

УДК 581.55 (477.60)

Ю.В. Ибатулина

Донецкий ботанический сад НАН Украины
пр-т Ильича 110, г. Донецк 83059 Украина
e-mail: j.ibatulina@yandex.ru

ИНДИКАТОРНЫЕ СВОЙСТВА ЭКОЛОГО-ДЕМОГРАФИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *THALICTRUM MINUS* L.

Ценопопуляция, возрастная структура, виталитетная структура, пространственная структура, фитоценоз, резерватогенная сукцессия

ІНДИКАЦІЙНІ ЯКОСТІ ЕКОЛОГО-ДЕМОГРАФІЧНОЇ СТРУКТУРИ ЦЕНОПОПУЛЯЦІЙ *THALICTRUM MINUS* L. Ю.В. Ібатуліна. – Виявлені особливості вікової, віталітетної, просторової структур, щільності ценопопуляцій *Thalictrum minus* L. у фітоценозах на різних стадіях резерватогенної сукцесії різнотравно-типчакково-ковилового степу на змитих чорноземах. Встановлено, що особливості популяційних параметрів *T. minus* у степових рослинних угрупованнях можуть мати індикаційне значення і маркувати конкретну стадію резерватогенної сукцесії рослинності.

ИНДИКАТОРНЫЕ СВОЙСТВА ЭКОЛОГО-ДЕМОГРАФИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *THALICTRUM MINUS* L. Ю.В. Ибатулина. – Виявлены особенности возрастной, виталитетной, пространственной структур, плотности ценопопуляций *Thalictrum minus* L. в фитоценозах на разных стадиях резерватогенной сукцессии разнотравно-типчакково-ковыльной степи на смытых черноземах. Установлено, что особенности популяционных параметров *T. minus* в степных растительных сообществах могут иметь индикационное значение и маркировать конкретную стадию резерватогенной сукцессии растительности.

INDICATOR FEATURES OF ECOLOGIC AND DEMOGRAPHIC STRUCTURE OF THE POPULATIONS *THALICTRUM MINUS* L. Yu.V. Ibatulina. – The features of age, vitality and spatial structures and density of *Thalictrum minus* L. cenopopulations were revealed in phytocenoses which are at the different stages of reservatogenous succession of a mixed grasses-blue-grass-feather-grass steppe on eroded black soil. It is established that the features of *T. minus* population parameters can be used as indicators and mark a certain stage of vegetation reservatogenous succession.

Полное исключение воздействия факторов антропогенного характера на степной растительный покров способствует его мезофитизации. Происходит изменение экологических условий и ускоряются деструктивные резерватогенные преобразования, что отражается в увеличении скорости сокращения площади дерновиннозлаковых сообществ, расширения участков под корневищно-злаковыми и разнотравными ценозами, замене доминирующих ксерофитных видов, в том числе эдификаторов степных фитоценозов. Это приводит к исчезновению зональных сообществ с доминированием видов родов *Stipa* L. и *Festuca* L. и формированию "нетипичных" корневищных фитоценозов (Боровик, Боровик, 2006; Гавриленко, 2007; Деркач, 2007). Поэтому проблема сохранения биоразнообразия на территориях природно-заповедного фонда остаётся актуальной. Её решению может способствовать организация мониторинговых наблюдений ценопопуляций отдельных видов растений, растительных сообществ в целом. При мониторинге растительности следует обязательно учитывать изменения структуры ценопопуляций видов растений, составляющих степные растительные сообщества. Они являются надёжным показателем сукцессионных преобразований фитоценозов, что упрощает планирование и

проведение мероприятий, направленных на сохранение и восстановление фитоценозов на территории природно-заповедного фонда. Изучение таких изменений важно для понимания механизмов, обеспечивающих устойчивость экосистем. На первый план выходят такие базовые параметры как численность, плотность, возрастная и пространственная структуры ценопопуляций степных видов растений.

Цель работы – выявить индикаторные особенности эколого-демографической структуры ценопопуляций *Thalictrum minus* L., которые могут отражать состояние растительных сообществ на разных стадиях резерватогенной сукцессии разнотравно-типчаково-ковыльной степи на смытых чернозёмах.

