. Расширение шкал Л. Г. Раменского : дополнение шкал данными по экологии видов флоры Саратовской области. LAP LAMBERT Academic Publ., 2013. 62 с.

Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). М. : Т-во науч. изд. КМК, 2008. 855 с.

Красная книга Саратовской области : Грибы. Лишайники. Растения. Животные / Комитет охраны окружающей среды и природопользования Саратов. обл. Саратов : Изд-во Торгово-промышленной палаты Саратов. обл., 2006. 528 с.

Лаврентьев М. В., Степанов М. В. Некоторые особенности биологии и экологии сообщества с участием *Hedysarum grandiflorum* Pall. в НП «Хвалынский» // Науч. тр. Национального парка «Хвалынский». Саратов ; Хвалынский : Изд-во «Научная книга», 2009. Вып. 1. С. 52 – 58.

Лаврентьев М. В. Флористическая и экологическая характеристики сообществ с участием *Hedysarum grandiflorum* Pall. в Национальном парке «Хвалынский» // Исследования молодых учёных в биологии и экологии : сб. науч. тр. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 2010. Вып. 8. С. 75 – 79.

Лаврентьев М. В. Экологические особенности местообитаний *Hedysarum grandiflorum* Pall. в южной части Приволжской возвышенности // Ломоносов-2013 : XX Междунар. конф. студентов, аспирантов и молодых ученых. Секция «Биология» : тез. докл. М. : МАКС Пресс, 2013. С. 360.

Лаврентьев М. В. Характеристика репродуктивных особенностей *Hedysarum grandiflorum* (Fabaceae) в южной части Приволжской возвышенности // Бюл. Бот. сада Саратов. гос. ун-та. 2016. Т. 14, вып. 22. С. 35 – 43.

Матвеев Н. М. Биоэкологический анализ флоры и растительности (на примере лесостепной и степной зоны) : учеб. пособие. Самара : Изд-во «Самарский университет», 2006. 311 с.

Миркин Б. М., Наумова Л. Г. Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа : Гилем, 2012. 488 с.

Полевая практика по экологической ботанике : учеб. пособие / под ред. А. О. Тарасова. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 1981. 90 с.

Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М. : Сельхозгиз, 1956. 472 с.

Учебно-краеведческий атлас Саратовской области / гл. ред. А. Н. Чумаченко, отв. ред. В. З. Макаров. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 2013. 144 с.

Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М. : Наука, 1976. 217 с.

Ценопопуляции растений (развитие и взаимоотношения). М. : Наука, 1977. 131 с.

ХАРАКТЕРИСТИКА МЕСТООБИТАНИЙ И АДАПТАЦИИ К НИМ *HEDYSARUM*

- Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М. : Наука, 1988. 184 с.
- Цыганов Д. Н.* Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М. : Наука, 1983. 198 с.
- Landolt E.* Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora // Veröff. Geobot. Inst. der Eidgen. Techn. Hochschule, Zürich, 1977. H. 64. S. 1 – 208.
- Ellenberg H., Weber H. E., Düll R., Wirth V., Werner W., Paulissen D.* Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa // Scripta Geobotanica. 1991. Bd. 18. S. 1 – 248.