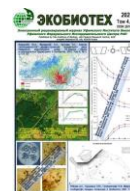




ЭКОБИОТЕХ

ISSN 2618-964X

http://ecobiotech-journal.ru



АНАЛИЗ ЗАКОНОМЕРНОСТЕЙ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ЭНДЕМИЧНОГО ВИДА *HEDYSARUM ARGYROPHYLLUM* LEDEB. НА ЮЖНОМ УРАЛЕ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЯХ

Федорова Ю.А.*, Мулдашев А.А., Кутуева А.Г.

Уфимский Институт биологии Уфимского федерального
исследовательского центра РАН, Уфа

*E-mail: y.fedorova383@gmail.com

ANALYSIS OF THE DISTRIBUTION PATTERNS OF THE ENDEMIC SPECIES *HEDYSARUM ARGYROPHYLLUM* LEDEB. IN THE SOUTHERN URALS AND ADJACENT TERRITORIES

Fedorova Y.A.*, Muldashev A.A., Kutueva A.G.

Ufa Institute of Biology of the Ufa Federal Research Centre
of the Russian Academy of Sciences, Ufa

*E-mail: y.fedorova383@gmail.com

В работе рассмотрено распространение эндемичного степного вида *Hedysarum argyrophyllum* Ledeb. Потенциальный ареал этого вида включает в себя южную оконечность Южного Урала, и доходит до юга Бугульмино-Белебеевской возвышенности. Наиболее значимыми факторами для модели распространения вида оказались изотермальность и температурная сезонность. Эти факторы отражают приуроченность вида к условиям континентального климата. На западе потенциальный ареал совпадает с восточной частью ареала близкого вида *Hedysarum grandiflorum* Pall., однако дифференцируется с ним географически и экологически.

Ключевые слова: *Hedysarum argyrophyllum* ♦ эндемик ♦ моделирование распространения видов ♦ MaxEnt ♦ потенциальный ареал

The paper describes the distribution of the endemic steppe species *Hedysarum argyrophyllum* Ledeb. The potential range of the species includes the southern tip of the Southern Urals and reaches the south of the Bugulmino-Belebeyevskaya Upland. Isothermality and temperature seasonality proved to be the most significant factors for the species distribution model. These factors reflect the confinement of the species to continental climate conditions. In the west, the potential range coincides with the eastern part of the range of the closely related species *Hedysarum grandiflorum* Pall., however the two species differentiate geographically and ecologically.

Keywords: *Hedysarum argyrophyllum* ♦ endemic ♦ species distribution modelling ♦ MaxEnt ♦ potential range

Поступила в редакцию: 18.08.2021

DOI: [10.31163/2618-964X-2021-4-3-171-177](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2021-4-3-171-177)

ВВЕДЕНИЕ

Для эффективной организации охраны редких и исчезающих видов необходимы понимать их требования к среде, а также факторы, лимитирующие их распространение. Понимание лимитирующих факторов позволяет определить риски изменения ареалов видов и прогнозирование их динамики в будущем. В данной работе рассматривается потенциальный ареал и лимитирующие факторы распространения копеечника серебристолистного *Hedysarum argyrophyllum* Ledeb. (Fabaceae), петрофитного вида, эндемичного для Южного Урала. Некоторые авторы рассматривают *H. argyrophyllum* как подвид или географическую расу *Hedysarum grandiflorum* Pall, которая отличается от него некоторыми аспектами опушения, цвета и морфологии венчика [Федченко, 1948]. Благодаря большому полиморфизму этих видов, по указанным признакам их разграничение весьма затруднительно. Они надежно определяются только по цвету венчика в цветущем состоянии – у первого они обычно белые и желтоватые; у второго – всегда ярко-розовые. Тем не менее, эти виды характеризуются самостоятельными ареалами и имеют существенные экологические различия, что говорит об их видовой самостоятельности. В зоне контакта

ареалов этих видов встречаются переходные по окраске венчика популяции, которые, видимо, имеют гибридное происхождение, и относятся к копеечнику многоцветному (*H. × polychromum* Kulikov) [Куликов, 1998]. В настоящей работе *H. argrophyllum* рассматривается как отдельный вид, близкородственный к *H. grandiflorum*.

