

БОТАНИКА

Научная статья

УДК 581.522 + 581.95

doi: 10.17072/1994-9952-2022-4-5-17

**Состояние и воспроизводство нижнедонских популяций
копеечника крупноцветкового (*Hedysarum grandiflorum* Pall.,
Fabaceae)**

**Татьяна Александровна Карасёва¹✉, Ольга Юрьевна Ермолаева²,
Семён Дмитриевич Бакулин³, Михаил Евгеньевич Пукалов⁴**

^{1, 2, 3, 4} Южный федеральный университет, Ростов-на-Дону, Россия

¹✉ takaras@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0003-4170-9123>

² oermolaeva@sfedu.ru, <https://orcid.org/0000-0002-7021-7614>

³ bakulinsd@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0003-2136-4973>

⁴ pukalov@sfedu.ru, <https://orcid.org/0000-0002-5734-8759>

Аннотация. Представлены итоги мониторинговых исследований популяций *Hedysarum grandiflorum* в бассейне Нижнего Дона (Ростовская обл.). Выявлено 8 новых ценопопуляций вида в регионе, описаны условия их произрастания. Количественные характеристики популяций и фитоценотическая роль *H. grandiflorum* в составе ценозов ниже, чем в оптимальных условиях произрастания вида. По возрастной структуре популяции нормальные, неполночленные, реже полночленные, с правосторонним или центрированным онтогенетическим спектром. По классификации «дельта-омега» они отнесены к зрелым и зреющим, по величине индекса замещения – к неустойчивым, реже перспективным. Основными лимитирующими факторами в изученных популяциях выступают антропогенное воздействие, преимущественно в форме пасквальной нагрузки, и, в меньшей степени, частичное несоответствие климатических условий экологическим потребностям вида. Для *H. grandiflorum* в ценопопуляциях Аксайского р-на характерны крайне низкие значения числа и доли полноценных семян на плод, что в большей степени обусловлено нарушениями созревания завязавшихся семян. Значения реальной семенной продуктивности на плод существенно варьируют по годам наблюдений, что может обуславливать значительные колебания общей семенной продуктивности и выступать одной из причин нерегулярного семенного возобновления. В благоприятные для вызревания семян годы семенную продуктивность растений копеечника можно считать удовлетворительной.

Ключевые слова: *Hedysarum grandiflorum*, ценопопуляция, онтогенетическая структура, семенная продуктивность

Для цитирования: Состояние и воспроизводство нижнедонских популяций копеечника крупноцветкового (*Hedysarum grandiflorum* Pall., Fabaceae) / Т. А. Карасёва, О. Ю. Ермолаева, С. Д. Бакулин, М. Е. Пукалов // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2022. Вып. 1. С. 5–17. <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2022-1-5-17>.

BOTANY

Original article

**Conditions and reproduction of Lower Don populations
of *Hedysarum grandiflorum* Pall. (Fabaceae)**

**Tatiana A. Karasyova¹✉, Ol'ga Yu. Ermolaeva², Semyon D. Bakulin³,
Mikhail E. Pukalov⁴**

^{1, 2, 3, 4} Southern Federal University, Rostov-on-Don, Russia

¹✉ takaras@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0003-4170-9123>

² oermolaeva@sfedu.ru, <https://orcid.org/0000-0002-7021-7614>

³ bakulinsd@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0003-2136-4973>

⁴ pukalov@sfedu.ru, <https://orcid.org/0000-0002-5734-8759>

Abstract. The article presents the results of the monitoring research of *Hedysarum grandiflorum* Lower Don basin populations (Rostov Region). Eight new populations of the species are revealed in the region, their habitat

conditions are described. Quantitative characters of populations studied and coenotic role of *H. grandiflorum* are lower than it is observed in optimal conditions. In relation to their ontogenetic structure, the populations are normal, mostly incomplete, having right-sided or centered ontogenetic spectrum. According to delta-omega classification, they belong to mature and ripening; according to replacement index, most of them are unstable or rarely perspective. The principal limiting factors in populations observed are an anthropogenic impact, mainly grazing, and partially discordance between climatic conditions of the region and ecologic requirements of the plant species. *H. grandiflorum* coenopopulations of the Aksay District are characterized by extremely low number and proportion of the viable seeds per fruit because of seed developmental disorder. Actual seed productivity values vary significantly between years that may condition fluctuations of total seed productivity per individual plant and cause an irregular renewal by seed. In years good for seed maturing, seed productivity of *H. grandiflorum* may be considered satisfactory.

Keywords: *Hedysarum grandiflorum*, coenopopulation, ontogenetic structure, seed productivity

For citation: Karasyova T. A., Ermolaeva O. Yu., Bakulin S. D., Pukalov M. E. [Conditions and reproduction of Lower Don populations of *Hedysarum grandiflorum* Pall. (Fabaceae)]. *Bulletin of Perm University. Biology*. Iss. 1 (2022): pp. 5-17. <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2022-1-5-117>.

Введение

Hedysarum grandiflorum Pall. (копеечник крупноцветковый) – ксерофильный каудексообразующий многолетник, наиболее широкоареальный представитель секции *Subacaulia* (Boiss.) V. Fedtsch.; восточноевропейский по характеру распространения вид, ареал которого охватывает среднее и нижнее течение Дона, Приволжскую возвышенность, Ергени, Заволжье, Южный Урал; за пределами России произрастает в пределах Донецкой и Луганской народных республик, Днепропетровской обл. Украины, известны местонахождения на территории Болгарии и Румынии [Васильева, 1987; Дёмина, Никитина, 2008; Шишлова, Шмараева, 2014]. В Красной книге Российской Федерации копеечник крупноцветковый имеет категорию статуса редкости 3 в – редкий вид, большая часть ареала которого находится в России. Произрастание вида подтверждено современными находками в 12 регионах России. В Пензенской обл. вид считается исчезнувшим [Новикова, 2013]; для Курской обл. приводился ошибочно [Дёмина, Никитина, 2008]. Наибольшее число местонахождений вида отмечено в республиках Башкортостан [Мулдашев, Маслова, Галеева, 2011] и Татарстан [Шайхутдинова, 2016], Волгоградской [Супрун, 2017], Ростовской [Шишлова, Шмараева, 2014] и Самарской [Ильина, Митрошенкова, Саксонов, 2017] обл. Популяции *H. grandiflorum* в перечисленных регионах многочисленны, стабильны; в Красных книгах Самарской и Волгоградской обл. вид приводится со статусом 5 – восстанавливающийся в численности.

Копеечник крупноцветковый как вид, обладающий федеральным статусом охраны, детально и всесторонне изучался на большем протяжении его российского ареала. Исследовались ценогическая приуроченность вида, его отношение к ведущим факторам среды, пространственная и возрастная структура популяций [Ильина, 2013а, 2015, 2019; Лаврентьев, Болдырев, 2017], процессы расообразования и интродукции в местах контакта с другими видами секции *Subacaulia* с использованием сравнительно-морфологических и молекулярных методов [Князев, 2014; Супрун, 2014]. Описан большой жизненный цикл вида, даны характеристики онтогенетических состояний [Ильина, 2007; Супрун, 2014]. Проведены эксперименты и разработаны рекомендации к реинтродукции и восстановлению популяций вида [Мулдашев и др., 2012; Лаврентьев, 2019; Maslova, Muldashev, Elizaryeva, 2019], к размножению в культуре *in vitro* [Ахметова, Зарипова, 2013; Малаева, 2016]. Особенности семенной репродукции данного вида копеечника изучены слабее, преимущественно в связи с поиском оптимальных условий проращивания и методик предпосевной обработки семян [Ильина, 2013б; Супрун, 2014; Лаврентьев, 2016]. Работы по определению семенной продуктивности немногочисленны [Кузнецова, 2008; Лаврентьев, 2016].

