

EDN: ZYVJLE

УДК 582.736+581.95(571.512)

Distribution and Ecological Characteristics of *Astragalus schumilovae* Polozhij (Fabaceae), a Narrowly Localized Endemic of the Southeastern Evenkia, Central Siberia

**Elena E. Timoshok^{*a}, Irina I. Gureyeva^b,
Yuliya G. Raiskaya^a and Evgeniy N. Timoshok^a**

*^aInstitute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems SB RAS
Tomsk, Russian Federation*

*^bTomsk State University
Tomsk, Russian Federation*

Received 19.12.2022, received in revised form 16.02.2023, accepted 04.04.2023

Abstract. Endemic plant species are of great scientific interest because they determine the identity of the flora. *Astragalus schumilovae* Polozhij (Fabaceae) is one of the few endemic species known in the northern floras. The work is aimed to characterize the distribution and ecological, coenotic and biological features of *A. schumilovae* based on the new data obtained in a study of the flora of the Tunguska and Chunya interfluvium. According to the data obtained, *A. schumilovae* is an endemic of south-eastern Evenkia which inhabits periodically disturbed specific ecotopes of the valleys of the Podkamennaya Tunguska, the Chunya and their tributaries – the Chamba, the Khushma, the Verkhnyaya Lakura, the Tetera, the Vanavarka, the Mutorai, the Makikta, and the Ukochit. According to its ecological confinement, *A. schumilovae* is a stenotopic floodplain species which occurs on floodplains, on sandy, pebbly-sandy, rocky sites with sparse vegetation, and in riparian meadow and forest communities. The projective cover of *A. schumilovae* in most of the examined habitats does not exceed 1–2 %. In two habitats, on the left bank of the Khushma River and on the right bank of the Verkhnyaya Lakura River at Lake Sredneye, *A. schumilovae* has a significant projective cover of 10–15 %. *A. schumilovae* is a long-rooted, monocentric, vegetatively immobile subshrub. Its cenopopulations are characterized by seed renewal exclusively. The long-term existence of cenopopulations even in the most disturbed habitats is ensured by the longevity of individuals, by their long, strong tap roots that securely hold plants and prevent them from being uprooted by ice drift, and by irregular seed reproduction, which is still sufficient for the survival of the species.

© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

* Corresponding author E-mail address: timoshokee@mail.ru

ORCID: 0000-0001-7418-6336 (Timoshok E.); 0000-0002-5397-6133 (Gureyeva I.); 0000-0002-1012-0327 (Raiskaya Y.); 0000-0002-9674-1748 (Timoshok E.)

Keywords: *Astragalus schumilovae*, endemic, distribution, ecology, life form, South-Eastern Evenki, Central Siberia.

Acknowledgements. The study was supported by the budget theme FWRG-2021–0003 (E. E. Timoshok, Yu. G. Raiskaya, E. N. Timoshok) and by the Development Program of Tomsk State University (Priority 2030) (I. I. Gureyeva).

Citation: Timoshok E. E., Gureyeva I. I., Raiskaya Yu. G., Timoshok E. N. Distribution and ecological characteristics of *Astragalus schumilovae* Polozhij (Fabaceae), a narrowly localized endemic of the southeastern Evenkia, Central Siberia. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2023, 16(2), 129–148. EDN: ZYVJLE



Распространение и экология

Astragalus schumilovae Polozhij (Fabaceae) –

узколокального эндемика Юго-Восточной Эвенкии (Средняя Сибирь)

Е. Е. Тимошок^а, И. И. Гуреева^б,
Ю. Г. Райская^а, Е. Н. Тимошок^а

^аИнститут мониторинга климатических
и экологических систем СО РАН
Российская Федерация, Томск

^бТомский государственный университет
Российская Федерация, Томск

Аннотация. Эндемичные виды растений представляют большой научный интерес, поскольку определяют самобытность флоры. Астрагал Шумиловой – *Astragalus schumilovae* Polozhij – один из немногих эндемичных видов, известных в северных флорах. Целью работы были характеристика распространения, эколого-ценотической приуроченности и эколого-биологических особенностей *A. schumilovae* на основе новых данных, полученных при исследовании флоры Тунгусско-Чунского междуречья. Согласно полученным данным *A. schumilovae* является эндемиком Юго-Восточной Эвенкии, занимающим периодически нарушаемые своеобразные экотопы долин Подкаменной Тунгуски, Чуни и их притоков – Чамбы, Хушмы, Верхней Лакуры, Тэтэрэ, Ванаварки, Муторая, Макикты и Укочита. По экологической приуроченности *A. schumilovae* пойменный стенотопный вид, обитающий на песчаных, галечниково-песчаных, каменистых участках с несформировавшейся растительностью, в луговых и лесных прирусловых сообществах в ежегодно заливаемой пойме. Проективное покрытие *A. schumilovae* в большинстве местообитаний не превышает 1–2 %, только в двух местообитаниях на левом берегу р. Хушмы и на правом берегу р. Верхняя Лакура у оз. Среднее *A. schumilovae* имеет значительное проективное покрытие – 10–15 %. *A. schumilovae* длинностержнекорневой моноцентрический вегетативно неподвижный полукустарничек, ценопопуляциям которого свойственно исключительно семенное

самоподдержание. Долговременное существование ценопопуляций, даже в наиболее нарушаемых местообитаниях, обеспечивается длительностью жизни особей, длинным, прочным стержневым корнем, надежно удерживающим растения и препятствующим их вырыванию ледоходом, нерегулярным, но достаточным для выживания семенным воспроизведением.

Ключевые слова: *Astragalus schumilovae*, эндемик, распространение, жизненная форма, Юго-Восточная Эвенкия, Средняя Сибирь.

Благодарности. Работа выполнена в рамках госбюджетной темы FWRG-2021–0003 (Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН: Е. Е. Тимошок, Ю. Г. Райская, Е. Н. Тимошок) и поддержана Программой развития Томского государственного университета (Приоритет 2030) (Томский государственный университет: И. И. Гуреева).

Цитирование: Тимошок Е. Е. Распространение и экология *Astragalus schumilovae* Polozhij (Fabaceae) – узлокального эндемика Юго-Восточной Эвенкии (Средняя Сибирь) / Е. Е. Тимошок, И. И. Гуреева, Ю. Г. Райская, Е. Н. Тимошок // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2023. 16(2). С. 129–148. EDN: ZYVJLE

Авторы посвящают эту работу памяти своих учителей, выдающихся исследователей флоры и растительности Средней Сибири, профессоров Томского государственного университета Антонины Васильевны Положий, 105-я годовщина со дня рождения которой отмечалась в 2022 г., и Людмилы Васильевны Шумиловой.

The authors dedicate this work to the memory of their teachers, the eminent researchers of the flora and vegetation of Central Siberia, Antonina Vasilievna Polozhij, whose 105th anniversary was celebrated in 2022, and Lyudmila Vasilievna Shumilova.

Введение

Одной из приоритетных задач ботаники, в связи с общей тенденцией выявления и сохранения биологического разнообразия, является изучение эндемичных видов растений, представляющих большой научный интерес для объяснения путей генезиса флоры и определяющих самобытность флоры, отграничивая ее от других. В Сибири наибольшее число эндемиков включают флоры горных систем Южной Сибири, северные территории обследованы в отношении эндемизма, как и в целом во флористическом отношении, гораздо слабее.

Астрагал Шумиловой – *Astragalus schumilovae* Polozhij (Fabaceae) – один из немногих эндемичных видов, известных в северных флорах: все местонахождения выявлены к настоящему времени только в междуречье Подкаменной Тунгуски и Чуни.

A. schumilovae (подрод *Phaca* (L.) Bunge, секция *Komaroviella* Gontsch.), описан А. В. Положий в 1955 г. (Положий, 1954; издание опубликовано в 1955 г.) по образцам, собранным Л. В. Шумиловой в июле – августе 1932 г. в бассейне р. Подкаменной Тунгуски. В качестве типа указан образец, собран-

ный 10 августа 1932 г. в дол.р. Подкаменной Тунгуски, на лугах по р. Чуне; в качестве исследованных образцов (паратипов) – экземпляры, собранные 3 июля 1932 г. в бассейне р. Подкаменной Тунгуски и 10 августа 1932 г. на лугах близ устья р. Кимчу (Положий, 1954). Во «Флоре Красноярского края» А.В. Положий (1960) привела для Ангаро-Тунгусского флористического района, кроме указанных в первоописании, еще одно местонахождение: «фактория Верхняя контора на р. Подкаменной Тунгуске, 59°40' с.ш., Л.В. Шумилова». Во «Флоре Сибири» *A. schumilovae* указан как эндемик, встречающийся на галечниках и прибрежных закустаренных лугах в Тунгусском флористическом районе Красноярского края: в *locus classicus* по р. Чуня и др. (без конкретных местонахождений) (Выдрина, 1994). В последующих флористических изданиях (Конспект..., 2005; Конспект..., 2012) вид указывается для более крупного выдела – Тунгусско-Ленского флористического района.

A. schumilovae включён в «Красную книгу Красноярского края» со статусом 3R – редкий вид, эндемик Красноярского края (Степанов, 2012, 2022) на основе образцов, хранящихся в Гербарии Томского государственного университета, указанных во «Флоре Красноярского края» (Положий, 1960), «Флоре Сибири» (Выдрина, 1994), и местообитаний, обнаруженных нами до 2008 г. (Тимошок и др., 2008): «В Эвенкии: бассейн и берега р. Подкаменной Тунгуски – р. Чуня, р. Кимчу, р. Чамба, р. Хушма» (Степанов, 2022: 208).

