

Сравнительная оценка популяционной стратегии *Hedysarum alpinum* L. (Fabaceae) в Байкальской Сибири

Н. А. КАРНАУХОВА¹, Д. В. САНДАНОВ²

¹ Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
E-mail: kar nauk hova-nina@rambler.ru

² Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН
670047, Улан-Удэ, ул. Сахьяновой, 6
E-mail: denis.sandanov@gmail.com

Статья поступила 15.04.2014

Принята к печати 10.11.2014

АННОТАЦИЯ

Дана оценка состояния 16 ценопопуляций *Hedysarum alpinum* Байкальской Сибири на основе изучения комплекса организменных и популяционных признаков. Выявлено, что наиболее благоприятны для этого вида условия обитания пойменных лугов, где совокупные баллы организменных и популяционных признаков достигают наибольших значений. Пессимальным состоянием, характеризующимся наименьшими значениями большинства параметров вида, отличаются ценопопуляции в зоне многолетней мерзлоты и ценопопуляции под антропогенным воздействием. Способность *H. alpinum* длительно существовать на территории за счет максимального снижения как организменных показателей особей, так и популяционных характеристик в неблагоприятных условиях имеет адаптационное значение и определяет основное интегральное свойство этого вида – толерантность.

Ключевые слова: *Hedysarum alpinum*, растительные сообщества, ценопопуляции, популяционные и организменные параметры, морфологическая поливариантность, толерантная стратегия.

Hedysarum alpinum L. (копеечник альпийский) – многолетнее травянистое растение семейства Бобовые (Fabaceae), достигающее в высоту 50–100 см, с толстым, длинным и разветвленным корнем. Это растение принадлежит к числу официальных видов как источник ксантона мангиферина, на основе которого создан противовирусный препарат “Алпизарин” [Федорова и др., 2011]. *H. alpinum* в России встречается в Арктике, на севере европейской части, в Западной и Восточной Сибири и на Дальнем Востоке. Про-

израстает на лесных и сырых лугах, в разреженных лесах, кустарниковых зарослях и по берегам рек [Флора..., 1994].

Ранее изучение основных популяционных характеристик *H. alpinum* показало, что динамика развития особей, позиция вида в фитоценозе и перспективы дальнейшего развития популяций вида нуждаются в комплексной оценке [Санданов и др., 2009].

При анализе состояния ценопопуляций, по мнению ряда исследователей, следует различать понятия индивидуального и по-

пуляционного оптимума, поскольку часто максимальные оценки для организма и популяции не совпадают, а иногда находятся в обратной зависимости [Заугольнова и др., 1993а]. На сегодняшний день различные методики позволяют выявить оптимальное, критическое и пессимальное состояние ценопопуляций растений как в естественных, так и в культурных популяциях.

У стержнекорневых растений при определении уровня жизненного состояния для онтогенетических групп введены 3–8-балльные шкалы [Воронцова и др., 1976] и изучена размерная поливариантность особей разных онтогенетических состояний. Полученные данные позволяют сравнивать мощность ценопопуляций в различных экологических условиях [Снаговская, 1966; Воронцова, 1967]. Для диагностики состояния ценопопуляций мы использовали методику Л. Б. Заугольновой, которая основана на оценке организменных и популяционных признаков [Заугольнова и др., 1993а, б; Заугольнова, 1994].

Цель данной работы – оценка популяционной стратегии *H. alpinum* на основе анализа комплекса организменных и популяционных признаков и особенностей адаптации вида в различных условиях произрастания Байкальской Сибири.

Исследования проводили в 2003–2012 гг. в 16 ценопопуляциях (ЦП) *H. alpinum* в различных районах Иркутской обл., Бурятии и Забайкальского края (рис. 1). Краткая характеристика ценопопуляций приведена ниже.

ЦП 1. Забайкальский край, Нерчинско-Заводской р-н, окрестности пос. Нерчинский Завод, опушка черноберезового леса. Осоково-копеечниковый луг.