В Красной книге Ростовской обл. *H. grandiflorum* придана категория статуса редкости 3 в, д: редкий вид, имеющий узкую экологическую приуроченность, связанный со специфическими условиями произрастания и имеющий ограниченный ареал, часть которого находится в Ростовской обл. Известные местонахождения вида сосредоточены в северной (правобережье среднего течения Дона) и северо-западной (восточный отрог Донецкого кряжа, р. Калитва с притоками, Северное Приазовье) частях региона, доходя на восток по правому берегу Дона до Константиновского р-на. К югу от нижнего течения Дона копеечник крупноцветковый отмечался в нескольких точках по балкам, впадающим в ложе Цимлянского водохранилища. Таким образом, по долине Нижнего Дона в целом проходит южная граница распространения вида. Популяции *H. grandiflorum* в западных районах области многочисленны (100–800 тыс. особей), их состояние не вызывает опасений. Популяции в Константиновском и Дубовском р-нах у южной границы ареала малочисленны и фрагментарны, их численность составляет от нескольких десятков до 1–5 тыс. особей, стабильность их существования зависит от уровня антропогенной нагрузки на экотоп [Шишлова, Шмараева, 2014]. Возрастная структура популяций не определялась. Детальные сведения о состоянии и воспроизводстве популяций копеечника крупноцветкового в Ростовской обл. в литературе отсутствуют.

Цель нашей работы – оценка состояния и воспроизводства популяций *Hedysarum grandiflorum* в бассейне нижнего течения р. Дона. Поставленная цель включает уточнение распространения и условий произрастания вида на Нижнем Доне, определение онтогенетической структуры популяций, выявление основных лимитирующих факторов, влияющих на воспроизводство вида, а также определение основных показателей семенной продуктивности на примере вновь обнаруженной ценопопуляции *H. grandiflorum* в Аксайском р-не Ростовской обл.

Материалы и методы

Исследования проводили в 2019–2021 гг. в десяти районах Ростовской обл., относящихся к бассейнам р. Дон, Северский Донец, Сал, а также охватывающих побережье Цимлянского водохранилища (рис. 1). При обнаружении ценопопуляций (ЦП) *H. grandiflorum* выполнялись геоботанические описания фитоценозов, определялась примерная численность популяции и занимаемая ею площадь. Измерялись некоторые морфометрические показатели генеративных растений (диаметр в проекции вегетативных частей; высота, определяемая по размерам наиболее длинного репродуктивного побега; число цветоносов) на 20–30 особях каждой ЦП; для каждого показателя вычислялось среднее значение и его ошибка. Плотность особей определяли в местах концентрации на учётных площадках 1 м². Учёт особей разных возрастных состояний проводился также на учётных площадках, либо (при небольшой численности и низкой плотности растений в ЦП) методом сплошного учёта на 70–120 экземпляров. Статистическая обработка числовых данных осуществлялась по стандартным методикам [Лакин, 1990] с использованием MS Excel 1997-2003. Вычисление индексов восстановления (I_v), замещения (I_z), старения ($I_{ст}$), индекса возрастности дельта (Δ) и индекса эффективности омега (ω), определение положения популяций по классификации «дельта-омега» и по величине индекса замещения проводились по общепринятым методикам [Уранов, 1975; Жукова, 1987; Животовский, 2001; Жукова, Полянская, 2013].

Определение показателей семенной продуктивности *H. grandiflorum* осуществлялось по методике И.В. Вайнагий [1974] для ЦП1 в сезоны 2019 и 2020 гг., для ЦП2 – в 2019 г. Объём выборки в каждой ЦП составлял 130–150 плодов. Потенциальная семенная продуктивность (ПСП), или общее число семязачатков в завязи, принималась равной числу члеников плода. Помимо реальной семенной продуктивности (РСП), определяемой как число полноценных семян в бобе, подсчитывалась условно-реальная семенная продуктивность (УРСП) как сумма полноценных и начавших развитие, но не вызревших (поражённых или щуплых) семян. Коэффициент семенификации вычислялся как для реальной семенной продуктивности ($K_{C(РСП)}$), так и для условно-реальной ($K_{C(УРСП)}$). В связи с тем, что распределение счётных показателей семенной продуктивности отклоняется от нормального, статистическое сравнение частот вариантов для каждого показателя было выполнено с помощью непараметрического критерия хи-квадрат (χ^2). В 2020 г. определялись также показатели семенной продуктивности в расчёте на соцветие и на особь.

Результаты исследования

Экспедиционные исследования 2019–2021 гг. показали, что распространение *Hedysarum grandiflorum* в регионе шире, чем приводится в Красной книге Ростовской обл. [Шишлова, Шмараева, 2014]. Все рассматриваемые далее местонахождения вида обнаружены впервые. Произрастание копеечника крупноцветкового впервые отмечено в низовьях р. Калитва (Белокалитвинский р-н, первая находка в районе), западной пограничной части Тарасовского р-на по р. Митякинка. В Аксайском р-не выявлены наиболее южные местонахождения по правобережью долины Нижнего Дона (две ценопопуляции, первые находки в районе). Особый интерес представляет обнаружение *H. grandiflorum* в системе балок по правому берегу р. Сал – левого притока нижнего течения Дона (Волгодонский р-н, первая находка в районе). До настоящего времени местонахождения данного вида к югу от нижнего течения Дона были известны лишь по берегу Цимлянского водохранилища.

В настоящей работе представлены результаты изучения 8 ЦП *Hedysarum grandiflorum* из 6 административных районов Ростовской обл.: Аксайского (2 ЦП), Белокалитвинского, Волгодонского, Дубовского (2 ЦП), Красносулинского и Тарасовского (рис. 1). Для Аксайского, Белокалитвинского и Волгодонского р-нов данный вид приводится впервые. По географической локализации популяции *H. grandiflorum* были разделены на правобережные (популяции 1–4 и 8), принадлежащие к бассейну р. Дона в нижнем его течении (Аксайский р-н) или к бассейну Северского Донца, крупнейшего правого притока Нижнего Дона (Красносулинский, Белокалитвинский, Тарасовский р-ны), и левобережные (популяции 5–7), относящиеся к бассейну р. Сал или балок, впадающих непосредственно в ложе Цимлянского водохранилища по его левому борту.

Описание условий произрастания ЦП представлено ниже.

ЦП1. Аксайский р-н, 0,5 км к северу от пос. Пчеловодный, правый коренной берег р. Аксай, верхняя часть остепнённого приводораздельного склона. Почвы: маломощный (смытый) щебневатый северопри-

азовский высококарбонатный чернозём на известняке-ракушечнике. Сообщество: разнотравно-дерновиннозлаковая каменистая степь; ассоциация *Stipa lessingiana* + петрофитно-степное разнотравье.



Рис. 1. Географическая локализация обследованных ценопопуляций *Hedysarum grandiflorum*
[Geographical location of studied populations of *Hedysarum grandiflorum*]

ЦП2. Аксайский р-н, близ южной окраины пос. Реконструктор, степной склон балки, открывающейся в долину р. Аксай. Почвы: маломощный североприазовский чернозём на известняке-ракушечнике. Сообщество: разнотравно-крупноковыльная каменистая степь; ассоциация *Stipa zalesskii* + петрофильно-степное разнотравье.

ЦП3. Красносулинский р-н, 4.5 км на запад от хутора (х.) Большая Федоровка, вершина поперечного отвершка балки Ясеновской, склон юго-западной экспозиции. Почвы: маломощный чернозём на плотном песчанике. Сообщество: разнотравно-дерновиннозлаковая степь; ассоциация: *Stipa lessingiana* – *Bromopsis riparia* – *Festuca valesiaca* + разнотравье.

ЦП4. Белокалитвинский р-н, восточная окраина х. Крутинского, средняя часть склона левого коренного берега р. Калитвы. Почвы: чернозём примитивный на выветрелом песчанике. Сообщество: каменистая степь; ассоциация: *Festuca valesiaca* – *Stipa lessingiana* – *Thymus dimorphus*.

ЦП5. Волгодонский р-н, в 6.5 км западнее от х. Семёнкин, правый берег р. Сал, водораздел поперечных балочек балки Чапелы. Почвы: чернозём южный маломощный. Со-

общество: каменистая степь; ассоциация *Galatella villosa* + *Festuca rupicola* + разнотравье.

ЦП6. Дубовский р-н, 4 км к югу от ст-цы Малая Лучка, вершина склона балки, впадающей в Цимлянское водохранилище, в ее истоке. Почвы: каштановые на лёссовидном суглинке. Сообщество: дерновинно-злаковая степь; ассоциация *Stipa lessingiana* + *Festuca rupicola* – *Centaurea taliewii*.

ЦП7. Дубовский р-н, 2.9 км юго-западнее х. Алдабульского, вершина склона балки Баклановской, мергелевая грядка. Почвы: чернозём примитивный на щебнистом мергеле. Сообщество: каменистая степь; ассоциация *Stipa lessingiana* + *Cephalaria uralensis*.