Материал и методика исследования

В качестве примера индикатора для определения состояния растительных сообществ на различных стадиях резерватогенной сукцессии приводим изменения популяционных параметров длиннокорневищного вида *Thalictrum minus*, ценопопуляции которого присутствуют в сообществах на всех стадиях резерватогенной сукцессии, а не только в определённые моменты их развития.

Наблюдения осуществляли на территории регионального ландшафтного парка (РЛП) "Донецкий кряж" с 2004 по 2012 год. Геоботанические и популяционные исследования проводили методом закладки трансект и пробных площадей (случайный отбор пробных площадей) (Гиляров, 1990; Заугольнова и др., 1993).

Выделение возрастных групп, изучение возрастной структуры осуществляли по общепринятой методике (Уранов, Смирнова, 1969; Заугольнова, 1977; Злобин, 1989). При обозначении онтогенетических групп использовали индексацию, предложенную А.А. Урановым (1975): *p* – всходы, *j* – ювенильные особи, *im* – имматурные, *v* – виргинильные, *g₁* – молодые генеративные, *g₂* – зрелые генеративные, *g₃* – старые генеративные, *ss* – субсенильные, *s* – сенильные. Через соотношение онтогенетических групп определяли возрастную состав ценопопуляций исследуемых степных видов, их базовые возрастные спектры. По преобладанию в возрастных спектрах определённых возрастных категорий определяли тип ценопопуляций.

Виталитетную структуру изучали по методике Ю.А. Злобина (1989). По уровню виталитета особи подразделяли на три основных класса: "а" – высший, "b" – средний, "с" – низший. После установления виталитета особей оценку качества ценопопуляций осуществляли по долевого участию особей разного виталитета в составе ценопопуляций. По качеству ценопопуляции подразделяли на три основных типа: процветающие –

$$Q = \frac{(a + b)}{2} > c, \text{ равновесные} - Q = \frac{(a + b)}{2} = c, \text{ депрессивные} - Q = \frac{(a + b)}{2} < c, \text{ где } Q - \text{индекс качества ценопопуляции; "a", "b", "c", - соответствующие частоты особей высшего, среднего и низшего классов.}$$

Все оценки качества особей были сопряжены с конкретным возрастным состоянием. Для выявления ключевых признаков нами был применён факторный анализ. При определении виталитетного состояния был выбран такой морфометрический параметр как высота растений, поскольку он является довольно информативным и не приводит к уничтожению растения.

Основные типы пространственного распределения особей определяли по общепринятым методикам (Гиляров, 1990). Для предварительного установления типа размещения особей по площади использовали отношение дисперсии к среднему: $\frac{\sigma^2}{\bar{m}}$, где σ^2 – дисперсия, \bar{m} – средняя. Если оно близко к единице, то исследуемое распределение случайное, если больше – контагиозное, если меньше – регулярное.

Как основу при определении стадий сукцессии степной растительности в резерватах использовали подходы, изложенные в работах В.С. Ткаченко (Ткаченко та ін., 1998; Ткаченко, 2004), А.З. Глухова, О.М. Шевчук и других исследователей (Глухов, Шевчук, Кохан, 2008; Глухов та ін., 2008; Рослинність УРСР, 1973).

В качестве счетной единицы использовали парцеллу.

Результаты исследования и их обсуждение

Ковыльная стадия развития растительных сообществ (умеренная пастбищная нагрузка). Ценопопуляции *T. minus* в фитоценозах на этой стадии развития относятся к нормальным, неполноценным, стареющим ценопопуляциям, в возрастном спектре преобладают старые генеративные особи. Несмотря на способность к интенсивному вегетативному размножению, участие особей, находящихся на ранних этапах онтогенеза, незначительно (рис. 1).