Целью настоящего сообщения является характеристика распространения, экологическо-ценотической приуроченности и экологическо-биологических особенностей *A. schumilovae* на основе новых данных, полученных при исследовании флоры Тунгусско-Чунского междуречья.

Район исследований, материалы и методы

Согласно современному административному делению территория исследования – междуречье Подкаменной Тунгуски и Чуни – относится к Эвенкийскому району Красноярского края и находится в его юго-восточной части. В физико-географическом отношении междуречье расположено в Ванаварской впадине, в южной части обширной Тунгусской синеклизы (Пармузин, 1964), для которой характерны многослойные отложения, сформировавшиеся в различные геологические периоды. В их структуре присутствуют ванаварская свита – светлые песчаники, глинистые сланцы, углистые глины (Обручев, 1931), вулканические отложения карбона, триаса и юры, преимущественно туфы и сибирские траппы, продукты вулканических выбросов и извержений – базальты, диабазы и др. и позднейшие осадочные отложения (Пармузин, 1964; Сапронов, Вальчак, 2003). Современный рельеф представляет собой невысокое плато, расчлененное долинами рек на отдельные плоские междуречья. Отдельные выходы трапповых тел возвышаются в виде конусообразных сопок или столовых гор высотой около 500 м над ур.м. В эпохи оледенения район находился вне области распространения ледникового покрова, но подвергался его климатическому влиянию, что обусловило формирование многолетней мерзлоты (Гросвальд, 1999; Васильев и др., 2003).

Климат района резко континентальный с большими амплитудами суточных и сезонных колебаний температуры воздуха, малым количеством атмосферных осадков (среднегодовые осадки около 390 мм) и выраженным периодом летней засухи. Среднегодовая температура составляет –6 °С. Заморозки возможны на протяжении всего лета, кроме июля; дневные температуры в середине лета

могут достигать +30 °С, зимой – опускаться до –58 °С. Снеговой покров обычно неглубокий, почвы сильно промерзают (Васильев и др., 2003; Сопин, 2008).

Реки Ванаварской впадины относятся к бассейну Подкаменной Тунгуски; их русла меандрируют, течение спокойное, однако на пересечениях рек и траппов в местах сужения русла скорость увеличивается, имеются перекаты и пороги (Пармузин, 1964). В южной части района исследования наиболее крупная река – Подкаменная Тунгуска (правый приток Енисея), ее довольно крупные правые притоки – рр. Чамба и Верхняя Лакура, и правые притоки р. Чамбы – рр. Хушма и Макикта. Северная часть района исследований ограничена рекой Чуня (правый приток р. Подкаменной Тунгуски) и ее левым притоком – рекой Кимчу. Водное питание рек смешанное: снеговое – около 70 % годового стока, дождевое – 25 % и подземное – 5 %. Такой характер питания вызывает неравномерное распределение стока по сезонам. Для рек характерны ежегодные мощные весенние половодья, когда стекает около 60 % годового стока воды. В весенние паводки вода в Подкаменной Тунгуске поднимается на 7–9 м, на ее притоках на 2–3 м (Сопин, 2008). Один раз в 2–3 года отмечаются и вызываемые сильными ливнями летние подъемы воды до 2 м и более от меженного уровня (Васильев и др., 2003); незначительно повышаться уровень воды может и во время ледостава. Средние сроки ледостава – начало октября, ледохода – 9–12 мая, период ледяного покрытия рек более 8 месяцев (Пармузин, 1964; Васильев и др., 2003). В это время развиваются зимние наледи, наструги, многослойный лед. Поймы в долинах рек развиты слабо, как правило, они представлены неширокими, сравнительно крутыми откосами – паберегами, к которым причленяются прирусловые песчано-галечные косы; в рельефе выражены

пойменные гривы и береговые прирусловые валы. В поймах рек отмечены заметные следы деятельности льда во время ледоходов: каменные мостовые, выпаханные льдом уступы высокой поймы, воздействие льдов на пойменные отложения и прибрежную растительность.

Особенностью Ванаварской впадины является преобладание среднетаежных ландшафтов, в то время как на остальной площади Тунгусской синеклизы преобладают северо-таежные (Пармузин, 1964). В прошлом на территории впадины имелось большое число озер, значительная часть которых к настоящему времени трансформировалась в болота, занимающие значительную часть водораздела Подкаменной Тунгуски и Чуни. По площади преобладают верховые болота, многие из которых являются истоками малых рек. Болота, как правило, мерзлые и имеют маломощный торфяной пласт (Шумилова, 1963; Пармузин, 1964; Васильев и др., 2003). В растительном покрове преобладают светлохвойные сосновые, сосново-лиственничные и лиственничные леса, при этом сосновые леса приурочены преимущественно к выходам туфогенных пород. Темнохвойные леса занимают незначительные площади, в основном на прирусловых валах в поймах рек или на плоских водоразделах на трапповых кряжах (Шумилова, 1963). Луга занимают очень небольшую площадь в долинах рек.

Натурные наблюдения и сбор данных проводились с 2006 по 2019 гг.: в 2007 г. в конце мая – начале июня, в остальные годы – в конце июня – середине июля при проведении лодочных (по рекам Подкаменная Тунгуска, Чамба, Хушма, протяженностью около 300 км), вездеходных (более 40 км) и пеших маршрутов, в основном на территории Государственного природного заповедника «Тунгусский» и в окрестностях с. Ванавара.

На постоянных ключевых участках в окрестностях кордонов «Чамба», «Устье Верхней Лакуры», «кордона Малина» наблюдения были неоднократными. Все образцы *A. schumilovae*, собранные за период исследований, хранятся в Гербарии им. П. Н. Крылова (ТК) Томского государственного университета.

Для оценки местообитаний и амплитуды толерантности *A. schumilovae* по важнейшим абиотическим факторам – увлажнению и активному богатству почв – использованы полные геоботанические описания, выполненные в местообитаниях в долинах рр. Подкаменной Тунгуски, Чамбы, Хушмы, Верхней Лакуры. Участие видов в ценозах оценивалось по проективному покрытию, выраженному в процентах; кроме того, оценивались общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса (ОПП, в %) и сомкнутость крон древесного яруса (СК, в долях от 1). Геоботанические описания обработаны с помощью программно-информационного обеспечения исследований растительного покрова IBIS (Зверев, 2007), базирующегося на стандартных экологических шкалах Раменского – Цаценкина (увлажнения, активного богатства и засоленности почв) (Раменский и др., 1956; Цаценкин, 1967), и на этой основе определена экологическая группа по увлажнению и тропности (Прокопьев, 2001).

Для определения жизненной формы и признаков онтогенетических состояний особи выкапывали полностью. Поскольку вид является редким и эндемичным, выкапывали единичные особи в тех местах, где вид был обильным. При определении жизненной формы обращали внимание на многолетние органы, степень одревеснения побегов, наличие и расположение почек возобновления. Онтогенетическая структура ценопопуляции была выявлена только в одном местообитании в окрестностях кордона Малина. При опре-

делении онтогенетического состояния особи не выкапывали полностью, онтогенетическое состояние определяли на основе признаков надземных органов, выявленных на полностью выкопанных особях.

Результаты и обсуждение

Astragalus schumilovae признается в таксономических базах как принятый вид (WFO, <http://www.worldfloraonline.org/search?query=Astragalus+schumilovae>) с естественным ареалом в Сибири (POWO, <https://powo.science.kew.org/taxon/479713-1>) или в Красноярском крае (Tropicos, <http://legacy.tropicos.org/Name/13039383>). POWO, опираясь на работу «Legumes of Northern Eurasia» (Yakovlev et al., 1996), указывает ареал в пределах современных Республики Алтай, Красноярского края и Иркутской области; в самой этой работе ареал указан как «Russia – Siberia (Gorno-Altai, Evenki, Irkutsk)» (с. 174). В свою очередь, авторы сводки по бобовым Северной Евразии ссылаются на обработки бобовых для «Флоры Красноярского края» (Положий, 1960) и «Флоры Сибири» (Выдрина, 1994). При этом автор вида, А. В. Положий, приводила для него распространение только в пределах Эвенкии (Положий, 1954, 1960), а С. Н. Выдрина (1994: 36) указала распространение в пределах Тунгусского флористического района Красноярского края со ссылкой на «классическое местонахождение и др.». Очевидно, такие расхождения в определении ареала произошли из-за того, что в своей обработке С. Н. Выдрина (1994: 36) сделала примечание следующего содержания: «В лесном поясе на Алтае (гора Талдуаир), в Иркутской обл. (д. Черепаниха), на Хамар-Дабане (р. Мишиха), в Якутии (с. Колымское) встречаются формы, габитусом сходные с *A. schumilovae*, но корреляции между размерами листочков, величиной чашечки и длиной зубцов не про-

слеживается». Указанные в этом примечании образцы не были определены автором обработки как *A. schumilovae*, поэтому оснований для расширения ареала за пределы Эвенкии нет. В «Красной книге Красноярского края» Н.В. Степанов (2022: 208) указывает распространение этого вида только в Эвенкии, заметив, что он «за пределами Красноярского края не известен».

До представленных здесь новых данных в Гербарии им. П.Н. Крылова (ТК) хранилось 16 образцов *A. schumilovae*, 6 из которых представляют собой типовые, собранные Л.В. Шумиловой в 1932 г. (Гуреева, Балашова, 2011), а 10 образцов являются сборами других коллекторов, сделанными в 1970–1980-е годы. С 2006 по 2019 гг. авторами статьи было собрано еще 25 образцов этого вида, в основном по рекам Подкаменная Тунгуска, Чамба, Хушма и Верхняя Лакура (рис. 1), часть

из них была упомянута в работе Е.Е. Тимошок и др. (2008). Всего в ТК в настоящее время хранится 41 образец *A. schumilovae* (табл. 1).