ЦП8. Тарасовский р-н, в 1.5 км северо-западнее х. Зелёновка, правый берег р. Митякинка, верхняя часть мелового склона западной экспозиции. Почвы: смытый чернозем на плотном мергеле. Сообщество: каменистая степь; ассоциация: *Festuca rupicola* + *Stipa capillata* + разнотравье.

Сведения о структурных характеристиках травостоя и количественных показателях ЦП приведены в табл. 1.

Все изученные ценопопуляции относительно невелики по численности (от 48 до 400–500 особей без учёта проростков) и занимаемой площади (как правило, несколько сотен квадратных метров, лишь для популяций 1, 3 и 6 свыше 1000 м²).

В большинстве местонахождений *H. grandiflorum* отличается сравнительно более высоким обилием относительно других видов разнотравья, не поднимаясь при этом до статуса субдоминанта, как это отмечается Н.А. Супрун [2013] в Волгоградской, а В.Н. Ильиной [2014, 2019] – в Самарской обл.

Пространственное распределение особей копеечника характеризуется отчётливо выраженной контактичностью. Участки сгущений имеют от 2 до 5 м в диаметре; между ними растения копеечника встречаются со значительно меньшей плотностью. Плотность расположения агрегаций растений, число и распределение особей в промежутках между агрегациями находятся в прямой зависимости от общей численности популяции. Результаты наблюдений согласуются с данными, полученными В.Н. Ильиной [2013а, 2019] для средневолжских популяций вида. Общая плотность растений в местах концентрации на площади геоботанического описания варьирует от 2 ± 0 до 7 ± 2 экз./м², плотность генеративных особей – от 2 ± 0 до 5 ± 0 экз./м². Средняя плотность растений, с учётом характера их распределения, оказывается существенно ниже. Наблюдаемые значения плотности далеки от оптимальных величин, что объясняется общей малочисленностью популяций [Ильина, 2019].

Возрастная структура ценопопуляций определялась в 3 ЦП (ЦП1 в 2019 и 2020 гг., ЦП6 и 7 в 2021 г.) с выделением всех категорий онтогенетических состояний, в ЦП3 (2020 г.) и 5 (2021 г.) – с выделением

трёх онтогенетических периодов: прегенеративного, генеративного и постгенеративного. Для копеечника крупноцветкового в Ростовской области во второй половине лета характерно явление полупокоя, выражающееся в усыхании и сбрасывании листочков на трети – половине листьев текущего года, что существенно усложняет учёт растений ранних прегенеративных состояний. В этой связи в популяциях 2, 4 и 8, которые обследовались в середине – второй половине июля, выявления онтогенетических спектров не проводилось.

Таблица 1

Основные количественные характеристики ценопопуляций *Hedysarum grandiflorum* и содержащих их фитоценозов

[General quantitative characters of *Hedysarum grandiflorum* coenopopulations and plant communities containing them]

№ ЦП	Год обследования	Общая площадь, м ²	Общая численность	Число видов в составе ценоза	ОПП травостоя, %	Проективное покрытие <i>H. grandiflorum</i> , %	Средняя общая плотность, экз./м ²	Средняя плотность генеративных растений, экз./м ²	Антропогенная нагрузка
1	2019	5000	400 – 500	50	80	25	3 ± 1	2 ± 0	Умеренная (рекреация)
2	2019	200	75 – 80	31	75	10	–*	–	Незначительная (рекреация)
3	2020	2000	300 – 400	60	75	40	7 ± 2	3 ± 1	Слабая (следы выпаса)
4	2020	300	48	51	60	20	–	–	Высокая (выпас)
5	2021	350	50	35	40	25	5 ± 1	5 ± 0	Высокая (выпас)
6	2021	1300	150 – 200	28	50	30	–	–	Умеренная (выпас)
7	2021	500	100 – 120	22	30	30	–	–	Слабая (выпас)
8	2021	500	150	51	80	30	–	2 ± 0	Высокая (выпас)

* – величина не оценивалась.

Для всех обследованных популяций оказались характерны такие особенности онтогенетического спектра, как низкая доля особей постгенеративного периода (от 0 до 3.3%, при этом сенильные особи были обнаружены лишь в 2019 г. в ЦП1) и весомое преобладание генеративных растений (70.0–94.7%). Исключение составила лишь ЦП Красносулинского р-на, где в местах концентрации растений доля особей прегенеративного возраста составила 59.5%, в том числе суммарная доля иматурных и виргинильных растений равнялась общей доле генеративных экземпляров. Наблюдаемое успешное семенное возобновление может быть отчасти обусловлено относительно высокой плотностью ценопопуляции (7 ± 2 растения на 1 м² в местах учёта). Как показано В.Н. Ильиной и др. [2021], взрослые растения, формируя условия среды, играют защитную роль для проростков. Существенный вклад могли также внести благоприятные погодные условия весны – начала лета 2020 г. (ранняя тёплая и солнечная весна и большое количество осадков в мае – начале июня).

Онтогенетическая структура ЦП 1, 6 и 7 отражена в табл. 2.

Подробно охарактеризованные популяции можно оценивать как нормальные, полночленные (ЦП1, 2019 г.) или чаще неполночленные (отсутствуют проростки и сенильные особи, иногда также ювенильные растения). Модальный класс распределения в ЦП1 за оба года наблюдений и в ЦП6 – зрелые генеративные растения. Онтогенетический спектр ЦП1 (Аксайский р-н) имеет выраженный правосторонний характер с долей зрелых генеративных особей, равной или превышающей долю молодых генеративных растений, тогда как в обеих ценопопуляциях Дубовского р-на (ЦП6 и 7) доля растений стадии g₃ оказалась крайне низкой (0–1.3%), при этом в ЦП7 доля молодых генеративных особей незначительно превышает процентное содержание растений среднего генеративного возраста.

Соотношение особей различных возрастных состояний в значительной степени определяется сезоном года. В особенности отчётливо это проявляется на примере ЦП1 Аксайского р-на: в 2019 г., когда выявление онтогенетической структуры проводилось в середине мая, суммарная доля проростков и ювенильных растений текущего года составила 5.0%, тогда как в 2020 г. в результате учёта, проведённого в середине июля, особей данных возрастных состояний выявлено не было. Наблюдаемое изменение обусловлено главным образом массовой гибелью проростков к середине вегетационного периода, что выступает характерной особенностью сезонной динамики возрастной структуры популяций изучаемого вида [Ильина, 2012]. Неполночленность онтогенетических спектров ЦП *H. grandiflorum* Дубовского района в части

отсутствия проростков и ювенильных особей уже во второй половине мая (в ЦПб также имматурных растений), вероятнее всего, обусловлена их элиминацией в результате пасквальной нагрузки.

Таблица 2

Характеристика возрастного состава популяций *H. grandiflorum*
[Characterization of *H. grandiflorum* populations' ontogenetic structure]

№ популяции, год набл.	Особь	Возрастные группы								
		p	j	im	v	g1	g2	g3	ss	s
ЦП1, 2019	кол-во	1	5	4	11	22	51	22	2	2
	%	0.83 ± 0.83	4.17 ± 1.82	3.33 ± 1.64	9.17 ± 2.63	18.33 ± 3.53	42.50 ± 4.51	18.33 ± 3.53	1.67 ± 1.17	1.67 ± 1.17
ЦП1, 2020	кол-во	0	0	2	2	11	50	16	2	0
	%	0 ± 0	0 ± 0	2.41 ± 1.68	2.41 ± 1.68	13.25 ± 3.72	60.24 ± 5.67	19.28 ± 4.33	2.41 ± 1.68	0 ± 0
ЦП6, 2021	кол-во	0	0	0	4	14	56	1	0	0
	%	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	5.33 ± 2.59	18.67 ± 4.50	74.67 ± 5.02	1.33 ± 1.32	0 ± 0	0 ± 0
ЦП7, 2021	кол-во	0	0	4	19	29	27	0	1	0
	%	0 ± 0	0 ± 0	5.00 ± 2.44	23.75 ± 4.76	36.25 ± 5.37	33.75 ± 5.29	0 ± 0	1.25 ± 1.24	0 ± 0

Демографические показатели, отражающие состояние изученных популяций, представлены в табл. 3.