H. argrophyllum является редким видом для Южно-Уральского региона и включен в Красные книги Республики Башкортостан [Красная книга..., 2011], Челябинской [Красная книга..., 2017] и Оренбургской областей [Красная книга..., 2019]. *H. argrophyllum* – многолетнее травянистое растение 25–40 см высотой с длинным стержневым корнем [Федченко, 1948]. Цветет в мае–июне, плодоносит в июне–августе, размножение семенное. Этот вид встречается на органогенно-щербнистых или малоразвитых черноземовидных каменистых почвах в горно-степной зоне в петрофитных степях союзов *Carici supinae-Stipion zaleskii* Korolyuk 2017 [Абрамова и др., 2019] и *Helictotricho-Stipion* Toman 1969 [Голованов и др., 2015]. Сообщества с участием *H. argrophyllum* в Башкирском Предуралье (Общий Сырт) приурочены исключительно к выходам карбонатных пород (известняки, мергели, редко гипсы); на Зилаирском плато и в Зауралье – к выходам различных кислых пород (туфы, конгломераты, яшмы и пр.) и локальным выходам известняков. Сообщества с участием этого вида приурочены к южным склонам холмов и к их вершинам. *H. argrophyllum* также встречается на относительно выровненных участках степей, нарушенных выпасом. Целью работы являлся анализ потенциального ареала и основных факторов, влияющих на распространение *H. argrophyllum*.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для построения модели применен метод максимальной энтропии, реализованный в программном обеспечении MaxEnt 3.4.1 [Phillips et al., 2021]. В качестве исходного материала для моделирования использованы данные о 81 местонахождении вида с точными геопривязками, взятых из гербарных этикеток Гербария УИБ УФИЦ РАН (UFA), а также данных GBIF [GBIF.org, 2021a] и публикаций [Абрамова и др., 2019]. Для предотвращения переобучения модели использованы локалитеты, расположенные не ближе чем в трех километрах друг от друга. Отбор проводился с помощью пакета spThin в R [Aiello-Lammens et al., 2015]. Для валидации модели также использованы сведения о местонахождениях исследуемого вида с неточными геопривязками из Красных книг Челябинской и Оренбургской областей [Красная книга..., 2017; Красная книга..., 2019]. Чтобы оценить различия в местообитаниях близкородственных видов, использованы данные о местонахождениях *H. grandiflorum* по данным GBIF [GBIF.org, 2021b].

В качестве переменных среды использован набор из 19 биоклиматических переменных BIOCLIM [Nix, 1986; Booth et al., 2014] из базы данных CHELSA [Karger et al., 2017]. Для характеристики рельефа использованы переменные цифровой модели рельефа GMTED2010 [Danielson, Gesch, 2011]. Так как изучаемый вид является петрофитным, были также использованы данные о содержании крупных частиц почвы (> 2 мм) в поверхностном слое от 0 до 5 см [Poggio et al., 2021]. Разрешение всех слоев переменных составляло 30 угловых секунд. При построении модели использованы стандартные настройки программы (Auto features, параметр регуляризации = 1, число итераций = 500), а также применена пятикратная перекрестная проверка (для каждого из пяти повторов 20 % точек использовано в качестве тестовой выборки, и итоговая модель представляет собой среднее из пяти повторов). В качестве минимального порога пригодности использован порог

Maximum test sensitivity plus specificity (Максимальное значение чувствительности плюс специфичности для тестовой выборки). В случае высокой корреляции двух переменных при моделировании (тест Пирсона $> 0,7$) в модели использовалась только одна экологически более значимая переменная.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Рассчитанная модель потенциального ареала *H. argrophyllum* показана на рис. 1. По степени пригодности условия местообитания разделены на три градации: с низкой (0,37 – 0,58), средней (0,58 – 0,79) и высокой пригодностью (0,79 – 1,00). Кроме потенциального ареала *H. argrophyllum* на рис.1 приведены известные местонахождения близкого вида *H. grandiflorum*. Из рисунка видно, что два вида пространственно дифференцированы друг с другом. Вид с более широким географическим и экологическим ареалом, *H. grandiflorum*, встречается на территории Республики Башкортостан и Оренбургской области в местообитаниях, которые для *H. argrophyllum* являются низкопригодными или непригодными, что свидетельствует о потенциальной большей засухоустойчивости *H. argrophyllum* и его приуроченности к более каменистым склонам.



Рис. 1. Потенциальный ареал *Hedysarum argrophyllum* Ledeb. и локалитеты близкого к нему вида *Hedysarum grandiflorum* Pall. на Южном Урале.