ЦП 2. Бурятия, Закаменский р-н, окрестности с. Харацай. Погремково-бобово-хвощевый пойменный луг.

ЦП 3. Бурятия, Закаменский р-н, окрестности с. Бортой, берег р. Дархинтуй, первая надпойменная терраса. Осоково-злаково-разнотравный луг.

ЦП 4. Бурятия, Закаменский р-н, окрестности с. Бортой, берег ручья возле трассы. Бобово-разнотравно-полевищевый луг.

ЦП 5. Бурятия, Закаменский р-н, окрестности с. Цакир. Закустаривающийся осоково-разнотравный луг на опушке лиственнично-березового леса.

ЦП 6. Бурятия, Баунтовский р-н, правый берег р. Большой Амалат, первая надпойменная терраса. Лиственничник с примесью березы бруснично-багульниковый.

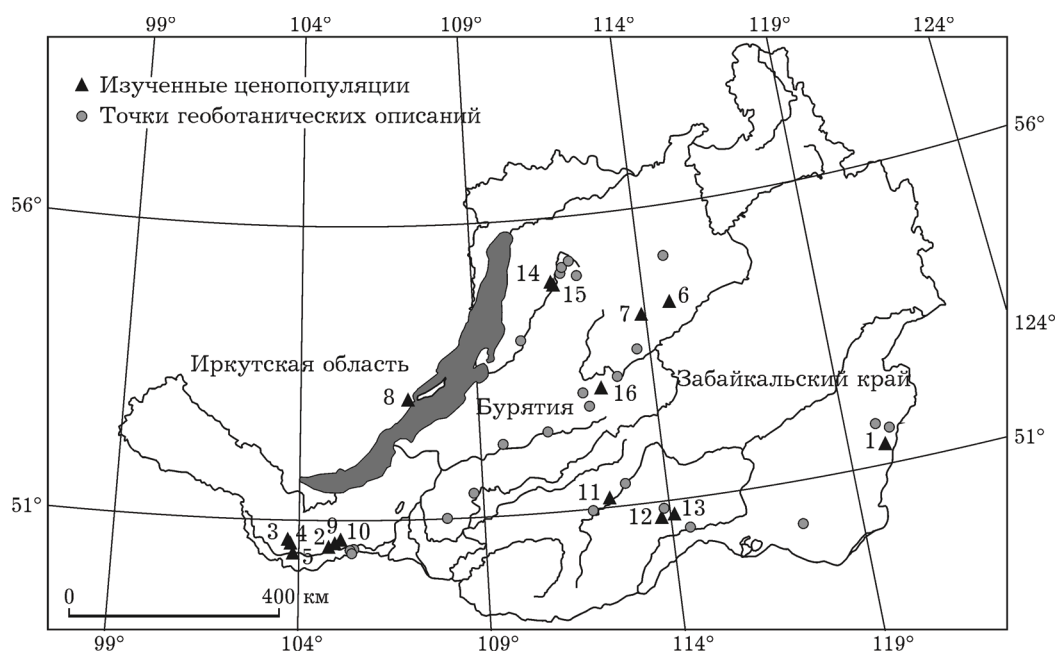


Рис. 1. Карта-схема района исследований

ЦП 7. Бурятия, Баунтовский р-н, пойма р. Бамбандо. Разнотравный пойменный луг.

ЦП 8. Иркутская обл., Ольхонский р-н, окрестности пос. Черноруд, берег ручья. Ивово-разнотравно-злаковый луг.

ЦП 9. Бурятия, Джидинский р-н, перевал Капитанка, пойма лесного ручья. Копеечничково-разнотравный луг с горцем живородящим.

ЦП 10. Бурятия, Джидинский р-н, окрестности с. Верхний Торей, прирусловая часть р. Торейка. Осоково-пырейно-разнотравный луг.

ЦП 11. Забайкальский край, Улетовский р-н, окрестности с. Доронинское. Хвощево-разнотравно-осоковый луг с ивняком и березой.