Таблица 3

Некоторые демографические показатели нижнедонских популяций *H. grandiflorum*
[*H. grandiflorum* Lower Don populations' demographic characteristics]

№ популяции, год наблюдения	Соотношение возрастных групп, %: (p+j+im+v) : (g1+g2+g3) : (ss+s)	Соотношение возрастных групп, %: g1:g2:g3	Индекс восстановления (I_b)	Индекс замещения (I_s)	Индекс старения (I_{cr})	Индекс возрастности (Δ)	Индекс эффективности (ω)	Тип популяции по критерию «дельта-омега»	Тип популяции по классификации Л.А. Жуковой и Т.А. Полянской
ЦП1, 2019	17.43:79.16:3.34	23.16:53.68:23.16	0.22	0.21	0.04	0.440	0.771	зрелая	Неустойчивая
ЦП1, 2020	4.82:92.77:2.41	14.29:64.94:20.78	0.05	0.05	0.03	0.503	0.883	зрелая	Неустойчивая
ЦП3, 2020	59.52:40.48:0	–	1.47	1.47	0.00	–	–	–	Перспективная
ЦП5, 2021	11.54:88.46:0	–	0.13	0.13	0.00	–	–	–	Неустойчивая
ЦП6, 2021	5.33:94.67:0	19.72:78.87:1.41	0.06	0.06	0.00	0.440	0.926	зрелая	Неустойчивая
ЦП7, 2021	28.75:70.00:1.25	51.79:48.21:0	0.41	0.40	0.02	0.308	0.737	зреющая	Неустойчивая

По классификации, предложенной Л.А. Жуковой и Т.А. Полянской [2013] на основе индекса замещения, большинство обследованных ЦП с долей растений прегенеративного периода от 4,8 до 28,8% и индексами замещения, колеблющимися от 0,05 до 0,40, было отнесено к категории неустойчивых. Исключение составляет ЦП3 (Красносулинский р-н), онтогенетическая структура которой позволяет рассматривать её как перспективную ($I_z = 1,47$). По классификации «дельта – омега» ЦП1 и 6 были отнесены к группе зрелых, тогда как ЦП7 – к категории зреющих.

Сравнение полученных данных с результатами исследований В.Н. Ильиной [2013а, 2019], А.А. Мулдашева и др. [2013], Н.А. Супрун [2013], Л.М. Абрамовой и др. [2015, 2019], Б.М. Фардеевой и

А.М. Зариповой [2018] в других регионах России показывает следующее. Онтогенетический спектр нижнедонских популяций *H. grandiflorum* по соотношению групп растений разных периодов онтогенеза и преобладанию средневозрастных генеративных особей в целом соответствует базовому онтогенетическому спектру популяций вида Средней Волги [Ильина, 2019] и Предуралья [Абрамова и др., 2015, 2019]. Вместе с тем, правосторонний характер распределения, связанный с более слабой представленностью в большинстве изученных ЦП молодых генеративных и в особенности прегенеративных растений, обусловил отнесение их к зрелым неустойчивым. Это в большей степени сближает демографическую структуру нижнедонских ЦП копеечника со структурой среднедонских популяций, изученных Н.А. Супрун [2013], среди которых также преобладают зрелые, а также средневожских, представленных преимущественно зрелыми со значительной долей переходных [Ильина, 2019]. В Татарском Закамье [Фардеева, Зарипова, 2018] и Предуралья [Мулдашев и др., 2013; Абрамова и др., 2015, 2019] большинство ценопопуляций вида отнесено к молодым перспективным, в волгоградской части Приволжской возвышенности [Супрун, 2013] – к переходным. Таким образом, онтогенетическая структура популяций *H. grandiflorum* у южных пределов распространения в европейской части России свидетельствует о большей уязвимости их естественного воспроизводства по сравнению с популяциями в центральной части ареала и у северных и восточных его границ.

Сравнительный анализ количественных характеристик и демографической структуры ЦП копеечника на Нижнем Доне в различных условиях произрастания свидетельствует о том, что ведущим фактором, в современных условиях Ростовской обл., определяющим численность, устойчивость и способность к самовоспроизводству популяций *H. grandiflorum*, выступает антропопрессия, выражающаяся прежде всего в форме пасквальной нагрузки. Этот фактор наиболее значим для левобережных популяций, обуславливая низкую плотность ЦП6 и 7 копеечника в Дубовском р-не, малую общую численность ЦП5 в Волгодонском, а также ЦП4 в Белокалитвинском р-нах. Влияние рекреационной нагрузки (ЦП1) несколько менее существенно.

Решающая роль антропогенного фактора подтверждается данными о возрастной структуре ЦП1, 3, 5–7. Как показано В.Н. Ильиной [2015] по итогам многолетних исследований *H. grandiflorum* в Самарской обл., в условиях значительной антропогенной нагрузки общая доля генеративных особей в популяциях данного вида возрастает с 64 до более 80%. Среди анализируемых популяций из Ростовской обл. такое распределение свойственно ЦП1, 5 и 6; популяция 7 занимает промежуточное положение, тогда как в ЦП3, произрастающей в условиях незначительной антропопрессии, прегенеративные особи преобладают над генеративными. Одновременно с этим, увеличения доли старовозрастных генеративных и сенильных растений в популяциях 1, 6 и 7 не наблюдалось, абсолютный максимум здесь приходится на особи возрастной стадии g_2 , реже g_1 . Это позволяет предположить, что уровень антропогенной нагрузки на описываемые сообщества не является критическим для поддержания популяций копеечника.

Среди других значимых факторов, определяющих состояние популяций копеечника крупноцветкового в Ростовской обл., необходимо назвать климатические и эдафические условия местообитания. По данным М.В. Лаврентьева и В.А. Болдырева [2017], *H. grandiflorum* – достаточно стенобионтный вид, оптимум развития которого наблюдается на маломощных небогатых почвах, развивающихся на карбонатных породах, при среднем степном увлажнении. Лимитирующим фактором для нижнедонских популяций вида у юго-восточного предела распространения (ЦП5, 6), вероятнее всего, является недостаточное количество осадков. Относительная малочисленность и низкая общая средняя плотность левобережных популяций *H. grandiflorum* согласуется с данными, приводимыми в Красных книгах Ростовской обл. [Шишлова, Шмарова, 2014] и Калмыкии [Бакташева, 2014]. Невысокая доля прегенеративных особей в ЦП5–6, наряду с влиянием сбоя, может объясняться сухостью субстрата, ветровой и водной эрозией, как было выявлено Л.М. Абрамовой и др. [2019] в Предуралье. Вместе с тем, возрастной спектр ЦП7 отражает более благоприятную ситуацию в отношении семенного возобновления как по причине менее выраженной пасквальной нагрузки, так и по характеру субстрата – чернозём примитивный на щебнистом мергеле. В ЦП8 сходные эдафические условия частично компенсируют высокую интенсивность выпаса. Популяции копеечника, описанные в западной (ЦП1–3) и северной (ЦП8) частях области, находятся в более благоприятных условиях увлажнения, что положительно сказывается на их состоянии и воспроизводстве.

Структурные характеристики травостоя как фактор, определяющий численность и воспроизводство копеечника, в обследованных популяциях играет менее значимую роль по сравнению с рассмотренными выше. Невысокое проективное покрытие травостоя, наблюдаемое в местообитаниях ЦП 4–7, в большей степени является следствием пастбищной дигрессии степных сообществ. Строгой зависимости между величиной общего проективного покрытия и количественными показателями популяций копеечника не выявлено.

Морфометрические характеристики генеративных растений *H. grandiflorum* в обследованных популяциях приведены в табл. 4.

Таблица 4

Основные морфометрические показатели растений *H. grandiflorum* нижнедонских популяций
[General morphometric characteristics of *H. grandiflorum* plants from Lower Don populations]

№ популяции, год обследования	Высота растения, см	Диаметр растения, см	Число цветоносов
	(x_{min}) $x_{cp} \pm S_x$ (x_{max})	(x_{min}) $x_{cp} \pm S_x$ (x_{max})	(x_{min}) $x_{cp} \pm S_x$ (x_{max})
ЦП1, 2019	(16) 31.6 ± 1.1 (43)	–	(1) 9 ± 1 (42)
	19.23*	–	94.43
ЦП1, 2020	(22) 36.3 ± 1.0 (52)	–	(1) 9 ± 1 (27)
	19.00	–	61.25
ЦП3, 2020	(19) 35.2 ± 2.3 (47)	(36) 51.0 ± 4.3 (61)	(1) 9 ± 3 (28)
	20,43	18.81	92.08
ЦП5, 2021	(13) 18.4 ± 1.9 (24)	(40) 47.0 ± 3.0 (57)	(1) 5 ± 1 (11)
	22.61	14.43	65.10
ЦП6, 2021	(26) 30.9 ± 1.1 (38)	(38) 47.8 ± 2.2 (60)	(9) 23 ± 5 (62)
	12.04	14.28	69.41
ЦП7, 2021	(16) 20.4 ± 1.4 (25)	(23) 39.5 ± 3.1 (58)	(2) 8 ± 1 (15)
	21.70	25.04	53.19
ЦП8, 2021	(40) 50.6 ± 1.2 (58)	(9) 26.5 ± 3.4 (42)	(10) 16 ± 2 (31)
	9.35	43.93	46.94

* Для каждого показателя под чертой указано значение коэффициента вариации C_v , %.