Высоко- и среднепригодные условия местообитания *H. argrophyllum* распространены в Предуралье (восточные отроги Общего Сырта), на южной оконечности Южного Урала (Зилаирское плато) и, рассеяно, в Зауралье. Они также распространены южнее в Сакмаро-Уральском холмисто-увалистом междуречье Оренбургской области вплоть до территории

Казахстана, где средне- и высокопригодные условия местообитания постепенно заменяются на низкопригодные. Вдобавок они встречаются в юго-западной части Челябинской области. Западнее, в Самарской и Саратовской областях также присутствуют низкопригодные условия местообитания этого вида, однако *H. argrophyllum* на этих территориях замещается на вид *H. grandiflorum*. Северная граница потенциального ареала не выходит за пределы уровня широтного течения р. Белой.

На рисунке 2 приведена пригодность условий местообитания рассматриваемого вида в его известных геопривязанных локалитетах. Из 81 локалитета в 47 выявлена высокая пригодность местообитания, в 22 – средняя, и в 9 – низкая. Пригодность трех локалитетов, расположенных по периметру потенциального ареала, оказалась ниже порогового значения, однако эти не крупные по размеру локалитеты расположены в непосредственной близости к территориям с низкой пригодностью условий местообитания. Возможно, они не попадают в область с низкой пригодностью вследствие недостаточно высокого разрешения слоев, приводящему к загромождению мозаики пригодности условий местообитания в пределах достаточно крупных пикселей.

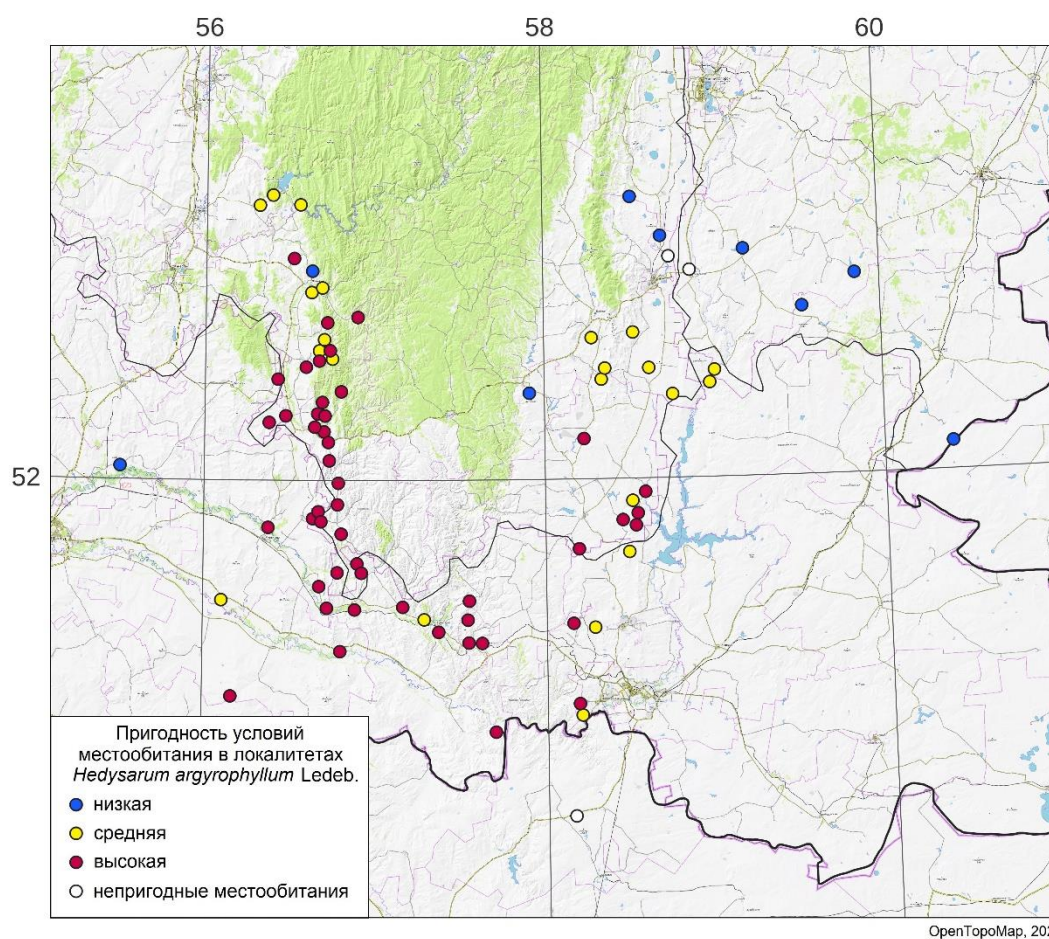


Рис. 2. Пригодность условий местообитания в известных локалитетах *Hedysarum argrophyllum* Ledeb. на Южном Урале.