ЦП 12. Забайкальский край, Дульдургинский р-н, окрестности с. Алханай, пойма правого притока р. Иля. Пойменный осоково-разнотравный луг на опушке березово-ольхового леса.

ЦП 13. Забайкальский край, Дульдургинский р-н, окрестности с. Таптанай, пойма р. Таптанай. Пойменный осоково-копеечничково-хвощевый луг.

ЦП 14. Бурятия, Курумканский р-н, окрестности курорта Кучигер. Пойменный разнотравно-злаковый луг.

ЦП 15. Бурятия, Курумканский р-н, окрестности с. Ягдыг. Пойменный копеечничково-хвощево-разнотравный луг.

ЦП 16. Бурятия, Еравнинский р-н, окрестности оз. Исинга. Ивово-злаково-разнотравный луг.

Обработка геоботанических описаний (всего 28) проводилась с использованием программного пакета IBIS 6.2 [Зверев, 2007]. Названия растений приведены согласно Конспекту флоры Азиатской России [2012]. ДСА-ординация проводилась общепринятыми методами средствами пакета PAST 2.14 [Hammer et al., 2001]. При подсчете статусов увлажненности использовались экологические шкалы [Цаценкин и др., 1978].

Для оценки адаптивных свойств *H. alpinum* и определения реального оптимума организма и популяций вида по методу Л. Б. Заугольной [1994] определялись популяционные и организменные параметры в ценопопуляциях вида в широком диапазоне условий, охватывающем экологическую амплитуду вида и основные типы растительных со-

обществ с его участием. В качестве организменных признаков нами использованы: для оценки вегетативного роста – морфометрические показатели: высота и биомасса генеративного побега, число генеративных побегов в кусте и их разветвленность (число боковых побегов); для оценки репродуктивной функции – потенциальная семенная продуктивность, учитывающая число генеративных побегов на особь, число соцветий, число цветков в соцветии и число семязачатков [Вайнагий, 1974]. Размерную поливариантность *H. alpinum* в различных условиях произрастания изучали по средним показателям особей среднеговозрастного генеративного состояния, которое продолжается у этого вида с 8–10 до 20 и более лет. Среди популяционных параметров учитывались (%): проективное покрытие вида, доля прегенеративных и генеративных растений. Экологическая плотность (экз. на м²) рассчитывалась, исходя из численности особей на единицу обитаемого пространства [Одум, 1986]. Эффективная плотность (M_e) каждой ЦП *H. alpinum* определялась как сумма эффективностей растений разных онтогенетических состояний на единице площади [Животовский, 2001], выраженная в долях от энергетической эффективности среднеговозрастных растений этих популяций: $M_e = \omega \cdot M$ (произведение индекса эффективности на ее физическую плотность). В дальнейшем каждый признак оценивался с помощью балловой шкалы. Для оценки состояния диапазон каждого признака разбивался на пять классов с одинаковым объемом по равномерной шкале, затем каждому классу присваивался балл: наименьший балл соответствовал наименьшим показателям. Положение каждой исследованной ЦП оценивалось в баллах соответственно величине каждого признака.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Для определения экологических факторов, отвечающих за формирование структуры растительных сообществ и флористических различий между ними, проведена ДСА-ординация имеющихся описаний. Первую группу (левая часть ординационной схемы) формируют ивово-разнотравные луговые сооб-

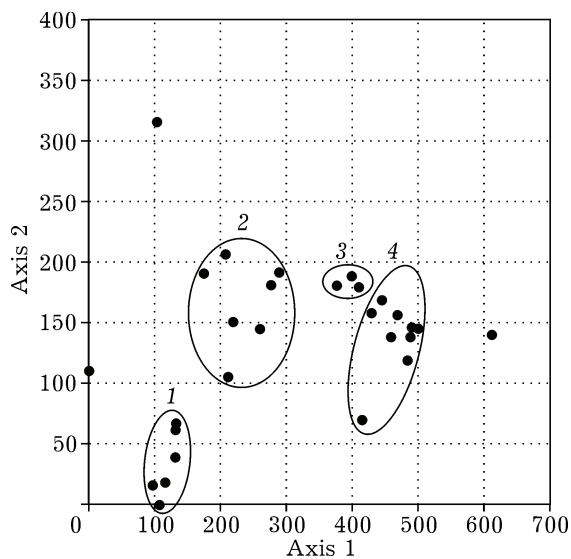


Рис. 2. Результаты DCA-ординации сообществ с участием *Hedysarum alpinum*.