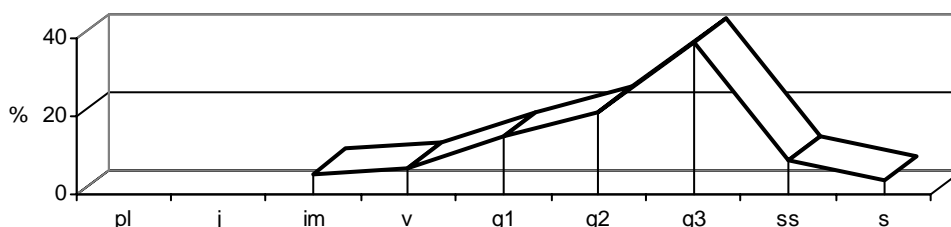


Рис. 1. Возрастная структура ценопопуляций *Thalicttrum minus* в фитоценозах на ковыльной стадии резерватогенной сукцессии разнотравно-типчаково-ковыльной степи на смытых чернозёмах

Ценопопуляции *T. minus* являются саморегулирующимися системами, то есть не зависят от заноса зачатков извне, что демонстрирует присутствие в их возрастном составе молодых вегетативных растений. Их незначительная доля связана с тем, что особи, возникшие в результате вегетативного размножения, характеризуются более быстрыми темпами прохождения онтогенетического развития, чем генеты, и они быстро пополняют следующую возрастную группу.

Невысокая плотность ценопопуляций данного вида-ассектатора (таблица), а также неполноценность их возрастного спектра являются следствием его невысокой конкурентоспособности. В результате влияния плотнодерновинных эдификаторов степных фитоценозов (виды родов *Stipa* и *Festuca*), характеризующихся существенным обилием и образующих плотное задернение, ценопопуляции *T. minus* не в состоянии успешно пополнять популяции молодыми растениями из-за угнетения размножения. Но наличие в них небольшого количества молодых вегетативных особей свидетельствует о том, что вегетативное размножение, хоть и не на высоких темпах, присутствует, что, при меньшей смертности вегетативно образованных растений, обеспечивает цикличность смены поколений, хотя и не очень эффективную.

Продолжительное отсутствие возможности для эффективного прорастания и приживания подроста может привести к переходу таких ценопопуляций в регрессивное состояние, а впоследствии и к выбыванию из состава фитоценозов вследствие старения и гибели растений. Даже появление свободных участков в результате гибели растений не гарантирует появления молодых особей данных видов, поскольку оно может оказаться занятым представителем более конкурентоспособного вида.

Плотность, пространственная и виталитетная структуры ценопопуляций *Thalicttrum minus* L. в фитоценозах на разных стадиях резерватогенной сукцессии разнотравно-типчаково-ковыльной степи на смытых чернозёмах

Стадия резерватогенной сукцессии	Плотность (особей/м ²) $\frac{\sigma^2}{m}^*$	Виталитетный спектр			
		c	b	a	Q
1	2	3	4	5	6
Ковыльная	$\frac{1,50 \pm 0,70}{3,10}$	0,360	0,280	0,360	0,320 < c
Типчаковая	$\frac{2,30 \pm 0,80}{2,50}$	0,600	0,280	0,120	0,440 < c
Корневищно-злаковая	$\frac{5,10 \pm 1,00}{1,80}$	0,320	0,400	0,280	0,340 > c

Окончание таблицы

1	2	3	4	5	6
Злаково-разнотравная	$\frac{9,40 \pm 1,30}{0,95}$	0,160	0,440	0,400	0,420 > c
Кустарниковая (формация <i>Caraganea fruticis</i>)	$\frac{18,10 \pm 2,60}{0,92}$	0,400	0,360	0,240	0,300 < c
Кустарниковая (формация <i>Amygdalea nanae</i>)	$\frac{24,30 \pm 3,70}{1,02}$	0,440	0,200	0,360	0,280 < c

Примечание: $\frac{\sigma^2}{m}$ * – отношение дисперсии к средней.