Как показывает анализ эколого-ценотической приуроченности, *A. schumilovae* встречается в высотном диапазоне 239–377 м над ур.м., в узкой полосе по берегам рек Подкаменная Тунгуска, Чуня, Чамба, Хушма, Верхняя Лакура, Макикта, Тэтэрэ на систематически нарушаемых ледоходом и половодьями песчаных, галечниковых и каменистых участках с разреженным травостоем, в злаково-разнотравных и разнотравных закустаренных незадернованных сообществах. Весной во время ледохода местообитания *A. schumilovae* находятся под выпахивающим и истирающим действием движущихся масс льда, затем заливаются водой на 14–20 дней, на глубину 70–100 см. Реже *A. schumilovae* встречается в прирусловых лиственнично-

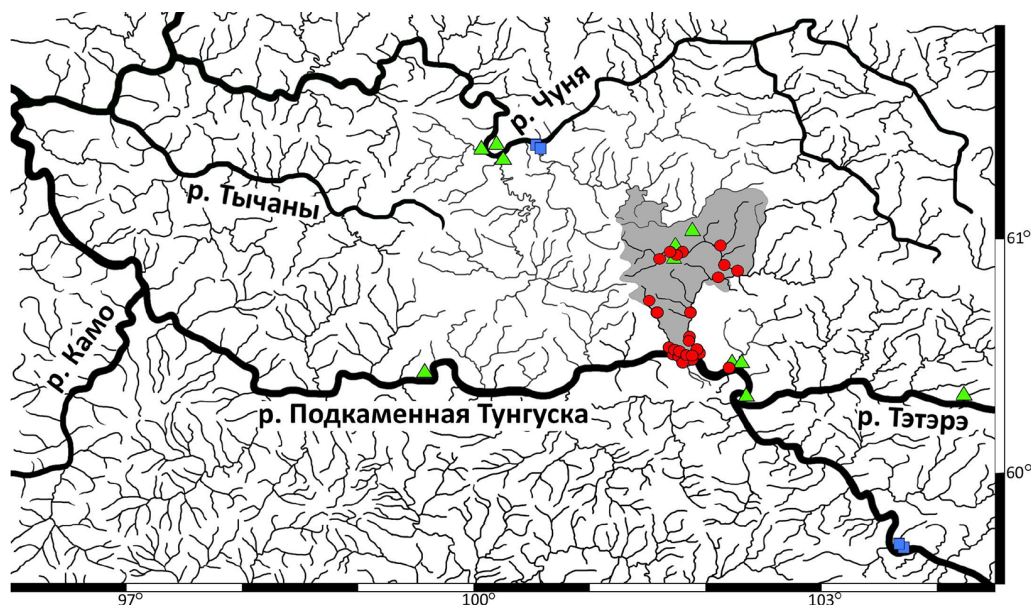


Рис. 1. Карта-схема местонахождений *Astragalus schumilovae* в междуречье рр. Подкаменная Тунгуска и Чуня: ■ – сборы 1930-х гг.; ▲ – сборы 1970–1980-х гг.; ● – сборы, произведенные после 2000 г. Затемненной заливкой показана территория Государственного природного заповедника «Тунгусский»

Fig. 1. Map of *Astragalus schumilovae* locations in the interfluvium of the Podkamennaya Tunguska and the Chunya: ■ – collections of the 1930s; ▲ – collections of the 1970–1980s; ● – collections after 2000. The shaded field shows the territory of the Tunguska State Nature Reserve

Таблица 1. Образцы *Astragalus schumilovae* Polozhij, хранящиеся в Гербарии им. П. Н. Крылова (ТК) Томского государственного университета
 Table 1. Specimens of *Astragalus schumilovae* Polozhij stored in the P.N. Krylov Herbarium (TK) of Tomsk State University

№ ПП	Местонахождение и местообитание (текст этикетки)	Координаты местонахождений: с.ш. / в.д. / высота над ур.м., м	Даты сбора и фамилии коллекторов	Номер образца в Гербарии им. П. Н. Крылова
1	Красноярский край, Эвенкийский округ, бассейн р. Подкаменной Тунгуски, луг по р. Чуне	61°30' / 96°20'–102°20'	10.08.1932, Л. В. Шумилова	TK-000824 (голотип)
2	Красноярский край, Эвенкийский округ, бассейн р. Подкаменной Тунгуски, луга	–	03.07.1932, Л. В. Шумилова	TK-000825 (паратип)
3–5	Красноярский край, Эвенкийский округ, бассейн р. Подкаменной Тунгуски, р. Чуния, луга близ уст.р. Кимчу	61°30' / 96°20'–102°20'	10.08.1932, Л. В. Шумилова	TK-000826, TK-000827, TK-000828 (паратипы)
6	Красноярский край, Эвенкийский округ, бассейн р. Подкаменной Тунгуски, верхняя контора на р. Подкаменной Тунгуске	59°40' / 103°20'	03.07.1932, Л. В. Шумилова	TK-000829 (первоначальный материал)
Образцы, собранные в 70–80-е годы XX века				
7	Красноярский край, Эвенкийский нац. окр., Тунгусско-Чунский р-н, р. Подкаменная Тунгуска, 1050 км от устья, злаково-разнотравный луг	–	18.07.1978, Н. А. Олонов, Е. П. Слезко, А. А. Аушев	TK-004375
8	Красноярский край, Эвенкийский нац. окр., Тунгусско-Чунский р-н, окрестности с. Мугорай, левый берег р. Чуния, галечник	–	25.07.1977, Н. А. Олонов, Т. В. Жигальцова	TK-004376
9	Красноярский край, Эвенкийский нац. окр., Тунгусско-Чунский р-н, р. Хушма, приток Чамба	–	11.08.1976, Н. А. Олонов	TK-004377
10	Красноярский край, Эвенкийский нац. окр., Тунгусско-Чунский р-н, окр.с. Ванавара, лев. берег р. Ванаварка, выходы скал	–	03.07.1977, Т. В. Жигальцова	TK-004378
11	Красноярский край, Эвенкийский нац. окр., Тунгусско-Чунский р-н, окр.с. Мугорай, прав. берег р. Чуния, выходы скал	–	19.07.1977, Н. А. Олонов, Т. В. Жигальцова	TK-004380
12	Красноярский край, Эвенкийский нац. окр., Тунгусско-Чунский р-н, окр.с. Мугорай, устье р. Мугорай, прав. берег, луга	–	20.07.1977, Н. А. Олонов, Т. В. Жигальцова	TK-004387
13	Красноярский край, Эвенкийский нац. окр., Тунгусско-Чунский р-н, среднее течение р. Тэтэрэ, галечник	–	01.08.1977, Т. В. Жигальцова	TK-004379
14	Красноярский край, Эвенкийский нац. окр., Тунгусско-Чунский р-н, берег р. Укочит, ерник	–	12.07.1983, П. Бляхарчук	TK-004381
15	Красноярский край, Эвенкийский нац. окр., Тунгусско-Чунский р-н, прав. бер.р. Подкаменная Тунгуска, 845 км от устья, галечник	–	07.1978, Н. А. Олонов, Е. П. Слезко, А. А. Аушев	TK-004382