1 – ивово-разнотравные луговые сообщества (ЦП 1, 5, 8, 11, 12, 16); 2 – пойменные злаково-осоково-разнотравные луга (ЦП 2, 3, 4, 7, 10, 13, 14); 3 – ерники осоково-разнотравные; 4 – лиственничные леса (ЦП 6, 7, 9, 15)

щества с оптимумом увлажнения 63,9 (рис. 2). Кустарниковый ярус формируют разные виды ив: *Salix kochiana* Trautv., *S. rhamnifolia* Pall., *S. bebbiana* Sarg., *S. rosmarinifolia* L. В травяном ярусе доминируют *Sanguisorba officinalis* L., *Kobresia myosuroides* (Vill.) Fiori, *Thalictrum simplex* L., *Equisetum palustre* L., *Artemisia laciniata* Willd. и др. Проективное покрытие *H. alpinum* составляет 2–5 %. Вторая группа включает в себя пойменные злаково-осоково-разнотравные луга (оптимум увлажнения 66,7). Кустарниковый ярус слабо выражен, редко встречаются *Salix kochiana* и *S. rhamnifolia*. В травяном ярусе доминируют *Carex appendiculata* (Trautv. et C. A. Mey.) Kük., *C. delicata* C. B. Clarke, *Elymus confusus* (Roshev.) Tzvelev, *Trisetum sibiricum* Rupr., *Seseli condensatum* (L.) Reichenb. f., *Artemisia intergrifolia* L., *Geranium wlassovianum* Fisch. ex Link, *Sanguisorba officinalis*, *Thalictrum petaloideum* L. и др. Проективное покрытие *H. alpinum* колеблется от 3 до 25 %. В третью группу входят ерники осоково-разнотравные (оптимум увлажнения 67,3). Доминирует *Betula fruticosa* Pall. В травостое обильны *Carex media* R. Br., *C. pallida* C. A. Mey., *Saussurea parviflora* (Poir.) DC.,

Dasiphora fruticosa (L.) Rydb., *Trollius vicarius* Sipliv. и др. Проективное покрытие *H. alpinum* – менее 1 %. Основу четвертой группы (правая часть ординационной схемы) формируют лиственничные леса из *Larix dahurica* Lawson с примесью *Betula platyphylla* Sukacz (оптимум увлажнения 66,9). Кустарниковый ярус представлен *Salix abscondita* Laksch., *S. pyrolifolia* Ledeb., *S. bebbiana* и *S. rhamnifolia*. В травяном ярусе доминируют *Artemisia tanacetifolia* L., *Fragaria orientalis* Losinsk., *Geranium wlassovianum*, *Equisetum pratense*, *Carex pallida*, *C. amgunensis* Fr. Schmidt. Проективное покрытие *H. alpinum* – менее 1 %.

На ординационной схеме также отображены наиболее редкие варианты сообществ с участием *H. alpinum*: лиственничник с осинной рододендроновый разнотравный, вероятно, постпирогенное сообщество (правый край схемы). Нижний левый угол схемы представлен более теплым остепненным вариантом лугового сообщества, что индицируется участием таких видов, как *Poa transbaicalica* Roshev., *Artemisia commutata* Bess., *Koeleria cristata* (L.) Pers. s. str. и др. Описание в верхнем левом углу схемы является наиболее увлажненным (67,7 по шкале увлажнения). Это сырой пойменный хвощово-василистниково-разнотравный луг с редким кустарниковым ярусом из *Salix caprea* L., *S. rhamnifolia* и подростом из *Betula pendula* Roth. Наличие вышеуказанных видов в совокупности с луговым разнотравьем, как *Allium schoenoprasum* L., *Galium uliginosum* L., *Parnassia palustris* L., *Persicaria amphibia* (L.) Gray и др. показывает увлажненность местообитания.