Сравнительный анализ полученных данных с литературными демонстрирует, что наиболее значительные отличия наблюдаются в значении среднего числа цветоносов на растение. По данным В.Н. Ильиной [2005], этот показатель в средневожских популяциях колеблется от 1.0 ± 0.2 до 4.2 ± 0.35 в зависимости от возрастного состояния и уровня жизненности особей, тогда как в ЦП Ростовской обл. он существенно выше – от 5 ± 1 до 23 ± 5 . Это свидетельствует о более благоприятных условиях для формирования соцветий и, вероятнее всего, обусловлено более высокими температурами периода вегетации.

Семенная продуктивность (СП) копеечника крупноцветкового изучалась в двух ЦП Аксайского р-на: в ЦП1 в 2019–2020 гг. и в ЦП2 – в 2019 г. Показатели СП в расчёте на плод приведены в табл. 5 и на рис. 2.

Таблица 5

Показатели семенной продуктивности *Hedysarum grandiflorum* в Аксайском р-не в расчёте на плод
[Seed productivity characteristics per fruit of *Hedysarum grandiflorum* from Aksay district]

№ популяции, год наблюдений	ПСП	РСП	УРСП	$K_{C(РСП)}$, %	$K_{C(УРСП)}$, %
	(x_{min}) $M \pm m_M$ (x_{max})	(x_{min}) $M \pm m_M$ (x_{max})	(x_{min}) $M \pm m_M$ (x_{max})	(x_{min}) $M \pm m_M$ (x_{max})	(x_{min}) $M \pm m_M$ (x_{max})
ЦП1, 2019	(1) 4 ± 0 (6)	(0) 0 ± 0 (2)	(1) 2 ± 0 (5)	9.29 ± 1.40	58.87 ± 1.68
ЦП2, 2019	(1) 3 ± 0 (6)	(0) 0 ± 0 (3)	(1) 2 ± 0 (5)	13.11 ± 1.69	74.72 ± 1.76
ЦП1, 2020	(1) 3 ± 0 (5)	(0) 1 ± 0 (5)	(1) 2 ± 0 (5)	34.54 ± 2.90	77.28 ± 1.85

Потенциальная семенная продуктивность варьирует от 1 до 6 семязачатков на плод в 2019 г. и от 1 до 5 в ЦП1 в 2020 г. Модальный класс распределения совпадает со средним значением показателя и составил 4 семязачатка на плод в ЦП1 по данным 2019 г. и 3 семязачатка на плод в двух остальных случаях. Выявленные отличия в характере распределения показателей ПСП в ЦП1 в 2019 г. от двух других изученных случаев статистически подтверждены ($\chi^2 = 71.8$ по годам наблюдений и $\chi^2 = 31.3$ для двух ЦП в 2019 г.). Наблюдаемая картина в целом соответствует данным других авторов [Кузнецова, 2008; Супрун и др., 2020]. Реальная семенная продуктивность в ЦП копеечника Аксайского р-на в годы наблюдений оказалась очень низкой. Во всех учтённых выборках преобладают плоды, не содержащие полноценных семян. В 2019 г. их доля составила 70.5% в ЦП1 и 66.0% – в ЦП2. Среднее число развитых семян на плод – 0; величины коэффициента семенификации составили 9.29% и 13.11% соответственно. В 2020 г. в ЦП1 большинство плодов также не имело развитых семян, однако их доля снизилась до 40.9%, что сопровождалось существенным увеличением числа плодов с 2 и 3 развитыми семенами. Наблюдаемые различия в структуре реальной семенной продуктивности ценопопуляции 1 по годам наблюдений носят достоверный характер ($\chi^2 = 28.8$), между популяциями в 2019 г. недостоверны. Среднее значение РСП в ЦП1 в 2020 г. составило 1 полноценное семя на плод, коэффициент семенификации $K_{C(РСП)}$ возрос до 34.54%, что можно рассматривать как достаточно высокое значение.

Структура условно-реальной семенной продуктивности в 2019 г. в двух ЦП выглядит очень схожей, с модальным классом распределения 2 завязавшихся семян на плод, что совпадает со средним значением показателя. В 2020 г. в ЦП1 значения УРСП несколько ниже за счёт значительного увеличения доли плодов с одним завязавшимся семенем и менее существенного уменьшения числа плодов с 3 и более семенами. Тем не менее, в отличие от двух предыдущих показателей, значение УРСП на плод не отличается достоверно как в 2019 г. между ценопопуляциями, так и в ЦП1 по годам наблюдений. Коэффициент семенификации для УРСП ($K_{с(урсп)}$) весьма высок и варьирует от 58.87 до 77.28%.

Предполагая, что значения РСП в большей степени зависят от отклонений в развитии семязачатков на презиготических и ранних постзиготических стадиях, тогда как величины УРСП отражают успешность последующих стадий развития формирующихся семян, можно заключить следующее. Величина условно-реальной семенной продуктивности наиболее стабильна и наименее зависит от условий произрастания и текущего сезона. Это свидетельствует об успешности процессов опыления и оплодотворения цветков, как благодаря стабильно низкой степени стерильности семязачатков, так и вследствие предполагаемой высокой активности и регулярной работы опылителей. Крайне невысокие значения реальной семенной продуктивности и её достоверные различия по годам наблюдений однозначно свидетельствуют об экзогенной природе нарушений в развитии завязавшихся семян, причём наибольший вклад, вероятно, вносят погодные условия текущего сезона.

Показатели семенной продуктивности в расчёте на растение определялись в 2020 г. в ЦП1. Среднее число развитых соцветий составило 9 ± 1 ; среднее число плодов в соцветии – 37 ± 1 . Среднее число семязачатков в плоде оказалось равным 3 ± 0 , а у особи – 914. При этом среднее число полноценных семян в плоде составило 1 ± 0 , а у особи – 318.

Сходные значения были получены М.В. Лаврентьевым [2016] в популяциях копеечника южной части Приволжской возвышенности (Саратовская обл.): при пересчёте потенциальная семенная продуктивность оказывается в среднем равна 442 семенам на особь, а реальная – 286 на особь. Однако, учитывая низкие значения $K_{с(рсп)}$ в обеих изученных популяциях в 2019 г., есть все основания предполагать, что в годы, неблагоприятные для вызревания семян, семенная продуктивность *H. grandiflorum* существенно снижается. В частности, коэффициент семенификации для РСП в ЦП1 в 2019 г. был почти в 4 раза ниже по сравнению с 2020 г., тогда как среднее число развитых соцветий у растений ЦП1 за два сезона наблюдений достоверно не различалось. Таким образом, можно заключить, что фактическая семенная продуктивность *H. grandiflorum* в расчёте на растение существенно варьирует по годам, что согласуется с литературными данными о нерегулярном семенном возобновлении данного вида [Супрун, 2013].