16	Красноярский край, Эвенкийский нац. окр. Тунгусско-Чундский р-н, окр.с. Ванавара, прав. берег р. Подкаменная Тунгуска, галечник	–	07.1977, Н. А. Олонов, Т. В. Жигальцова	TK-004383
Образцы, собранные авторами статьи				
17	Красноярский край, Эвенкийский район, правый берег р. Подкаменная Тунгуска, 30 км вниз по течению от пос. Ванавара, устье р. Чамба, галечниково-песчаный разнотравный участок (2д)	60°23'13" / 101°58'14" / 244	12.07.2006, Е. Е. Тимошок, Ю. Г. Райская	TK-004401
18	Красноярский край, Эвенкийский район, правый берег р. Подкаменная Тунгуска, вниз по течению 39 км от пос. Ванавара и 9 км от устья р. Чамба, «Песчаная коса», каменисто-галечниковый разнотравный участок (1а)	60°20'39" / 101°48'55" / 244	14.07.2006, Е. Е. Тимошок, Ю. Г. Райская	TK-004404
19	Красноярский край, Эвенкийский район, правый берег р. Подкаменная Тунгуска, окр. пос. Ванавара, разнотравье в понижениях на выходах туфов	60°19'59" / 101°15'46" / 249	09.06.2007, Е. Е. Тимошок	TK-004399
20	[Красноярский край, Эвенкийский район], 47 км вниз по течению реки Подкаменной Тунгуски от с. Ванавара, кордон Малина, правый берег р. П. Тунгуска	–	06.07.2008, Е. Е. Тимошок, Ю. Г. Райская	TK-004384
21	Красноярский край, Эвенкийский район, правый берег р. Подкаменная Тунгуска, 45 км вниз по течению от пос. Ванавара, 800 м на запад от кордона Малина, каменистый участок берега (1б)	60°23'29" / 101°49'57" / 244	06.07.2008, Е. Е. Тимошок, Ю. Г. Райская	TK-004390
22	Красноярский край, Эвенкийский район, правый берег р. Подкаменная Тунгуска, 45 км вниз по течению от пос. Ванавара, 800 м на запад от кордона Малина, разнотравный луг.	60°23'29" / 101°49'57" / 244	06.07.2008, Е. Е. Тимошок, Ю. Г. Райская	TK-004400
23	Красноярский край, Эвенкийский район, правый берег р. Подкаменная Тунгуска, вниз по течению 38 км от пос. Ванавара и 8 км от устья р. Чамба, «Белая гора», каменистый участок (1г)	60°21'00" / 101°49'59" / 245	14.07.2006, Е. Е. Тимошок, Ю. Г. Райская	TK-004388
24	[Красноярский край, Эвенкийский район], 39 км вниз по течению реки Подкаменной Тунгуски от с. Ванавара, ключевой участок «Белая гора», правый берег р. Подкаменной Тунгуски, мелкокаменистый берег (1г)	–	7.07.2008, Е. Е. Тимошок, Ю. Г. Райская	TK-004386
25	Красноярский край, Эвенкийский район, правый берег р. Подкаменная Тунгуска, вниз по течению 38 км от пос. Ванавара и 8 км от устья р. Чамба, «Белая гора», 2-я полоса мелкокаменистого берега, разнотравье (1г)	60°21'00" / 101°49'59" / 244	07.07.2008, Е. Е. Тимошок, Ю. Г. Райская	TK-004389
26	Красноярский край, Эвенкийский район, правый берег р. Подкаменная Тунгуска, вниз по течению 38 км от пос. Ванавара, «Белая гора», каменистый участок у подножия горы (1г)	60°21'00" / 101°49'55" / 247	12.07.2018, Ю. Г. Райская	TK-004403
27	Красноярский край, Эвенкийский район, правый берег р. Подкаменная Тунгуска, 50 км по течению от пос. Ванавара и 200 м от устья р. Верхняя Лакура, разнотравно-кровохлебово-хвощевый луг (2б)	60°24'08" / 101°47'23" / 239	06.07.2008, Е. Е. Тимошок, Ю. Г. Райская	TK-004405
28	Красноярский край, Эвенкийский район, правый берег р. Подкаменная Тунгуска, 30 км вниз по течению от пос. Ванавара, устье р. Чамба, кровохлебово-разнотравный участок	60°23'13" / 101°58'14" / 244	20.06.2014, Ю. Г. Райская	TK-004402
29	Красноярский край, Эвенкийский район, правый берег р. Хушма (приток р. Чамба), 63 км вверх по течению р. Хушма от устья, кордон «Пристань», берег с зарослями кустарников	60°51'17" / 101°52'59" / 310	03.06.2007, Е. Е. Тимошок	TK-004396
30	Красноярский край, Эвенкийский район, левый берег р. Хушма (приток р. Чамба), 63 км вверх по течению р. Хушма от устья, кордон «Пристань», разнотравно-горошковый луг (2е)	60°51'17" / 101°52'59" / 310	30.06.2008, Е. Е. Тимошок, Ю. Г. Райская	TK-004398

Продолжение табл. 1

Continuation of the Table. 1

№ ПП	Местонахождение и местообитание (текст этикетки)	Координаты местонахождений: с.ш. / в.д. / высота над ур.м., м	Даты сбора и фамилии коллекторов	Номер образца в Гербарии им. П. Н. Крылова
31	[Красноярский край, Эвенкийский район], 90 км на север от с. Ванавара, кордон «Пристань» по левому берегу р. Хушмы, заросли кустарников (2ж)	60°51'17" / 101°52'59" / 310	30.06.2008, Е. Е. Тимошок, Ю. Г. Райская	ТК-004397
32	Красноярский край, Эвенкийский район, правый берег р. Хушма (приток р. Чамба), 69 км вверх по течению р. Хушма от устья, кордон «Пристань», подножье известняковых выходов	60°50'46" / 101°49'52" / 322	03.06.2007, Е. Е. Тимошок	ТК-004408
33	Красноярский край, Эвенкийский район, правый берег р. Хушма (приток р. Чамба), 63 км вверх по течению р. Хушма от устья, кордон «Пристань», берег с зарослями кустарников	–	30.06.2008, Е. Е. Тимошок	ТК-004385
34	Красноярский край, Эвенкийский район, правый берег р. Хушма (приток р. Чамба), 6 км вверх по течению р. Хушма от устья, песчано-галечниковый участок у подножья глинистого склона	60°44'37" / 102°20'16" / 270	06.06.2007, Е. Е. Тимошок	ТК-004406
35	Красноярский край, Эвенкийский район, правый берег р. Хушма (приток р. Чамба), 17 км вверх по течению р. Хушма от устья, кордон «Укагиктон», прибрежные заросли ив и курильского чая	60°49'00" / 102°16'10" / 277	06.06.2007, Е. Е. Тимошок	ТК-004407
36	Красноярский край, Эвенкийский район, левый берег р. Верхняя Лакура (приток р. Подкаменная Тунгуска), 38 км вверх по течению р. Верхняя Лакура от устья, оз. Среднее, листовнично-слоевой разнотравно-хвошево-зеленомошный лес (3г)	60°35'24" / 101°40'54" / 364	06.07.2014, Ю. Г. Райская	ТК-004394
37	Красноярский край, Эвенкийский район, левый берег р. Верхняя Лакура (приток р. Подкаменная Тунгуска), 43 км вверх по течению р. Верхняя Лакура от устья, у оз. Пеюнгда, слово-лиственный разнотравно-хвошево-зеленомошный лес (3в)	60°37'46" / 101°38'55" / 364	03.07.2014, Ю. Г. Райская	ТК-004395
38	Красноярский край, Эвенкийский район, правый берег р. Чамба (приток р. Подкаменная Тунгуска), 70 км вверх по течению р. Чамба от устья, песчано-галечниковый участок у подножья крутого глинистого склона	60°42'31" / 102°11'34" / 266	06.07.2008, Е. Е. Тимошок	ТК-004409
39	Красноярский край, Эвенкийский район, правый берег р. Чамба (приток р. Подкаменная Тунгуска), 13 км вверх по течению р. Чамба от устья, «1-я Баркулиха», разнотравье по щебнистому берегу (2в)	60°26'11" / 101°56'08" / 245	28.06.2012, Ю. Г. Райская	ТК-004391
40	Красноярский край, Эвенкийский район, правый берег р. Чамба (приток р. Подкаменная Тунгуска), 13 км вверх по течению р. Чамба от устья, 1-я Баркулиха, мелкощепнистый берег	60°26'11" / 101°56'08" / 245	24.06.2014, Ю. Г. Райская	ТК-004392
41	Красноярский край, Эвенкийский район, правый берег р. Чамба (приток р. Подкаменная Тунгуска), 41 км вверх по течению р. Чамба от устья, кордон «Выезд», разнотравно-купальнищцево-злаковый луг (2г)	60°33'50" / 101°58'08" / 252	10.07.2013, Ю. Г. Райская	ТК-004393

Примечание: Прочерк в ячейке означает отсутствие данных в тексте этикетки; даты сбора представлены в едином формате (дд.мм.гггг); в скобках после текста этикетки дан номер сообщества из таблицы 2.

еловых лесах (на прирусловых валах) с различным составом травяно-кустарничкового яруса по берегам рек Хушма, Верхняя Лакура и Макикта: разнотравно-брусничном (р. Хушма), бруснично-зеленомошном (р. Макикта), разнотравном и разнотравно-хвоцево-зеленомошном (р. Верхняя Лакура). Эти местообитания также почти ежегодно заливаются паводковыми водами, но почти не подвергаются действию ледохода. Местообитания находятся в условиях хорошей влагообеспеченности и дренированности почв под охлаждающим влиянием водных потоков в летнее и отепляющим – в осеннее и зимнее время.

Анализ геоботанических описаний выявил три типа местообитаний, отличающихся частотой нарушаемости естественными факторами. В каждом типе местообитаний выявлены варианты сообществ, в которых устойчиво существует *A. schumilovae*.

1. Ежегодно нарушаемые во время ледохода и паводка местообитания с разреженным (10–20 %) травяным покровом: мелкокаменистые, галечниковые и глинисто-галечниковые участки по берегам рек, временные водотоки по туфам. В таких местообитаниях *A. schumilovae* встречается единично или с проективным покрытием 1–3 %, другие виды также присутствуют единично, с невысоким проективным покрытием, некоторые виды образуют одновидовые пятна зарослевого типа. К первому типу относятся разнотравное, разнотравно-кровохлебково-хвоцевое сообщества и разреженное разнотравье с молодым подростом деревьев и кустарников на правом берегу Подкаменной Тунгуски (табл. 2).

2. Местообитания, нарушаемые не ежегодно, на которых формируются луговые сообщества с общим проективным покрытием 30–60 %, иногда с участием кустарников. С участием *A. schumilovae* на исследуемой территории отмечены 7 сообществ по бе-

регам рр. Подкаменная Тунгуска, Чамба и Хушма – разнотравно-хвоцевый сырой луг, закустаренный разнотравно-кровохлебково-хвоцевый луг, разнотравно-сабельниково-полевициевый сырой луг, закустаренный разнотравно-купальнициево-злаковый луг, разнотравно-полевициевый луг, разнотравные и закустаренные луга со значительным участием или доминированием бобовых (табл. 2, рис. 2).

3. Слабо нарушаемые лесные сообщества на прирусловых валах, располагающиеся полосой шириной до 20–30 м по рекам Макикта, Хушма, Верхняя Лакура (оз. Пейонгда, оз. Среднее), заливаемые во время половодья: лиственнично-еловый бруснично-зеленомошный, лиственнично-еловый разнотравно-бруснично-зеленомошный, елово-лиственничный разнотравно-хвоцево-зеленомошный и лиственнично-еловый с березой разнотравный леса (табл. 2, рис. 2).