Согласно расположению основных типов сообществ на первой оси, можно ее интерпретировать как термический градиент, теплообеспеченность уменьшается от ивовых лугов к лиственничным лесам (в этом же направлении увеличивается северная широта сообществ). Вторая ось варьирования, по-видимому, связана с гидрологическим режимом почв. Ивово-разнотравные луга (1) являются наиболее теплыми и наименее влажными сообществами по сравнению с остальными луговыми и лесными. При довольно узком диапазоне варьирования сообществ по увлажнению (ступени 62–68 по экологическим шкалам) термический градиент становится веду-

щим фактором в экологии сообществ. Анализ геоботанических описаний показывает, что наибольшее доминирование *H. alpinum* наблюдается в условиях пойменных лугов. В условиях несколько меньшей увлажненности местообитаний (ивово-разнотравные луговые сообщества) вид также может занимать устойчивую позицию в фитоценозе. Однако в более холодных условиях (ерники и лиственничники в северных районах Бурятии) обилие вида незначительно.

Hedysarum alpinum – длинностержнекорневой с многоглавым каудексом базисимподиальный травянистый поликарпик с монокарпическими побегами удлиненного типа. Вид вегетативно неподвижен, размножение осуществляется только семенным путем. Онтогенез особей *H. alpinum* простой, полный; длительность его составляет около 40–50 лет. В структурных изменениях особей в ходе онтогенеза в различных условиях произрастания прослеживаются четыре фазы морфогенеза: 1) первичный побег, развитие которого начинается с момента формирования проростка и заканчивается прекращением меристематической деятельности его конуса нарастания; 2) главная ось – симподиально нарастающая серия побегов замещения с единственной функционирующей точкой роста; 3) первичный куст – система побегов, формирующаяся в результате ветвления первичного побега в базальной части; 4) рыхлый куст – система побегов, образованная многократным ветвлением первичного побега [Карнаухова, 2012].

В имматурном или виргинильном онтогенетических состояниях формируются стержнекорневые кустистые растения с многоглавым каудексом. Иногда, в крайних условиях обитания, у *H. alpinum*: в ювенильном, имматурном и виргинильном онтогенетических состояниях растения имеют одноглавый каудекс, а ветвление в базальной части начинается только в молодом генеративном состоянии. Средневозрастные растения в таких случаях имеют всего 1–3 генеративных побега, как в ЦП 6 ($1,5 \pm 0,2$) и ЦП 10 ($1,2 \pm 0,3$) – это минимальные показатели для *H. alpinum* по признаку “число генеративных побегов” (табл. 1).

В результате изучения 16 ЦП *H. alpinum* в различных условиях обитания выяснилось,

Т а б л и ц а 1
Организменные и популяционные параметры *Hedysarum alpinum* в различных условиях произрастания

Признак	Ценопопуляция															
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
1 Высота генеративного побега, см	87,6	96,9	85,6	87,9	73,8	56,1	82,1	73,8	67,2	43,2	83,8	111,5	90,0	102,3	132,3	94,7
2 Число генеративных побегов, шт.	13,8	15,5	8,3	9,0	17,9	1,5	9,1	6,4	5,8	1,2	17,3	8,0	14,5	10,3	6,8	9,8
3 Число боковых побегов, шт.	5,3	7,5	4,2	4,5	6,1	1,7	3,0	6,1	3,8	1,3	8,8	0	6,6	4,6	6,7	5,8
4 ПСП, тыс. шт. на особь	28,5	104,1	29,4	17,3	42,2	0,9	8,6	9,6	5,4	0,3	35,5	7,8	38,1	44,1	23,3	35,7
5 Биомасса генеративного побега, г	16,4	17,7	11,1	9,6	8,1	3,4	5,0	7,7	11,6	10,3	14,7	12,2	11,4	40,7	35,4	12,7
6 Проективное покрытие вида, %	25	5	20	25	5	5	10	5	7	10	5	16	25	10	15	8
7 Плотность особей на 1 м ² , экз.	5,9	9,4	3,0	15,3	5,6	5,0	10,0	5,2	5,7	4,8	4,2	3,9	21,8	2,0	30,4	3,2
8 Эффективная плотность	4,1	2,3	2,1	3,5	2,7	4,5	4,4	3,1	3,3	2,6	2,8	1,6	4,6	0,7	14,9	2,6
9 Доля j-v особей, %	32,3	92,5	20,1	85,8	54,3	0	0	34,6	36,9	33,3	21,6	58,1	84,4	63,2	54,2	19,1
10 Доля g ₁ -g ₃ особей, %	54,2	7,5	73,2	12,7	34,3	100,0	100,0	50,1	47,3	41,7	69,5	37,2	15,6	21,0	44,1	80,9