Заключение

Ценопопуляции копеечника крупноцветкового в бассейне нижнего течения р. Дона приурочены к типичным местообитаниям вида – каменистым степям на маломощных почвах, сформированных на подстилающих породах различного литологического состава, преимущественно карбонатных. По общей численности, плотности, ценоотическим характеристикам популяции *H. grandiflorum* на изучаемой территории уступают популяциям центральной, северной и восточной частей ареала. Основные факторы, ограничивающие распространение и затрудняющие воспроизводство вида на Нижнем Дону – это антропогенное воздействие и, в меньшей степени, климатические и эдафические условия произрастания. Антропогенная нагрузка, преимущественно в форме пастбищной, обуславливает низкую плотность и относительно малочисленность ценопопуляций вида, затрудняя его семенное воспроизводство за счёт эли-

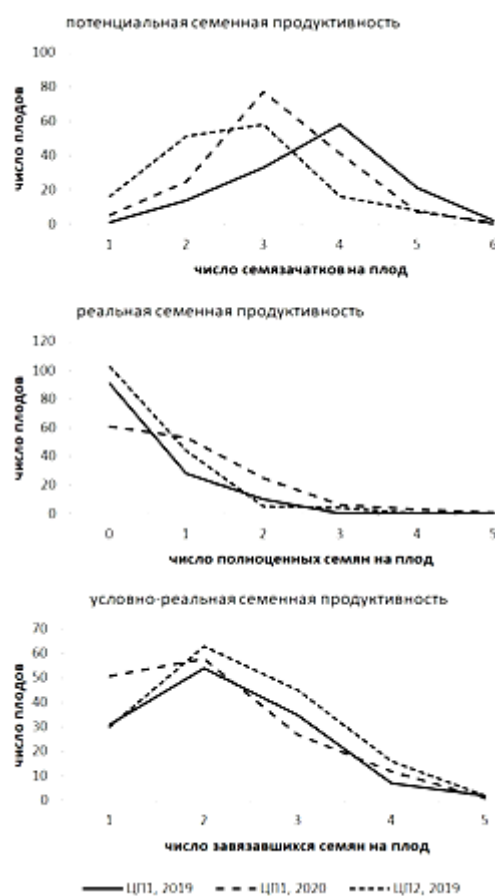


Рис. 2. Структура семенной продуктивности *H. grandiflorum* в расчёте на плод

[*H. grandiflorum* seed productivity structure per one fruit]

минации растений ранних прегенеративных стадий. В условиях незначительной антропопрессии структурные характеристики и онтогенетический состав ценопопуляций приближаются к оптимальным.

Семенная продуктивность *H. grandiflorum* в расчёте на плод в изученных ценопопуляциях в целом очень низка и подвержена погодичным колебаниям, при этом среднее число генеративных единиц на растение больше, чем наблюдается в средневожских популяциях вида. Фактическую семенную продуктивность в расчёте на особь можно расценивать как удовлетворительную.

Состояние большинства обследованных популяций центральных и западных районов Ростовской обл. стабильно и не вызывает опасений, тогда как численность и воспроизводство ценопопуляций у юго-восточной границы распространения вида лимитируется уровнем антропогенной нагрузки на экотоп. Результаты исследования подтверждают соответствие категории редкости *Hedysarum grandiflorum*, принятой в действующем издании Красной книги Ростовской области, текущему состоянию популяций вида в пределах региона.

Список источников

1. Абрамова Л.М., Каримова О.А., Мустафина А.Н. Структура ценопопуляций редкого вида *Hedysarum grandiflorum* Pall. в петрофитных степях Предуралья // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: материалы VI Всерос. конф. Йошкар-Ола, 2015. С. 136–138.
2. Абрамова Л.М. и др. Структура и состояние популяций трёх редких видов рода *Hedysarum* (*Fabaceae*) на Южном Урале // Ботанический журнал. 2019. Т. 104, № 5. С. 729–740.
3. Ахметова А.Ш., Зарипова А.А. Размножение видов рода *Hedysarum* L. *in vitro*. // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: материалы V Междунар. науч. конф. Йошкар-Ола, 2013. Ч. I. С. 227–230.
4. Бакташева Н.М. Копеечник крупноцветковый *Hedysarum grandiflorum* Pall. // Красная книга Республики Калмыкия. Элиста: Джангар, 2014. Т. 2. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения растения и грибы. С. 130.
5. Вайнагий И.В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Ботанический журнал. 1974. Т. 59, вып. 6. С. 826–831.
6. Васильева Л.И. Род Копеечник – *Hedysarum* L. // Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1987. Т. 7. С. 87–93.
7. Дёмина О.Н., Никитина С.В. Копеечник крупноцветковый *Hedysarum grandiflorum* Pall. // Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). М.: Т-во науч. изд. КМК, 2008. С. 240–241.
8. Животовский Л.А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.
9. Жукова Л.А. Динамика ценопопуляций луговых растений в естественных фитоценозах // Динамика популяций травянистых растений. Киев: Наукова думка, 1987. С. 9–19.
10. Жукова Л.А., Полянская Т.А. О некоторых подходах к прогнозированию перспектив развития ценопопуляций растений // Вестник Тверского государственного университета. Сер. Биология и экология. 2013. Вып. 32, № 31. С. 160–171.
11. Ильина В.Н. Жизненность и виталитетная структура ценопопуляций *Hedysarum grandiflorum* Pall. и *H. rasoumovianum* Fisch. et Helm в Самарской области // Самарская Лука: Бюл. 2005. № 16. С. 179–186.
12. Ильина В.Н. Онтогенез копеечника крупноцветкового (*Hedysarum grandiflorum* Pall.) // Онтогенетический атлас растений. Йошкар-Ола: МарГУ, 2007. Т. 5. С. 126–132.
13. Ильина В.Н. Особенности погодичной и сезонной динамики онтогенетической структуры популяций копеечника крупноцветкового // Раритеты флоры Волжского бассейна: докл. участников II Рос. науч. конф. Тольятти: Кассандра, 2012. С. 109–110.
14. Ильина В.Н. О биоэкологических особенностях копеечника крупноцветкового (*Hedysarum grandiflorum* Pall., *Fabaceae*) в Самарской области // Самарский научный вестник. 2013а. № 4(5). С. 78–80.
15. Ильина В.Н. Перспективы интродукции некоторых видов семейства бобовые в связи с особенностями начальных периодов онтогенеза // Самарский научный вестник. 2013б. № 3(4). С. 44–47.
16. Ильина В.Н. Структура и состояние популяций средневожских видов рода *Hedysarum* L. (*Fabaceae*) // Самарский научный вестник. 2014. № 2(7). С. 37–40.
17. Ильина В.Н. Изменения базовых онтогенетических спектров популяций некоторых редких видов растений Самарской области при антропогенной нагрузке на местообитания // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2015. Т. 24, № 3. С. 144–170.
18. Ильина В.Н. Онтогенетическая структура и типы ценопопуляций копеечника крупноцветкового (*Hedysarum grandiflorum* Pall.) в бассейне Средней Волги // Весці Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі. Серыя біялагічных навук. (Известия Национальной академии наук Беларуси. Сер. Биол. науки). 2019. Т. 64, № 3. С. 302–310.
19. Ильина В.Н. и др. Копеечник крупноцветковый *Hedysarum grandiflorum* Pall. // Красная книга Самарской области. Самара, 2017. Т. 1. Редкие виды растений и грибов. С. 121.
20. Ильина В.Н., Атаджанов И.Р., Власенко Н.В. Об онтогенетических консорциях *Hedysarum grandiflorum* на особо охраняемых природных территориях Самарской области // Самарская Лука: проблемы

региональной и глобальной экологии. 2021. Т. 30, № 2. С. 59–60.

21. Князев М.С. Бобовые (*Fabaceae* Lindl.) Урала: видообразование, географическое распространение, эколого-исторические свиты: дис. ... д-ра биол. наук. Екатеринбург, 2014. Т. 1. 144 с.

22. Кузнецова М.Н. Семенное воспроизведение Копеечника крупноцветкового (*Hedysarum grandiflorum* Pall.) // Современные проблемы морфологии и репродуктивной биологии семенных растений: материалы междунар. конф. Ульяновск, 2008. С. 75–84.

23. Лаврентьев М.В. Характеристика репродуктивных особенностей *Hedysarum grandiflorum* (Fabaceae) в южной части Приволжской возвышенности // Бюллетень Бот. сада Саратов. гос. ун-та. 2016. Т. 14, вып. 2. С. 35–43.

24. Лаврентьев М.В. Особенности охраны *Hedysarum grandiflorum* Pall. // Экобиотех. 2019, Т. 2, № 4. С. 515–519.

25. Лаврентьев М.В., Болдырев В.А. Характеристика местообитаний и адаптации к ним *Hedysarum grandiflorum* Pall. (Fabaceae, Dicotyledones) в южной части Приволжской возвышенности // Поволжский экологический журнал. 2017. № 1. С. 54–61.

26. Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высш. шк., 1990. 350 с.