В целом ценокомплекс *A. schumilovae* включает 168 видов сосудистых растений. Постоянными спутниками этого вида, встречающимися в более чем половине сообществ с участием *A. schumilovae*, являются 9 видов: *Sanguisorba officinalis*, *Lathyrus pratensis*, *Vicia cracca*, *Astragalus danicus*, *Veronica longifolia*, *Equisetum pratense*, *Galium boreale*, *Tanacetum vulgare* L., *Epilobium angustifolium*; еще 9 видов встречаются в 30 % сообществ: *Salix saposhnikovii*, *Dasiphora fruticosa*, *Cerastium maximum* L., *Lathyrus palustris*, *Thalictrum simplex* L., *Stellaria palustris* Ehrh., *Lilium pensylvanicum*, *Taraxacum officinale* s.l., *Hedysarum alpinum*. Лишь 18 видов ценокомплекса (около 11 %) являются более или менее постоянными спутниками *A. schumilovae*, 39 видов (24 %) встречены в 3–4 сообществах, 111 видов (66 %) в 1–2 сообществах.

A. schumilovae имеет узкую экологическую амплитуду по факторам увлажнения

Таблица 2. Типы местообитаний и сообщества с участием *Astragalus schumilovae*

Table 2. The types of habitats and communities which involve *Astragalus schumilovae*

Тип местообитания по нарушаемости	Местонахождение	Местообитание	Состав сообщества
1. Ежегодно нарушаемые во время ледохода и паводка местообитания с разрезанным (10–20 %) травяным покровом: мелкокаменистые, галечниковые и глинисто-галечниковые участки по берегам рек, временные водотоки по туфам	1а. Правый берег р. Подкаменная Тунгуска, близ кордона Малина 1б. Правый берег р. Подкаменная Тунгуска, близ кордона Малина 1в. Правый берег р. Подкаменная Тунгуска, близ кордона Малина	Разнотравное травянистое сообщество на каменистом участке Разнотравно-кровохлебково-хвощевое сообщество на глинисто-каменистом участке Разреженное разнотравье с молодым подростом деревьев и кустарников (<i>Pinus sylvestris</i> L., <i>Betula nana</i> L., <i>B. pendula</i> Roth) на каменистом участке Мозаичное разнотравное сообщество на мелкокаменистом участке	ОПП 10–20 %, 24 вида: преобладают <i>Galium boreale</i> L. 3–5 %, <i>Trifolium lupinaster</i> L., <i>Galium verum</i> L. по 2–3 %, <i>Plantago urvillei</i> Opiz, <i>Veronica longifolia</i> L., <i>Hedysarum alpinum</i> L., <i>H. arcticum</i> B. Fedtsch. по 1–2 %, <i>Astragalus schumilovae</i> менее 1 % и др. ОПП 15–20 %, 28 видов, в том числе: <i>Sanguisorba officinalis</i> L. 7 %, <i>Equisetum arvense</i> L. 3–5 %, <i>Astragalus danicus</i> Retz., <i>Carex acuta</i> L., <i>Trifolium lupinaster</i> , <i>Taraxacum officinale</i> F. H. Wigg. и <i>Rubus saxatilis</i> L. по 1 %, <i>Astragalus schumilovae</i> 1–2 % ОПП 15–20 %, 30 видов, все виды участвуют с низким обилием: <i>Equisetum pratense</i> Ehrh. и <i>Thymus jensseensis</i> Iljin. по 2–3 %, <i>Aconogonon divaricatum</i> (L.) Nakai, <i>Dianthus versicolor</i> Fisch. ex Link., <i>Rubus saxatilis</i> , <i>Veronica longifolia</i> и <i>Astragalus schumilovae</i> по 1–2 % и др.
2. Местообитания, нарушаемые не ежегодно, на которых формируются луговые сообщества с общим проективным покрытием 30–60 %, иногда с участием кустарников	1 г. Правый берег р. Подкаменная Тунгуска, ключевой участок «Белая гора» 2а. Правый берег р. Подкаменная Тунгуска, близ устья р. Верхняя Лакура 2б. Правый берег р. Подкаменная Тунгуска, близ устья р. Верхняя Лакура 2в. Правый берег р. Чамба, ключевой участок «Баркулиха» 2 г. Правый берег р. Чамба, кордон «Вьезд»	Разнотравно-хвощевый сырой луг Закустаренный разнотравно-кровохлебково-хвощевый луг Разнотравно-сабельниково-полевичиновый сырой луг Закустаренный разнотравно-купальничево-злаковый луг	Пятна <i>Trifolium pratense</i> L. 20 %, <i>Sanguisorba officinalis</i> по 10 %, <i>Astragalus schumilovae</i> 2–3 % и др. ОПП 50 %, 24 вида: преобладают <i>Equisetum pratense</i> 30 %, <i>Galium boreale</i> 5–10 %, <i>Vicia cracca</i> L. 5 %, <i>Alopecurus pratensis</i> L. и <i>Poa pratensis</i> L. 5 % в сумме, <i>Astragalus schumilovae</i> единично и др. ОПП 60 %, 17 видов, в том числе: <i>Rosa majalis</i> Herzm. 5 %, <i>Equisetum pratense</i> 40 %, <i>Sanguisorba officinalis</i> 10 %, <i>Epilobium angustifolium</i> L., <i>Alopecurus pratensis</i> , <i>Ranunculus glabriusculus</i> Rupr. по 1 %, <i>Astragalus schumilovae</i> единично ОПП 40 %, 34 вида, в том числе: доминирует <i>Agrostis gigantea</i> Roth 20–30 %, <i>Comarum palustre</i> L. 5–10 %, <i>Equisetum pratense</i> , <i>Astragalus schumilovae</i> по 3–5 % (рис. 2), <i>Galium boreale</i> 2–3 %, <i>Anemone ochotensis</i> (Fisch. ex Pritz.) Juz., <i>Astragalus danicus</i> , <i>Galium verum</i> , <i>Lilium pensylvanicum</i> Ker Gawl. по 1–2 % ОПП 60 %, 38 видов в том числе: <i>Betula fruticosa</i> Pall. 2 %, <i>Dasiphora fruticosa</i> (L.) Rydb., <i>Salix saposchnikovii</i> A. K. Skvortsov по 1 %, <i>Agrostis gigantea</i> , <i>Trollius asiaticus</i> L. по 20 %, <i>Carex anguensis</i> F. Schmidt, <i>Viola brachyceras</i> Turcz. по 5 %, <i>Lathyrus pratensis</i> L., <i>Bromopsis inermis</i> (Leyss.) Holub., <i>Lathyrus palustris</i> L., <i>Phalaroides arundinacea</i> (L.) Rauschert по 1–2 %, <i>Astragalus schumilovae</i> – 1 %