П р и м е ч а н и е. ПСП – потенциальная семенная продуктивность.

Оценка величины признаков в баллах исследованных ценопопуляций *Hedysarum alpinum*

ЦП	Признаки организменные					Сумма баллов	Признаки популяционные					Сумма баллов	Общая сумма баллов
	1	2	3	4	5		6	7	8	9	10		
1	3	4	4	2	2	15	5	1	2	2	3	13	28
2	4	5	5	5	2	21	1	2	1	5	1	10	31
3	3	3	3	2	2	13	4	1	1	2	4	12	25
4	3	3	3	1	1	11	5	3	1	5	1	15	26
5	2	5	4	3	1	15	1	1	1	3	2	8	23
6	1	1	1	1	1	5	1	1	2	0	5	9	14
7	3	3	2	1	1	10	2	2	2	0	5	11	21
8	2	2	4	1	1	10	1	1	1	2	3	8	18
9	2	2	3	1	2	10	1	1	1	2	3	8	18
10	1	1	1	1	1	5	2	1	1	2	2	8	13
11	3	5	5	2	2	17	1	1	1	2	4	9	26
12	4	3	1	1	2	11	3	1	1	4	2	11	22
13	3	4	4	2	2	15	5	4	2	5	1	17	32
14	4	3	3	3	5	18	2	1	1	4	1	9	27
15	5	2	4	2	5	18	3	5	5	3	2	18	36
16	3	3	4	2	2	14	1	1	1	2	4	9	23

П р и м е ч а н и е. Нумерация признаков приведена согласно табл. 1.

что наибольшую сумму баллов по организменным признакам показали генеративные особи в ЦП 2, 14, 15 и 11 (табл. 2). Особи в ЦП 2 заняли лидирующее положение по всем организменным показателям (21 балл), а в ЦП 11 характеризовались большим числом генеративных побегов и их разветвленностью (числом боковых побегов). Большое число генеративных и боковых побегов отмечено также у особей из ЦП 1, 5, 13.

Накопление общей биомассы считается одним из самых информативных показателей жизненности растения, который должен отражать оптимальные условия произрастания растений под действием биотических и абиотических факторов окружающей среды [Заугольнова, 1994]. В ЦП 14 и 15 средневозрастные особи *H. alpinum* характеризуются самыми высокими показателями биомассы и высоты генеративного побега (см. табл. 1).

Максимальные показатели популяционных параметров оказались в ЦП 13 и 15. ЦП 13 характеризовалась высокими баллами участия *H. alpinum* в сообществе и долей прегенеративных растений, а ЦП 15 – высокими показателями экологической (экз./м²) и эффективной плотности. Фракция особей прегенеративного состояния также высока в ЦП 2, 4, 12 и 14. Все перечисленные ЦП на-

ходятся в пойменных местообитаниях, благоприятных для появления и выживания зачатков *H. alpinum*. Ранее нами отмечалось, что для изучаемого вида в условиях увлажненных местообитаний наблюдается преобладание особей прегенеративного периода [Санданов и др., 2009].