Рассмотрим факторы, влияющие на распространение и потенциальный ареал *H. argrophyllum* (табл. 1). При отборе предикторов переменные высоты над уровнем моря высоко коррелировали с биоклиматическими переменными среды и слоем крупных частиц почвы, поэтому не были использованы. Наиболее значимыми при построении модели являлись переменные bio 4 (температурная сезонность), bio 6 (минимальная температура

наиболее холодного месяца) и bio 18 (количество осадков в наиболее теплый квартал). Наибольший процентный вклад в модель при этом внесла переменная bio 4 (температурная сезонность), отражающая континентальность климата, характерную для степных ландшафтов вследствие отсутствия элементов ландшафта, сглаживающих перепады температуры (крупные водоемы, леса и т.д.). С экологической точки зрения минимальная температура наиболее холодного месяца (bio 6) – важный фактор, от которого зависит степень промерзания почвы на выдуваемых участках каменистых склонов, к которым приурочен рассматриваемый вид. Важность этого фактора подтверждается как высоким процентным вкладом, так и высоким значением теста пермутации. Изотермальность (bio3), также, как и температурная сезонность, отражает континентальность климата. Таким образом, 77% вклада в модель потенциального ареала *H. argyrophyllum* имели температурные характеристики, обуславливающие континентальный засушливый климат.

Конечно, на современную картину распространения *H. argyrophyllum* оказали влияние и другие факторы – в первую очередь, подстилающие породы. Так, вид отсутствует на большей части Зилаирского плато, где выявлены высокопригодные по климатическим факторам условия местообитания. Однако на этой территории распространены различные глинистые и кремнистые сланцы, где отсутствуют не только *H. argyrophyllum*, но почти все кальцефильные эндемичные бобовые Южно-Уральского региона: многие виды родов *Astragalus* L., *Hedysarum* L. и *Oxytropis* DC. Заметна также четкость границ между распространением *H. argyrophyllum* и *H. grandiflorum*. В зоне контакта распространения *H. grandiflorum* с выявленными участками с высокопригодными условиями местообитания для *H. argyrophyllum* распространены популяции с промежуточными признаками (*H. × polychromum*), что говорит о взаимной генетической ассимиляции двух близкородственных видов.

Таблица 1. Вклад переменных среды, использованных при построении модели потенциального ареала *Hedysarum argyrophyllum* Ledeb. на Южном Урале

Переменная	Процентный вклад, %	Пермутационный тест, %
bio 4	34,4	44,4
bio 3	22,0	3,8
bio 6	15,1	36,7
bio 19	14,9	5,0
bio 18	9,8	9,5
Крупные частицы почвы	3,7	0,6

В построение модели также имели вклад два фактора среды, характеризующие режим увлажнения: количество осадков в наиболее холодный (bio 19) и теплый (bio 18) кварталы. Большой вклад имело количество осадков в наиболее холодный квартал, которое определяет весеннюю влагообеспеченность почвы. Меньшая роль количества осадков в наиболее теплый квартал связана с биологическими особенностями вида, а именно корневой системы, которая позволяет достигать горизонтов сохранения влажности в грунте даже в условиях экстремальной засухи. Несмотря на произрастание рассматриваемого вида в петрофитных степях, вклад каменистости верхнего слоя почвы составляет всего 3,7%. Вероятно, это

связано с тем, что в данном случае решающим фактором является не каменистость верхнего горизонта почвы, а ее мелкопрофильность.

Проведенное исследование показывает, что в целом по экологическим требованиям виды *H. argrophyllum* и *H. grandiflorum* достаточно хорошо дифференцированы друг от друга. Вид *H. argrophyllum* отличается приуроченностью к более ксерофитным и каменистым местообитаниям. *H. grandiflorum* больше приурочен к эрозионным уступам склонов с деградированными в различной степени почвами (порой смытыми до материнских пород). Почти все известные локалитеты *H. argrophyllum* попадают в области с высокой и средней пригодностью условий местообитания. Специфика местообитаний соответствует литературным данным об особенностях горно-лесостепных ландшафтов конца плейстоцена (распространение петрофитных степных ландшафтов с аридным климатом) [Крашенинников, 1937]. В настоящее время еще одним лимитирующим фактором распространения этого вида является выпас скота, который с одной стороны создает условия для возобновления этого вида, а с другой – растения поедаются животными и повреждаются их копытами. С возрастанием климатических изменений роль этого фактора может резко возрасти вследствие падения продуктивности степных сообществ при уменьшении количества летних осадков [Xu et al., 2016].