27. Малаева Е.В. Изучение особенностей микроклонального размножения некоторых видов редких растений // Актуальные вопросы теории и практики биологического образования: материалы 10 всерос. науч.-практ. конф. М.: Планета, 2016. С. 93–95.

28. Мулдашев А.А., Маслова Н.В., Галеева А.Х. Копеечник крупноцветковый *Hedysarum grandiflorum* Pall. // Красная книга Республики Башкортостан. Уфа: МедиаПринт, 2011. Т. 1. Растения и грибы. С. 153.

29. Мулдашев А.А. и др. Создание искусственных популяций редких видов рода *Hedysarum* L. (Fabaceae) в Республике Башкортостан // Известия Самарского научного центра РАН. 2012. Т. 14, № 1(7). С. 1791–1795.

30. Мулдашев А.А. и др. Характеристика возрастного состава популяций *Hedysarum grandiflorum* Pall. (Fabaceae) в Башкирском Предуралье // Вестник Оренбургского государственного университета. 2013. № 10(159). С. 198–201.

31. Новикова Л.А. Копеечник крупноцветковый *Hedysarum grandiflorum* Pall. // Красная книга Пензенской области. Пенза, 2013. Т. 1. Грибы, лишайники, мхи, сосудистые растения. С. 124.

32. Супрун Н.А. Структура популяций *Hedysarum grandiflorum* Pall. в Волгоградской области // Известия Самарского научного центра РАН. 2013. Т. 15, № 3(1). С. 346–351.

33. Супрун Н.А. Копеечники (*Hedysarum* L.) Нижнего Поволжья: изменчивость и систематика: дис. ... канд. биол. наук. М., 2014. 160 с.

34. Супрун Н.А. Копеечник крупноцветковый *Hedysarum grandiflorum* Pall. // Красная книга Волгоградской обл. Воронеж: Издат-Принт, 2017. Т. 2. Растения и другие организмы. С. 136.

35. Супрун Н.А., Малаева Е.В., Шумихин С.А. Особенности семенного размножения *Hedysarum grandiflorum* Pall. *ex situ* и *in vitro* // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2020. Вып. 4. С. 286–293.

36. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов // Биологические науки. 1975. № 2. С. 7–34.

37. Фардеева М.Б., Зарипова А.М. Состояние популяций *Hedysarum grandiflorum* Pall. и *Oxytropis hippolyti* Boriss. на границе ареала // Систематические и флористические исследования Северной Евразии: материалы II междунар. конф. М., 2018. С. 80–84.

38. Шайхутдинова Г.А. Копеечник крупноцветковый *Hedysarum grandiflorum* Pall. // Красная книга Республики Татарстан (животные, растения, грибы). Казань: Идел-Пресс, 2016. С. 388–389.

39. Шишлова Ж.Н., Шмараева А.Н. Копеечник крупноцветковый *Hedysarum grandiflorum* Pall. // Красная книга Ростовской области. Ростов-на-Дону, 2014. Т. 2. Растения и грибы. С. 196.

40. Maslova N.V., Muldashev A.A., Elizaryeva O.A. Creating Rare Species Artificial Populations of the Genus *Hedysarum* L. (Fabaceae) // IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science. 2019. P. 022200.

References

1. Abramova L.M., Karimova O.A., Mustafina A.N. [Structure of rare species *Hedysarum grandiflorum* Pall. coenopopulations in Pre-Ural petrophytic steppes]. *Principy i sposoby sochranenija bioraznoobrazija* [Principles and methods of biodiversity conservations: Proceedings of the 6-th All-Russian conference with international participation]. Yoşkar-Ola, 2015, pp. 136–138. (In Russ.).

2. Abramova L.M., Mustafina A.N., Karimova O.A., Şigapov Z.Kh. [Population structure and state of three rare *Hedysarum* species (Fabaceae) on the Southern Ural]. *Botaniĉeskij žurnal*. V. 104, No 5 (2019): pp. 729–740. (In Russ.).

3. Akhmetova A.Sh., Zaripova A.A. [In vitro *Hedysarum* L. species propagation]. *Prinstipy i sposoby sokhranenia bioraznoobrazija* [Principles and methods of biodiversity conservations: Proceedings of the 5-th International conference]. Yoşkar-Ola, 2013, part 1, pp. 227–230. (In Russ.).

4. Baktasheva N.M. [*Hedysarum grandiflorum* Pall.]. *Krasnaja kniga Respubliki Kalmykija* [Red Book of Kalmykia Republic. V 2. Rare and endangered plants and fungi]. Elista, Džangar Publ., 2014, p. 130. (In Russ.).

5. Vaynagiy I.V. [To the technique for the plant seed productivity research]. *Botaničeskij žurnal*. V. 59, No 6 (1974): pp. 826-831. (In Russ.).
6. Vassilyeva L.I. [Genus *Hedysarum* L.]. *Flora evropejskoj časti SSSR* [Flora of the European part of USSR]. Leningrad, 1987, V. 6: pp. 87-93. (In Russ.).
7. Dyomina O.N., Nikitina S.V. [*Hedysarum grandiflorum* Pall.]. *Krasnaja kniga Rossijskoj Federacii (rastenija i griby)* [Red Book of Russian Federation (plants and fungi)]. Moscow, 2008, pp. 240-241. (In Russ.).
8. Životovskiy L.A. [Ontogenetic states, effective density, and classification plant populations]. *Ekologija*. No 1 (2001): pp. 3-7. (In Russ.).
9. Žukova L.A. [Coenopopulation dynamics of meadow plants in natural phytocoenoses]. *Dinamika populjacij travjanistych rastenij* [Population dynamics of herbal plants]. Kiev, Naukova dumka Publ., 1987. pp. 9-19. (In Russ.).
10. Žukova L.A., Pol'anskaya T.A. [About some approaches to forecasting of plant coenopopulations development prospects]. *Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya Biologija i ekologija*. V 32, N 31 (2013): pp. 160-171. (In Russ.).
11. Ilyina V.N. [Vitality condition and vitality structure of *Hedysarum grandiflorum* Pall. and *H. rasoumovianum* Fisch. coenopopulations in Samara Region]. *Samarskaja Luka. Bull.* No. 16 (2005): pp. 179-186. (In Russ.).
12. Ilyina V.N. [Ontogenesis of *Hedysarum grandiflorum* Pall.]. *Ontogenetičeskij atlas rastenij. T. 5*. [Atlas of plant ontogenesis. V. 5]. Yoškar-Ola, 2007, pp. 126-132. (In Russ.).
13. Ilyina V.N. [Characteristic features of seasonal and year-to-year dynamics of *Hedysarum grandiflorum* populations ontogenetic structure]. *Rariteti flory Volžskogo bassejna* [Rarities of Volga basin flora: reports of participants of 2-nd Russian scientific conference]. Togliatti, 2012, pp. 109-110. (In Russ.).
14. Ilyina V.N. [On the biological and ecological features of *Hedysarum grandiflorum* Pall. (Fabaceae) in Samara Region]. *Samarskij naučnyj vestnik*. No 4(5) (2013a): pp. 78-80. (In Russ.).
15. Ilyina V.N. [Perspectives of some *Fabaceae* species introduction in the connection with the features of their ontogenesis initial stages]. *Samarskij naučnyj vestnik*. No 3(4) (2013b): pp. 44-47. (In Russ.).
16. Ilyina V.N. [Structure and population condition of the Middle Volga populations of *Hedysarum* L. (Fabaceae)]. *Samarskij naučnyj vestnik*. No 2(7) (2014): pp. 37-40. (In Russ.).
17. Ilyina V.N. [Changes of the basic ontogenetic spectra of some rare plant species of Samara Region under anthropogenic impact to their habitats]. *Samarskaja Luka: problemy regional'noj i global'noj ekologii*. V. 24, No 3 (2015): pp. 144-170. (In Russ.).
18. Ilyina V.N. [Ontogenetic structure and coenopopulation types of *Hedysarum grandiflorum* Pall. in Middle Volga basin]. *Vesci Nacyjanal'naj akademii navuk Belarusi. Seriya bijalagičnych navuk*. V. 64, No 3 (2019): pp. 302-310. (In Russ.).
19. Ilyina V.N., Mitrošenkova A.E., Saksonov S.V., Šaronova I.V. *Hedysarum grandiflorum* Pall. *Krasnaja kniga Samarskoj oblasti. T. 1. Redkie vidy rastenij i gribov* [Red Book of Samara Region. V 1. Rare species of plants and fungi]. Samara, 2017, p. 121. (In Russ.).
20. Ilyina V.N., Atadžanov I.R., Vlasenko N.V. [To ontogenetic consortia of *Hedysarum grandiflorum* in the specially protected natural areas of Samara Region]. *Samarskaja Luka: problemy regional'noj i global'noj ekologii*. V. 30, No 2 (2021): pp. 59-60. (In Russ.).
21. Knyazev M.S. *Bobovye (Fabaceae Lindl.) Urala: vidoobrazovanie, geografičeskoe rasprostranenie, ekologo-istoričeskije svity. Diss. d-ra biol. nauk*. [Fabaceae Lindl. of Urals: speciation, geographical distribution, ecological-historical species complexes. Doct. diss.]. Ekaterinburg, 2014. V. 1. 144 p. (In Russ.).
22. Kuznetsova M.N. [*Hedysarum grandiflorum* Pall. seed reproduction]. *Sovremennye pribliemy morfologii i reproduktivnoj biologii semennyh rastenij* [Modern problems of morphology and reproductive biology of seed plants: Proceedings of international conference dedicated to memory of R.E. Levina]. Ulyanovsk, 2008, pp. 75-84. (In Russ.).
23. Lavrentyev M.V. [Characteristics of reproductive features of *Hedysarum grandiflorum* (Fabaceae) in Southern part of Volga Upland]. *Bulleten' botaničeskogo sada Saratovskogo universiteta*. V. 14, No 2 (2016): pp. 35-43. (In Russ.).
24. Lavrentyev M.V. [Specificity of *Hedysarum grandiflorum* Pall. protection]. *Ekobiotech*, V. 2, No 4 (2019): pp. 515-519. (In Russ.).
25. Lavrentyev M.V., Boldyrev V.A. [Characteristics of *Hedysarum grandiflorum* Pall. (Fabaceae, Dicotyledones) habitats and its adaptations]. *Povolžskij ekologičeskij žurnal*, No 1 (2017): pp. 54-61. (In Russ.).
26. Lakin G.F. *Biometrija* [Biometrics]. Moscow, Vysšaja škola Publ., 1990. 350 p. (In Russ.).
27. Malayeva E.V. [Some rare plant species micropropagation features research]. *Aktual'nye voprosy teorii i praktiki biologičeskogo obrazovanija* [Actual problems of theory and practice of biological education: Proceedings of the 10th All-Russian scientific-practical conference]. Moscow, Planeta Publ., 2016, pp. 93-95. (In Russ.).
28. Muldashev A.A., Maslova N.V., Galeeva A.Kh. [*Hedysarum grandiflorum* Pall.]. *Krasnaja kniga Respubliki Baškortostan. T. 1: Rastenija i griby*. [Red Book of Republic Bashkortostan. V. 1: Plants and fungi]. Ufa, 2011, p. 153. (In Russ.).