Как отмечает Л. Б. Заугольнова [1985, 1994], в каждой конкретной ценопопуляции дилемма между поддержанием численности и созданием биомассы решается по-разному. Поэтому в качестве оптимального состояния лучше рассматривать увеличение обоих показателей. Наиболее высокие суммарные показатели организменных и популяционных признаков (см. табл. 2) оказались в ЦП 2, 13 и 15 (31–36 баллов). При этом в ЦП 2 наблюдались высокие показатели по четырем организменным признакам и только по одному популяционному показателю, а в ЦП 13 и ЦП 15 баллы разделились поровну. Высокие суммарные показатели (28–25 баллов) также отмечены для ЦП 1, 3, 4, 11 и 14.

В составе закустаренных лугов с меньшим обилием *H. alpinum* в фитоценозе в ЦП 5, 12, 16 набрано по 22–23 балла. В ЦП 12 наблюдалось равное распределение баллов, а в ЦП 5 и ЦП 16 выявлены низкие баллы популяционных показателей в совокупности со

средними параметрами организменных признаков (см. табл. 2). По-видимому, при условиях увлажнения, меньших относительно оптимума вида, особи могут характеризоваться неплохими показателями жизненного состояния.

Минимальная сумма баллов (14 и 13) выявлена в ЦП 6 и 10 с низкими организменными (5 баллов) и популяционными (9 и 8 баллов) показателями. В этих местообитаниях особи отличаются минимальной мощностью (см. табл. 1). Мы предполагаем, что эти ЦП находятся в пессимальном состоянии. В ЦП 6 и 7 это связано с влиянием многолетней мерзлоты на севере Бурятии, а в ЦП 10 – с антропогенным воздействием, которое характерно для ЦП 8, 9 и 10 (выпас скота, сенокосение, периодические пожары), что в целом сказывается на снижении организменных и популяционных признаков. Вероятно, внутривидовая регуляция *H. alpinum* в неблагоприятных условиях произрастания осуществляется за счет снижения потребления ресурсов среды (уменьшения биомассы, семенной продуктивности и других показателей), когда в онтогенетической структуре ЦП сохраняются генеративные особи с пониженным уровнем жизнеспособности как более адаптированные к регулярно повторяющимся стрессовым воздействиям. В пессимальных ЦП 6 и 10 отмечены все минимальные организменные показатели для *H. alpinum* (1 балл), в том числе по признаку “число генеративных побегов на особь” (1,2–1,5 шт./особь). Таким образом, способность *H. alpinum* длительно существовать на территории за счет максимального снижения жизнеспособности особей определяет основное интегральное свойство этого вида как толерантность.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ состояния ценопопуляций *Hedysarum alpinum* показал, что наиболее благоприятны для этого вида условия обитания пойменных лугов. В данных сообществах вид характеризуется высоким проективным покрытием, а суммы баллов организменных и популяционных признаков колеблются от средних до высоких. При условиях увлажнения, меньших относительно оптимума вида

(ивово-разнотравные луговые сообщества), особи *H. alpinum* могут характеризоваться достаточно высокими показателями численности и биомассы генеративных побегов и потенциальной семенной продуктивности. Пессимальным состоянием, характеризующимся наименьшими значениями большинства параметров вида, отличаются ценопопуляции, находящиеся в зоне многолетней мерзлоты и в условиях антропогенного воздействия. Внутривидовая регуляция толерантного вида *H. alpinum* в неблагоприятных условиях произрастания осуществляется благодаря снижению потребления ресурсов среды. Это происходит за счет сохранения в онтогенетической структуре генеративных особей с пониженным уровнем жизнеспособности.

Авторы выражают искреннюю благодарность канд. биол. наук И. Ю. Селютинной за помощь в работе, а также канд. биол. наук Л. В. Кривобокову и канд. биол. наук О. А. Аненхонову за предоставленные геоботанические описания.