3. Слабо нарушаемые лесные сообщества на прирусловых валах, расположенные полосой шириной до 20–30 м по рекам Макикта, Хушма, Верхняя Лакура, заливаемые во время половодья	2д. Устье р. Чамба, кордон «Чамба» 2е. Левый берег р. Хушма, кордон «Пристань» 2ж. Левый берег р. Хушма, кордон «Пристань» 3а. Правый берег р. Макикта, «Омутки»	Разнотравно-полевищевый луг Разнотравные луга со значительным участием бобовых Закустаренный луг с доминированием бобовых	ОПП 50–55 %, доминирует <i>Agrostis gigantea</i> 30 %, со значительным участием встречаются <i>Lilium pensylvanicum</i> 5–7 %, <i>Ternstroemia longifolia</i> , <i>Trollius asiaticus</i> по 3–5 %, <i>Hedysarum alpinum</i> , <i>Carex nigra</i> (L.) Reichenb., <i>Astragalus schumilovae</i> по 1–2 % ОПП – 40 %, 23 вида, в том числе: <i>Vicia cracca</i> 20 %, <i>Galium boreale</i> 10 %, <i>Astragalus schumilovae</i> 1–2 % ОПП 35–40 %, 25 видов, в том числе: <i>Salix</i> до 20 % в сумме, доминирует <i>Astragalus schumilovae</i> 10–15 %, <i>Vicia cracca</i> 5 %
3. Слабо нарушаемые лесные сообщества на прирусловых валах, расположенные полосой шириной до 20–30 м по рекам Макикта, Хушма, Верхняя Лакура, заливаемые во время половодья	3б. Правый берег р. Хушма 3в. Верхнее течение р. Верхняя Лакура, озеро Пеногда 3 г. Левый берег р. Верхняя Лакура, оз. Среднее	Лиственнично-слодовый бруснично-зеленомошный прирусловый лес Лиственнично-слодовый разнотравно-бруснично-зеленомошный прирусловый лес Елово-лиственничный разнотравно-хвощевозеленомошный лес Лиственнично-слодовый с березой разнотравный лес	Древесный ярус из <i>Larix sibirica</i> Ledeb. и <i>Picea obovata</i> Ledeb., СК 0,7; кустарниковый ярус (7–10 %) – <i>Salix saphronikovi</i> 4 %, <i>Betula humilis</i> Schrank, <i>Rosa acicularis</i> Lindl. по 2 %, <i>Ribes atropurpureum</i> С. А. Мей., <i>Spiraea media</i> F. Schmidt по 1 %, травяно-кустарничковый ярус с ОПП 100 %, 30 видов: <i>Vaccinium vitis-idaea</i> L. 50 %, <i>Pyrola incarnata</i> (DC.) Fisch. ex Freyn 3 %, <i>Rubus arcticus</i> L., <i>Trollius asiaticus</i> по 2 %, <i>Calamagrostis langsdorffii</i> (Link) Trin., <i>Equisetum pratense</i> , <i>Racomia anomala</i> L., <i>Poa pratensis</i> , <i>Senecio nemorensis</i> L., <i>Astragalus schumilovae</i> по 1 % и др.; зеленые мхи 75 % Древесный ярус из <i>Larix sibirica</i> и <i>Picea obovata</i> , СК 0,5; кустарниковый ярус (3–5 %) – <i>Juniperus sibirica</i> Burgsd. 3 %, <i>Ribes hispidulum</i> (Janch.) Rojarkova, <i>Betula humilis</i> , <i>Lonicera pallasi</i> Ledeb., <i>Rosa acicularis</i> , <i>Dasiphora fruticosa</i> по 1 %; травяно-кустарничковый ярус с ОПП 100 %, 23 вида: <i>Vaccinium vitis-idaea</i> 60 %, <i>Equisetum scirpoides</i> Michx. 3 %, <i>Pyrola incarnata</i> , <i>Vicia cracca</i> по 2 %, <i>Astragalus schumilovae</i> 1 % и др.; зеленые мхи 75–80 % Древесный ярус из <i>Larix sibirica</i> и <i>Picea obovata</i> , СК 0,3; травяно-кустарничковый ярус с ОПП 60–70 %, 19 видов: доминирует <i>Equisetum sylvaticum</i> L. 25–30 %, <i>Pyrola incarnata</i> 5 %, <i>Linnaea borealis</i> L., <i>Trientalis europaica</i> L., <i>Tephrosia integrifolia</i> (L.) Holub. по 1–2 %, <i>Astragalus schumilovae</i> единично и др.; зеленые мхи 75 % Древесный ярус из <i>Larix sibirica</i> и <i>Picea obovata</i> с примесью <i>Betula pendula</i> , СК 0,3–0,4; кустарники (2–3 %): <i>Ribes spicatum</i> E. Robson 1–2 %, <i>Lonicera altaica</i> Pall., <i>Rosa acicularis</i> , <i>Rosa majalis</i> , <i>Spiraea salicifolia</i> L., <i>Salix jenssenensis</i> (F. Schmidt) Flod. единично; в травяно-кустарничковом ярусе с ОПП 30–35 % преобладает <i>Astragalus schumilovae</i> 10 %, <i>Equisetum sylvaticum</i> 5–6 %, <i>Epilobium angustifolium</i> , <i>Vicia cracca</i> , <i>Vaccinium uliginosum</i> L. по 2–3 %, <i>Veratrum lobelianum</i> Bernh., <i>Lathyrus palustris</i> , <i>Galium boreale</i> , <i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F. W. Schmidt, <i>Viola brachyceras</i> по 1 % и др.

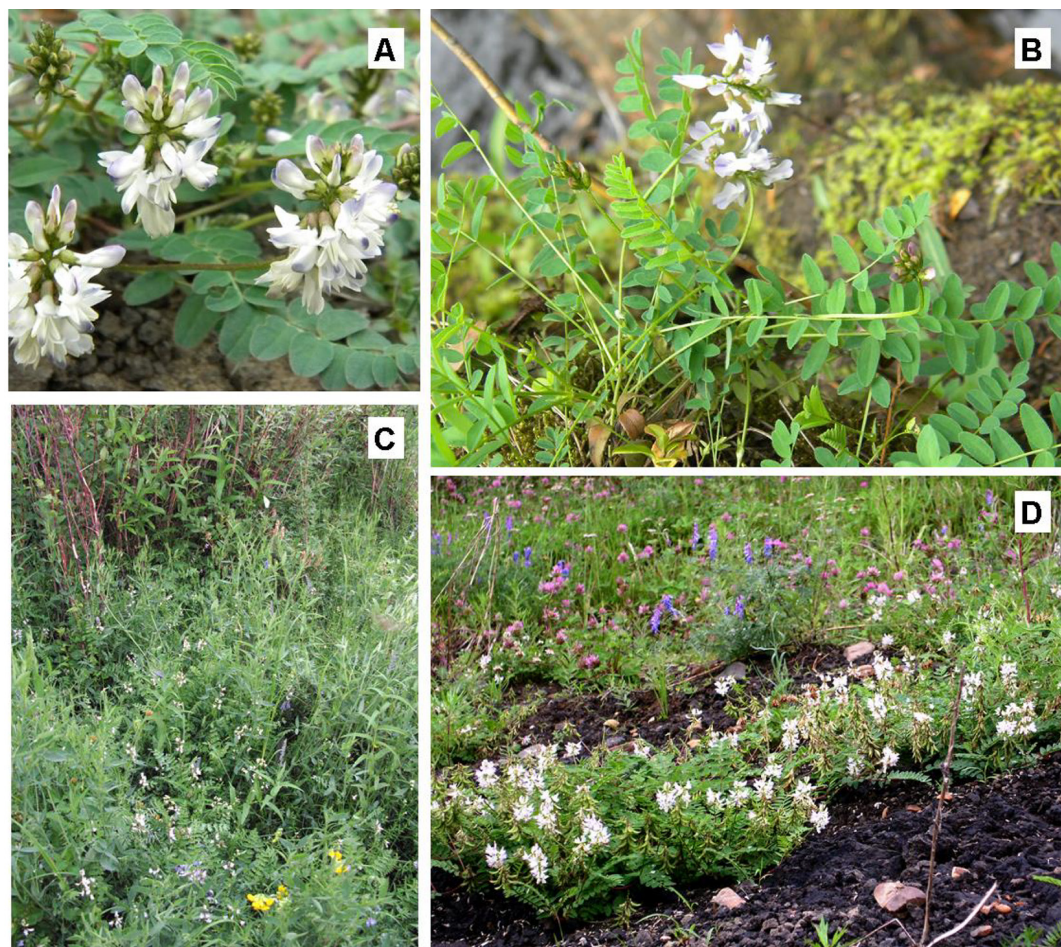


Рис. 2. *Astragalus schumilovae* в различных местообитаниях в бассейне р. Подкаменная Тунгуска: А – цветущая особь *A. schumilovae* на правом берегу р. Чамба (фото Ю. Г. Райской, 2012 г.); В – *A. schumilovae* в елово-лиственничном разнотравно-хвощево-зеленомошном лесу, правый берег р. Верхняя Лакура (фото Ю. Г. Райской, 2014 г.); С – закустаренный луг с доминированием бобовых на левом берегу р. Хушма (фото В. Ромейко, 2008 г.); D – разнотравное сообщество с преобладанием бобовых на туфовых выходах по правому берегу р. Подкаменная Тунгуска, окр. пос. Ванавара (фото Ю. Г. Райской, 2008 г.).

Fig. 2. *Astragalus schumilovae* in different habitats in the Podkamennaya Tunguska Basin: A – flowering individual of *A. schumilovae* on the right bank of the Chamba River (photo by Yu. G. Raiskaya, 2012); B – *A. schumilovae* in a spruce-larch forb-horsetail-green-moss forest, the right bank of the Verkhnyaya Lakura River (photo by Yu. G. Raiskaya, 2014); C – bushy meadow with leguminous dominance on the left bank of the Khushma River (photo by V. Romeiko, 2008); D – forb community with the predominance of legumes on tuff outcrops along the right bank of the Podkamennaya Tunguska River, near the settlement of Vanavara (photo by Yu. G. Raiskaya, 2008).

и богатства почв. По шкале увлажнения амплитуда его толерантности составляет 7 ступеней (из 120) – с 63 по 69, что в основном соответствует влажно-луговой серии местообитаний; по шкале активного богатства и засоленности почв Л. И. Раменского и др. (1956)

амплитуда составляет 3 ступени (из 30) – с 9 по 11, что соответствует в основном мезоэуτροφной серии местообитаний (Раменский и др., 1956). Согласно Е. П. Прокопьеву (2001) такая амплитуда по шкале увлажнения соответствует экологической группе эумезофитов,

по шкале богатства и засоления почв – группе мезоэутрофитов. *A. schumilovae*, таким образом, является эумезофитом и мезоэутрофитом.

В большинстве исследованных сообществ, как значительно, так и слабо нарушаемых, вид встречается единично или его проективное покрытие достигает 1–2 %. Лишь в двух сообществах его проективное покрытие было довольно высоким: на закустаренном лугу по левому берегу р. Хушмы у кордона «Пристань» (10–15 %) (2ж) и в листовеннично-еловом с березой разнотравном лесу по правому берегу р. Верхняя Лакура у оз. Среднее (10 %) (3г) (табл. 2). Еще в двух местообитаниях проективное покрытие *A. schumilovae* превышало 2 %: на разнотравно-сабельниково-полевициевом лугу по правому берегу р. Чамбы (3–5 %) (2в) и в мозаичном разнотравном сообществе на мелкокаменистом участке по правому берегу р. Подкаменная Тунгуска (2–3 %) (1г). В ненарушаемых местообитаниях этот вид не встречается, не выдерживая сосуществования с более конкурентоспособными растениями. Таким образом, спектр местообитаний этого вида определяется в основном режимом нарушений и ограничен местообитаниями с ежегодным воздействием ледоходов и разливов рек.

A. schumilovae – длинностержнекорневой моноцентрический полукустарничек. Надземная часть взрослой особи состоит из удлиненных моноциклических и дициклических побегов, образующихся из зимующих и спящих почек в базальной части побегов, подземная часть представлена длинным маловетвящимся стержневым корнем и иногда одним или несколькими хорошо развитыми придаточными корнями.