ФИНАНСОВАЯ ПОДДЕРЖКА

Работа выполнена в рамках государственного задания Минобрнауки России № 075-00326-19-00 по теме № АААА-А18-118022190060-6 и при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований в рамках научного проекта № 19-34-90028.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абрамова Л.М., Мустафина А.Н, Каримова О.А. Шигапов З.Х. Структура и состояние популяций трех редких видов рода *Hedysarum* (Fabaceae) на Южном Урале // Ботанический Журнал. 2019. Т. 104 (5). С. 729–740. DOI: 10.1134/S0006813619040021
2. Абрамова Л.М. и др. К экологии редких степных видов рода *Iris* на Южном Урале // Вестник Томского государственного университета // Биология. 2019. №. 48. С. 56–72. DOI: 10.17223/19988591/48/3
3. Голованов Я.М., Ямалов С.М., Абрамова Л.М. О двух новых ассоциациях петрофитных степей Южного Урала // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2015. Т. 17 (4). С. 122–129.
4. Красная книга Оренбургской области: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных, растений и грибов. Изд. 2-е, доп. и перераб. Воронеж: ООО «МИР», 2019. 488 с.
5. Красная книга Республики Башкортостан: в 2-х т. Т. 1. Растения и грибы. 2-е изд. доп. и перераб. /под ред. д-ра биол. наук, проф. Б.М. Миркина. Уфа: МедиаПринт, 2011. 384 с.
6. Красная книга Челябинской области: животные, растения, грибы. Изд. 2-е, М.: ООО «Реарт». 2017. 504 с.
7. Крашенинников И.М. Анализ реликтовой флоры Южного Урала в связи с историей растительности и палеогеографией плейстоцена // Сов. ботаника, 1937. Т. 4. С. 10-35
8. Куликов П.В. Флористические находки на Южном Урале (Челябинская область) // Бот. журн. 1998. Т. 83 (12). С. 137–145
9. Федченко Б.А. Копеечник – *Hedysarum* L. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. Т. 13. С. 301–318.

10. Aiello-Lammens M.E., et al. spThin: an R package for spatial thinning of species occurrence records for use in ecological niche models // *Ecography*. 2015. V. 38 (5). P. 541–545. DOI: [10.1111/ecog.01132](https://doi.org/10.1111/ecog.01132)
11. Danielson J.J., Gesch D.B. Global multi-resolution terrain elevation data 2010 (GMTED2010). 2011. US Department of the Interior, US Geological Survey. 26 p. DOI: [10.5066/F7J38R2N](https://doi.org/10.5066/F7J38R2N)
12. GBIF.org 2021a *Hedysarum argrophyllum* Ledeb. 26 May 2021 DOI: [10.15468/dl.qnuzwx](https://doi.org/10.15468/dl.qnuzwx)
13. GBIF.org 2021b *Hedysarum grangiflorum* Pall. 29 July 2021 DOI: [10.15468/dl.fmnj3p](https://doi.org/10.15468/dl.fmnj3p)
14. Phillips S.J., Dudík M., Schapire R.E. [Internet] Maxent software for modeling species niches and distributions (Version 3.4.1). Available from url: http://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/maxent/. Accessed on 2021-8-9.
15. Nix H.A. A Biogeographic Analysis of Australian Elapid Snakes. 1986. In: Longmore, R., Ed., *Atlas of Elapid Snakes of Australia*. Australian Flora and Fauna Series 7. Canberra: Australian Government Publishing Service. P. 4–15.
16. Booth T.H., Nix H.A., Busby J.R., Hutchinson M.F. BIOCLIM: the first species distribution modelling package, its early applications and relevance to most current MAXENT studies // *Diversity and Distributions*. 2014. V. 20 (1). P. 1–9. DOI: [10.1111/ddi.12144](https://doi.org/10.1111/ddi.12144)
17. Karger D.N. et al. Climatologies at high resolution for the Earth land surface areas // *Scientific Data*. 2017. V. 4 P. 170122. DOI: [10.1038/sdata.2017.122](https://doi.org/10.1038/sdata.2017.122)
18. Poggio L. et al. SoilGrids 2.0: producing soil information for the globe with quantified spatial uncertainty // *Soil*. 2021. V. 7(1). P. 217–240. DOI: [10.5194/soil-7-217-2021](https://doi.org/10.5194/soil-7-217-2021)
19. Xu Z. et al. Ecosystem responses to warming and watering in typical and desert steppes // *Scientific Reports*. 2016. V. 6. P. 34801. DOI: [10.1038/srep34801](https://doi.org/10.1038/srep34801)