ЛИТЕРАТУРА

- Вайнагий И. В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Ботан. журн. 1974. Т. 59, № 6. С. 826–931.
- Воронцова Л. И. Изменения жизненного состояния эдификаторов растительного покрова южной полупустыни под влиянием экологических условий // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М.: Наука, 1967. С. 132–145.
- Воронцова Л. И., Гатцук Л. Б., Ермакова И. М. Жизнеспособность особей в ценопопуляциях // Ценопопуляции растений (основные понятия и термины). М.: Наука, 1976. С. 44–61.
- Заугольнова Л. Б. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1994. 70 с.
- Заугольнова Л. Б. Понятия оптимумов у растений // Журн. общ. биологии. 1985. Т. 46, №4. С. 444–452.
- Заугольнова Л. Б., Денисова Л. В., Никитина С. В. Принципы и методы оценки состояния популяций // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1993а. Т. 98, вып. 5. С. 100–106.
- Заугольнова Л. Б., Смирнова О. В., Комаров А. С., Ханина Л. Г. Мониторинг фитопопуляций // Успехи совр. биологии. 1993б. Т. 113, вып. 4. С. 410–414.
- Зверев А. А. Информационные технологии в исследованиях растительного покрова: учеб. пособие. Томск: Федеральное агентство по образованию, Том. гос. ун-т, 2007. 304 с.
- Животовский Л. А. Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация популяций // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.
- Карнаухова Н. А. Жизненные формы видов рода *Hedysarum* L. Южной Сибири в природе и при интродукции // Актуальные проблемы современной

- биоморфологии / под ред. Н. П. Савиных. Киров: ООО "Радуга-ПРЕСС", 2012. С. 122–130.
- Конспект флоры Азиатской России: Сосудистые растения / Л. И. Малышев [и др.]; под ред. К. С. Байкова. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2012. 640 с.
- Одум Ю. Экология. М.: Мир. 1986. Т. 2. 209 с.
- Санданов Д. В., Карнаухова Н. А., Селютина И. Ю. Состояние ценопопуляций *Hedysarum alpinum* (Fabaceae) в Восточной Сибири // Раст. рес. 2009. Т. 45, вып. 1. С. 48–55.
- Снаговская М. С. Сравнительная характеристика популяций *Medicago falcata* L. в различных экологических условиях // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1966. Т. 71, вып. 4. С. 51–59.
- Федорова Ю. С., Сухих А. С., Кузнецов П. В. Ключевые биологические активные вещества на основе растений рода Копеечник // Сорбционные и хроматографические процессы. 2011. Т. 11, вып. 5. С. 708–713.
- Флора Сибири. Т. 9: Fabaceae (Leguminosae). Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1994. 280 с.
- Цаценкин И. А., Савченко И. В., Дмитриева С. И. Методические указания по экологической оценке кормовых угодий тундровой и лесной зон Сибири и Дальнего Востока по растительному покрову. М., 1978. 301 с.
- Hammer III., Harpe D. A. T., Ryan P. D. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis // Palaeontologia Electronica. 2001. Vol. 4, N 1. 9 p.

Comparative Assessment of the Population Strategy of *Hedysarum alpinum* L. (Fabaceae) on the Territory near Lake Baikal

N. A. KARNAUKHOVA¹, D. V. SANDANOV²

¹ Central Siberian Botanical Garden SB RAS
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101
E-mail: karnaukhova-nina@rambler.ru

² Institute of General and Experimental Biology SB RAS
670047, Ulan-Ude, Sakhyanovoi str., 6
E-mail: sdenis1178@mail.ru

The assessment of 16 cenopopulations of *Hedysarum alpinum* including individual and population level was conducted on the territory near Lake Baikal. Floodplain meadows proved to be the most favorable habitats for the studied species. Cenopopulations from the permafrost zone and cenopopulations under human impact were characterized by pessimal state with the lowest values of the species' parameters. The ability of *H. alpinum* to grow in unfavorable conditions by means of decreasing individual parameters and population characteristics has the adaptive significance. This ability determines the main integral property of the species which is tolerance.

Key words: *Hedysarum alpinum*, plant communities, cenopopulations, population and individual parameters, morphological plasticity, tolerance strategy.