Развитие особи начинается с прорастания семени и образования проростка, состоящего

из побега, несущего на первом этапе 2 супротивные семядоли, а затем еще 1–3 настоящих непарноперистых ассимилирующих листа, и длинного тонкого неветвящегося стержневого корня. После отмирания семядольных листьев продолжается формирование первичного побега путем моноподиального нарастания за счет деятельности верхушечной почки, продолжающегося до того момента, пока почка сохраняется живой. Первые междуузлия первичного побега укороченные, в пазухе каждого листа закладываются пазушные почки, которые становятся спящими и впоследствии обеспечивают формирование разветвленной побеговой системы. С образованием первых боковых побегов из спящих и зимующих почек начинается формирование системы надземных побегов. Моноциклические удлиненные побеги формируются весной текущего года, дициклические побеги – озимые, их формирование начинается осенью, образуется базальная часть с укороченными междуузлиями и чешуевидными листьями, в пазухах которых закладываются почки. На следующий год такой побег продолжает моноподиальное нарастание с образованием ортотропного побега с очередно расположенными зелеными листьями, отмирающего осенью; его базальная часть одревесневает и остается в составе особи. В составе взрослых генеративных особей имеются моно- и дициклические побеги, несущие зеленые листья и соцветия. Почки, заложившиеся в пазухах низовых листьев на базальной части побега, развиваются в моноциклические или новые дициклические побеги или остаются спящими. В результате формируется разветвленная система побегов – компактный куст, многолетние одревесневшие части взрослой особи не превышают 6–8 см. Развитые ортотропные побеги средневозрастных генеративных особей несут вегетативные пазушные побеги ветвления и паракладии. Листья сложные,

непарноперистые с развитым черешком и зелеными прилистниками, в процессе онтогенеза число листочков изменяется от 1–3 пар в начале до 7–11 пар у генеративных особей с последующим уменьшением до 5–2 пар в конце онтогенеза. Соцветие – простая брактеозная кисть. Главный стержневой корень сохраняется в течение всей жизни растения, у взрослых особей он может иметь 1–3 боковых корня, располагающихся ближе к верхушке главного. Первый боковой корень появляется в конце прегенеративного периода у верхушки главного корня, в дальнейшем боковой и главный корень растут с одинаковой скоростью, в результате чего размеры этих корней после разветвления становятся одинаковыми и корень выглядит раздвоенным. У взрослых особей на многолетних базальных частях побегов, наиболее близких к базальной части стержневого корня, могут дополнительно развиваться один или несколько придаточных корней. Моноцентрическая жизненная форма, сохранение главного корня до конца жизни особи, отсутствие дезинтеграции многолетней побеговой части особи обуславливают вегетативную неподвижность и исключительно семенное самоподдержание ценопопуляций.

Благодаря длинному, прочному стержневому корню *A. schumilovae* хорошо переносит мощные весенние половодья, выпахивающее и истирающее действие ледохода. Корневая система «заякоривает» растение, не давая возможности вырвать его из грунта (почвы), хотя часть почек, находящихся на многолетней части побеговой системы, может повреждаться. После половодья многолетние скелетные части особей нередко оказываются погребенными слоем осаждающегося песка и глины. Отрастание побегов начинается после спада полых вод, цветение растянуто во времени в зависимости от окончания половодья, в среднем оно начинается в первой

декаде июля и продолжается до начала августа, плодоношение – с конца июля по середину августа. Наиболее устойчивыми к воздействиям являются генеративные растения, имеющие развитый корень, хорошо удерживающий растение в грунте.

Ценопопуляции *A. schumilovae* занимают небольшие, вытянутые вдоль берегов рек участки 4–6 м шириной и 15–25 м длиной; самые большие площади ценопопуляций отмечены на правом берегу р. Чамбы у кордона «Выезд» (4–5 м × 120–150 м) и на ключевом участке «Баркулиха» (10 м × 80 м), плотность особей во всех популяциях составляет в среднем 2–4 ос./м² при колебаниях 1–11 ос./м². Онтогенетическая структура определена в ценопопуляции на глинисто-каменистом участке берега р. Подкаменная Тунгуска близ кордона Малина (местообитание 1б): в ценопопуляции преобладают прегенеративные особи, составляющие более половины (53 %) всех особей, большая их часть представлена виргинильным онтогенетическим состоянием; генеративные особи составляют в сумме 47 % от всего числа, причем 30 % приходится на молодые генеративные особи (рис. 3).

Такая структура характерна для ценопопуляций в местообитаниях с несформировавшимся травяным покровом, где ослаблена конкуренция со стороны других растений. В целом же особи начальных стадий онтогенеза с большой вероятностью уничтожаются во время ледохода и половодья, поэтому их участие в ценопопуляциях невелико или они отсутствуют. В местообитаниях с более сомкнутым травяным покровом в ценопопуляциях *A. schumilovae* абсолютно преобладают генеративные особи, отличающиеся большей устойчивостью к воздействиям и большей конкурентоспособностью, например, на разнотравно-сабельниково-полевициевом лугу (2в) все попавшие в подсчеты особи

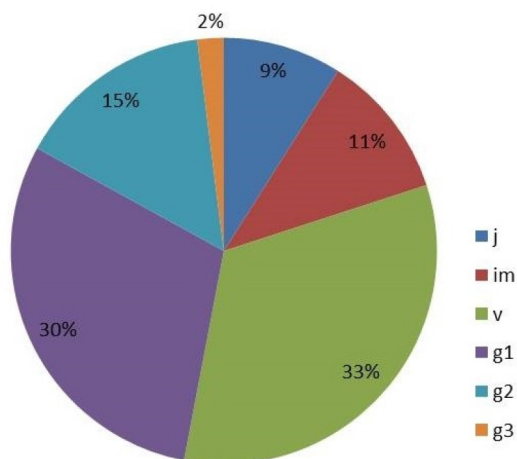


Рис. 3. Онтогенетическая структура ценопопуляции *Astragalus schumilovae* на глинисто-каменистом участке берега р. Подкаменная Тунгуска близ кордона Малина. Онтогенетические состояния особей: *j* – ювенильные, *im* – имматурные, *v* – виргинильные, *g1* – молодые генеративные, *g2* – средневозрастные генеративные, *g3* – стареющие генеративные

Fig. 3. Ontogenetic structure of the cenopopulation of *Astragalus schumilovae* on a clay-stony site of the bank of the Podkamennaya Tunguska River near the guard post Malina. Ontogenetic stages of individuals: *j* – juvenile, *im* – immature, *v* – virginal, *g1* – young generative, *g2* – middle-aged generative, *g3* – old generative

были генеративными. В целом *A. schumilovae* стабильно существует в одних и тех же или близких местонахождениях, о чем свидетельствуют повторные сборы и наблюдения, сделанные в разные годы: в окрестностях пос. Ванавара гербарные сборы сделаны в 1977 и 2007 гг., на берегу Подкаменной Тунгуски на участке «Белая гора» – в 2008 и 2018 гг., на берегу р. Хушмы в районе кордона «Пристань» – в 1976, 2007 и 2008 гг. (см. табл. 1). Это позволяет предполагать, что семенное самоподдержание ценопопуляций происходит в отдельные годы успешно, вид способен к нерегулярному, но достаточному для выживания семенному размножению даже в наиболее нарушаемых местообитаниях.

Заклучение

Полученные данные позволяют сделать вывод о том, что *A. schumilovae* является эндемиком Юго-Восточной Эвенкии, занимающим периодически нарушаемые

своеобразные экотопы долин Подкаменной Тунгуски, Чуни и их притоков – Чамбы, Хушмы, Верхней Лакуры, Тэтэрэ, Ванаварки, Муторая, Макикта и Укочита. Большинство местонахождений *A. schumilovae* в Эвенкийском районе Красноярского края, в том числе и вновь обнаруженных, находятся под охраной в пределах государственного природного заповедника «Тунгусский». По экологической приуроченности *A. schumilovae* – пойменный стенопопный вид, обитающий на песчаных, галечниково-песчаных, каменистых и глинисто-каменистых участках с несформировавшейся растительностью, в луговых и лесных прирусловых сообществах в ежегодно заливаемой пойме. Проективное покрытие *A. schumilovae* на галечниках, галечниково-каменистых и каменистых участках не превышает 1–2 %, на туфах в понижениях с разрушенным материалом по временным водотокам вид образует полосы с довольно высоким проективным покрытием (3–5 %). Только

в двух местообитаниях – на закустаренном лугу с доминированием бобовых на левом берегу р. Хушмы и в прирусловом разреженном листовично-еловом разнотравном лесу на правом берегу р. Верхняя Лакура у оз. Среднее *A. schumilovae* имеет значительное проективное покрытие (10–15 %) и является доминантом или содоминантом травяного яруса. *A. schumilovae* длинностержнекорневой моноцентрический вегетативно неподвижный

полукустарничек, ценопопуляциям которого свойственно исключительно семенное самоподдержание. Долговременное существование ценопопуляций даже в наиболее нарушаемых местообитаниях обеспечивается длительностью жизни особей, длинным, прочным стержневым корнем, надежно удерживающим растения и препятствующим их вырыванию ледоходом, нерегулярным, но достаточным для выживания семенным воспроизведением.