29. Muldashev A.A., Elizaryeva O.A., Maslova N.V., Galeeva A.Kh. [Establishment of artificial populations of *Hedysarum L.* (Fabaceae) rare species in Republic Bashkortostan]. *Izvestija Samarskogo naučnogo centra RAN*, V. 14, No 1(7) (2012): pp. 1791-1795. (In Russ.).
30. Muldashev A.A., Maslova N.V., Elizaryeva O.A., Galeeva A.Kh. [Characteristics of *Hedysarum grandiflorum* Pall. (Fabaceae) populations age structure in Bashkir Pre-Urals]. *Vestnik Orenburgckogo gosudarstvennogo universiteta*, No 10(159) (2013): pp. 198-201. (In Russ.).
31. Novikova L.A. [*Hedysarum grandiflorum* Pall.] *Krasnaja kniga Penzenskoj oblasti. T. 1. Griby, lišajniki, mchi, sosudistyje rastenija* [Red Book of Penza Region. V. 1. Fungi, lichens, bryophytes, vascular plants]. Penza, 2013, p. 124. (In Russ.).
32. Suprun N.A. [*Hedysarum grandiflorum* Pall. population structure in Volgograd Region]. *Izvestiya Samarskogo naučnogo centra RAN*, V. 15, No 3(1) (2013): pp. 346-351. (In Russ.).
33. Suprun N.A. *Kopečniki (Hedysarum L.) Nižnego Povolž'ja: izmenčivost' i sistematika. Diss. kand. biol. nauk.* [Hedysarum L. of Lower Volga region: variation and systematics. Cand. diss.]. Moscow, 2014. 160 p. (In Russ.).
34. Suprun N.A. [*Hedysarum grandiflorum* Pall.] *Krasnaja kniga Volgogradskoj oblasti. T. 2. Rastenija i drugie organizmy.* [Red Book of Volgograd Region. V. 2. Plants and other organisms]. Voronezh, 2017, p. 136. (In Russ.).
35. Suprun N.A., Malayeva E.V., Šumikhin S.A. [Specificity of *Hedysarum grandiflorum* Pall. ex situ and in vitro seed reproduction]. *Vestnik Permskogo universiteta. Biologiya*. Iss. 4 (2020): pp. 286-293. (In Russ.).
36. Uranov A.A. [Phytocoenopopulation age spectrum as a function of time and energetic wave processes]. *Biologičeskie nauki*. No 2 (1975): pp. 7-34. (In Russ.).
37. Fardeeva M.B., Zaripova A.M. [*Hedysarum grandiflorum* Pall. and *Oxytropis hippolyti* Boriss. population state on margins of their distribution areas]. *Sistematičeskie i florističeskie issledovanija Severnoj Evrazii* [Taxonomical and floristic research in the North Eurasia. Proceedings of 2-nd international conference (dedicated to 90th anniversary of prof. A. G. Yelenevskiy birthday)]. Moscow, 2018, pp. 80-84. (In Russ.).
38. Šaykhtudinova G.A. [*Hedysarum grandiflorum* Pall.]. *Krasnaja kniga Respubliki Tatarstan (životnyje, rastenija, griby)* [Red Book of Republic Tatarstan (plants, animals, fungi)]. Kazan', Idel-Press Publ., 2016, pp. 388-389. (In Russ.).
39. Šišlova Ž.N., Šmarayeva A.N. [*Hedysarum grandiflorum* Pall.]. *Krasnaja kniga Rostovskoj oblasti. T. 2. Rastenija i griby.* [Red Book of Rostov Region. V. 2. Plants and fungi]. Rostov-on-Don, 2014, p. 196. (In Russ.).
40. Maslova N.V., Muldashev A.A., Elizaryeva O.A. Creating Rare Species Artificial Populations of the Genus *Hedysarum L.* (Fabaceae). *IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science*. 272 (2019): pp. 022200.

Статья поступила в редакцию 20.01.2022; одобрена после рецензирования 21.02.2022; принята к публикации 14.03.2022.

The article was submitted 20.01.2022; approved after reviewing 21.02.2022; accepted for publication 14.03.2022.

Информация об авторах

Т. А. Карасёва – канд. биол. наук, доцент кафедры ботаники;
 О. Ю. Ермолаева – канд. биол. наук, доцент кафедры ботаники;
 С. Д. Бакулин – биолог Ботанического сада ЮФУ;
 М. Е. Пукалов – студент бакалавриата кафедры ботаники.

Information about the authors

T. A. Karasyova, candidate of biological sciences, associate professor of the Department of Botany;
 O. Yu. Ermolaeva, candidate of biological sciences, associate professor of the Department of Botany;
 S. D. Bakulin, biologist of SFU Botany Garden;
 M. E. Pukalov, bachelor student of the Department of Botany.

Вклад авторов:

Карасёва Т. А. – научное руководство; сбор исходных данных; статистическая обработка материала; написание исходного текста; итоговые выводы.
 Ермолаева О. Ю. – концепция исследования; сбор исходных данных; доработка текста; итоговые выводы.
 Бакулин С. Д. – сбор исходных данных; статистическая обработка материала.
 Пукалов М. Е. – сбор исходных данных; статистическая обработка материала.

Contribution of the authors:

Karasyova T. A. – research supervisor; primary data collection; statistical processing of the material; writing the draft; final conclusions.
 Ermolaeva O. Yu. – research concept; primary data collection; followed revision of the text; final conclusions.
 Bakulin S. D. – primary data collection; statistical processing of the material.
 Pukalov M. E. – primary data collection; statistical processing of the material.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

The authors declare no conflicts of interests.