Список литературы / References

Васильев Н.В., Львов Ю.А., Плеханов Г.Ф., Логунова Л.Н., Мульдьяров Е.Я., Бибикова В.В., Волков А.Е., Кузьмин С.Л., Лапшина Е.Д., Папанотиди А.И., Сергиева З.М., Сидоров К.С., Травинский И.В., Шефтель Б.И., Щербина С.С. (2003) Государственный природный заповедник «Тунгусский» (очерк основных данных). *Тунгусский заповедник. Биоценозы северной тайги и влияние на них экстремальных природных факторов. Труды ГПЗ «Тунгусский». Выпуск 1.* Томск, Издательство Томского университета, с. 33–89 [Vasiliev N.V., Lvov Yu. A., Plekhanov G.F., Logunova L.N., Mul'diyarov E. Ya., Bibikova V.V., Volkov A.E., Kuz'min S. L., Lapshina E.D., Papanotidi A.I., Sergieva Z.M., Sidorov K.S., Travinskii I.V., Sheftel' B. I., Shcherbina S.S. (2003) The Tunguska State Nature Reserve (survey of basic data). *Tunguska Nature Reserve. Biocenoses of the northern taiga and extreme natural impacts on them. Proceedings of the Tunguska State Nature Reserve. Issue 1.* Tomsk, Tomsk University, p. 33–89 (in Russian)]

Выдрина С.Н. (1994) Род *Astragalus* L. – Астрагал. *Флора Сибири. Т. 9.* Новосибирск, Наука, с. 20–74 [Vydrina S.N. (1994) *Astragalus* L. *Flora of Siberia. Vol. 9.* Novosibirsk, Nauka, p. 20–74 (in Russian)]

Гросвальд М.Г. (1999) *Евразийские гидросферные катастрофы и оледенение Арктики.* Москва, Научный мир, 120 с. [Grosswald M.G. (1999) *Hydrosphere catastrophes in Eurasia and glaciation of the Arctic.* Moscow, Nauchnyi mir, 120 p. (in Russian)]

Гуреева И.И., Балашова В.Ф. (2011) Типовые образцы Fabaceae в Гербарии им. П.Н. Крылова (ТК). *Систематические заметки по материалам Гербария им. П.Н. Крылова Томского государственного университета*, 103: 3–41 [Gureyeva I.I., Balashova V.F. (2011) Type specimens of Fabaceae in the Krylov Herbarium (TK). *Systematic notes on the materials of P. N. Krylov Herbarium of Tomsk State University* [Sistematicheskiye zametki po materialam Gerbariya im. P.N. Krylova Tomskogo gosudarstvennogo universiteta], 103: 3–41 (in Russian)]

Зверев А.А. (2007) *Информационные технологии в исследованиях растительного покрова: учебное пособие.* Томск, Томский государственный университет, 304 с. [Zverev A. A. (2007) *Information technology in research into vegetation cover: textbook.* Tomsk, Tomsk State University, 304 p. (in Russian)]

Конспект флоры Азиатской России. Сосудистые растения (2012) Байков К. С. (ред.) Новосибирск, Издательство СО РАН, 640 с. [*Conspectus florum Rossiae Asiaticae. Plantae vasculares* (2012) Baikov K. S. (ed.) Novosibirsk, SB RAS, 640 p. (in Russian)]

Конспект флоры Сибири. Сосудистые растения (2005) Байков К. С. (ред.) Новосибирск, Наука, 362 с. [*Conspectus florum Sibiriae. Plantae vasculares* (2005) Baikov K. S. (ed.) Novosibirsk, Nauka, 362 p. (in Russian)]

Обручев С. В. (1931) *Поездка на реку Подкаменная Тунгуска*. Красноярск, 34 с. [Obruchev S. V. (1931) *A trip to the Podkamennaya Tunguska River*. Krasnoyarsk, 34 p. (in Russian)]

Пармузин Ю. П. (1964) *Средняя Сибирь: очерк природы*. Москва, Мысль, 310 с. [Parmuzin Yu. P. (1964) *Middle Siberia: An essay on the wildlife*. Moscow, Mysl, 310 p. (in Russian)]

Положий А. В. (1954) Новые виды рода *Astragalus* L. из Средней Сибири. *Систематические заметки по материалам Гербария им. П. Н. Крылова Томского государственного университета*, 77–78: 1–5 [Polozhij A. (1954) Species novae generis *Astragali* L. e Sibiria media. *Systematics notes on the materials of P. N. Krylov Herbarium of Tomsk State University* [Sistematicheskiye zametki po materialam Gerbariya im. P. N. Krylova Tomskogo gosudarstvennogo universiteta], 77–78: 1–5 (in Russian)]

Положий А. В. (1960) Семейство бобовые – Papilionaceae. *Флора Красноярского края*, Т. 6. Томск, Издательство Томского университета, 94 с. [Polozhij A. V. (1960) Papilionaceae. *Flora of Krasnoyarsk Krai*, Vol. 6. Tomsk, Tomsk University, 94 p. (in Russian)]

Прокопьев Е. П. (2001) *Экология растений (особи, виды, экогруппы, жизненные формы): Учебник для биологических факультетов вузов*. Томск, Томский государственный университет, 340 с. [Prokopiev E. P. (2001) *Ecology of plants (individuals, species, ecogroups, life forms): Textbook for biological faculties of universities*. Tomsk, Tomsk State University, 340 p. (in Russian)]

Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А. (1956) *Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову*. Москва, Сельхозгиз, 472 с. [Ramenskiy L. G., Tsatsenkin I. A., Chizhikov O. N., Antipin N. A. (1956) *Ecological assessment of forage lands by vegetation cover*. Moscow, Selkhozgiz, 472 p. (in Russian)]

Сапронов Н. Л., Вальчак В. И. (2003) Хушминский палеовулканический комплекс: геология и базовая минерализация. *Тунгусский заповедник. Биоценозы северной тайги и влияние на них экстремальных природных факторов. Труды ГПЗ «Тунгусский». Выпуск 1*. Томск, Издательство Томского университета, с. 96–101 [Sapronov N. L., Valchak V. I. (2003) Khushminsky paleovolcanic complex: geology and basic mineralization. *Tunguska Nature Reserve. Biocenoses of the northern taiga and extreme natural impacts on them. Proceedings of the Tunguska State Nature Reserve. Issue 1*. Tomsk, Tomsk University, p. 96–101 (in Russian)]

Сопин В. Ю. (2008) К метеорологической характеристике территории заповедника «Тунгусский». *Труды государственного природного заповедника «Тунгусский». Выпуск 2*. Томск, Издательство НТЛ, с. 7–16 [Sopin V. Yu. (2008) On the meteorological characteristics of the Tunguska State Nature Reserve. *Proceedings of the Tunguska State Nature Reserve. Issue 2*. Tomsk, NTL, p. 7–16 (in Russian)]

Степанов Н. В. (2012) Астрагал Шумиловой – *Astragalus schumilovae* Polozh. *Красная книга Красноярского края. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. Т. 2*. Красноярск, 154 с. [Stepanov N. V. (2012) *Astragalus schumilovae* Polozh. *Red Data Book of Krasnoyarsk Krai. Rare and endangered species of wild plants and fungi. Vol. 2*. Krasnoyarsk, 154 p. (in Russian)]

Степанов Н. В. (2022) Астрагал Шумиловой – *Astragalus schumilovae* Polozh. *Красная книга Красноярского края. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и гри-*

бов. Т. 2. Красноярск, 208 с. [Stepanov N.V. *Astragalus schumilovae* Polozh. *Red Data Book of Krasnoyarsk Krai. Rare and endangered species of wild plants and fungi. Vol. 2.* Krasnoyarsk, 208 p. (in Russian)]

Тимошок Е. Е., Райская Ю. Г., Скороходов С. Н. (2008) Новые и редкие виды цветковых растений для заповедника «Тунгусский» и Тунгусского флористического района. *Труды государственного природного заповедника «Тунгусский». Выпуск 2.* Томск, Издательство НТЛ, с. 82–88 [Timoshok E. E., Rayskaya Yu. G., Skorokhodov S. N. (2008) New and rare species of flowering plants in the Tunguska State Nature Reserve and the Tungus floristic region. *Proceedings of the Tunguska State Nature Reserve. Issue 2.* Tomsk, NTL, p. 82–88 (in Russian)]

Цаценкин И. А. (1967) *Экологические шкалы для растений пастбищ и сенокосов горных и равнинных районов Средней Азии, Алтая и Урала.* Душанбе, Дониш, 225 с. [Tsatsenkin I. A. (1967) *Ecological scales for plants on pastures and hayfields in mountain and plain regions of Central Asia, the Altai and the Urals.* Dushanbe, Donish, 225 p. (in Russian)]

Шумилова Л. В. (1963) Очерк природы района падения Тунгусского метеорита. *Проблема Тунгусского метеорита. Выпуск 1.* Томск, Издательство Томского университета, с. 22–33 [Shumilova L. V. (1963) Essay on the wildlife of the Tunguska meteorite impact site. *Problem of the Tunguska meteor. Issue 1.* Tomsk, Tomsk University, p. 22–23 (in Russian)]

POWO: Plants of the World online. URL: <https://powo.science.kew.org/taxon/479713-1>. Accessed on: 28 Nov. 2022

Tropicos: Tropicos.org. Missouri Botanical Garden. URL: <http://legacy.tropicos.org/Name/13039383>. Accessed on: 28 Nov. 2022

WFO: World Flora Online. URL: <http://www.worldfloraonline.org/search?query=Astragalus+schumilovae>. Accessed on: 28 Nov. 2022

Yakovlev G. P., Sytin A. K., Roskov Y. R. (1996) *Legumes of Northern Eurasia. A checklist.* Kew, Royal Botanic Gardens, 724 p.