Что же касается жизненности ценопопуляций вида-ассектатора, то в них значительно снижено количество особей с высокой жизненностью и существенно доминируют растения третьего виталитетного класса вследствие сильного воздействия со стороны эдификаторов степных фитоценозов (таблица). Это играет стабилизирующую роль, поскольку особи третьего виталитетного класса характеризуются замедлением темпа онтогенетического развития, что обеспечивает сохранение если не полноты возрастного состава, то некоторого его разнообразия при наличии длительных перерывов в возобновлении.

Ещё одним важным показателем положения видов растений в фитоценозах является тип пространственной структуры их ценопопуляций. Случайное, как и регулярное размещение особей в пространстве, свидетельствует о более благоприятных условиях существования, которые в большей степени отвечают требованиям видов. В большинстве растительных сообществ ценопопуляции *T. minus* характеризуются контагиозным типом размещения особей в пространстве (таблица). Это говорит об угнетении вида в сообществе. Данный тип размещения сохраняется из-за отклонения условий существования от потребностей вида (или в фитоценозах, которые подвергаются существенной антропогенной нагрузке). Контагиозное размещение растений увеличивает устойчивость вида и сохраняется за счёт того, что в группах вследствие ограничения роста нет интенсивной дифференциации особей а, следовательно, ослаблена конкуренция между ними. Такой тип пространственной структуры ценопопуляций сохраняется и в том случае, если вид подвергается сильному конкурентному воздействию со стороны других видов. Кроме того, размещение особей в ценопопуляциях видов растений зависит и от некоторых их биологических характеристик: преобладание вегетативного способа размножения также может способствовать формированию компактных скоплений молодых особей возле материнских растений. В результате размещение особей будет носить групповой характер (Титов, 1978; Титов, Шереметьев, 1984; Ібатуліна, 2007). Ещё одним немаловажным фактором, принимающим участие в формировании пространственной структуры, является неоднородность среды обитания.

Степные растительные сообщества, в которых ценопопуляции *T. minus* обладают описанными характеристиками, не испытывают существенной угрозы своему существованию, в дальнейшем будут сохранять свою структурно-функциональную организацию на соответствующем уровне, что будет препятствовать появлению и развитию деструктивных изменений, приводящих к исчезновению типичной степной растительности. В фитоценозах с подобной структурой ценопопуляций *T. minus* доминируют ксерофитные степные ценозообразователи, которые представлены в большом разнообразии. Ценопопуляции таких эдификаторов степных фитоценозов как *Festuca rupicola* Neuff., *F. valesiaca* Gaudin, *Stipa capillata* L., *S. dasyphylla* (Czern. ex Lindem.) Trautv., *S. lessingiana* Trin. et Rupr., *S. joannis* Čelak. в этих фитоценозах относятся к нормальным, полночленным, зрелым или стареющим, с преобладанием в возрастном спектре средне-возрастных или старых генеративных растений. Ценопопуляции типичных степных видов, в том числе эдификаторов, в фитоценозах при указанных условиях существования занимают прочное положение, что является основанием для прогнозирования дальнейшего сохранения их структурно-функциональной организации, а, следовательно, и сообществ в целом. Сложность возрастного состава ценопопуляций степных видов является выражением их приспособления к изменчивым условиям среды и сосуществованию с другими видами. Наличие в ценопопуляции всех возрастных групп, от покоящихся зачат-

ков до сенильных особей, позволяет наиболее полно использовать ресурсы среды обитания, что укрепляет положение видов в сообществах. При условии постоянной умеренной нагрузки можно исключить угрозу их существованию.

Данные растительные сообщества, подвергающиеся умеренной регулируемой антропогенной нагрузке, относятся к мало нарушенным, занимают небольшие плакорные участки и пологие склоны холмов и относятся к следующим формациям: *Stipeta lessingianae petrophytae*, *Stipeta ucrainicae petrophytae*, *Stipeta capillatae petrophytae*, *Stipeta dasyphyllae petrophytae*, *Stipeta joannis petrophytae*, *Festuceta valesiaca petrophytae*.

Здесь в малом обилии отмечены *Vicia tenuifolia* Roth., *Trifolium montanum* L., *T. alpestre* L., *Medicago romanica* Prod., *Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. ex Woloszcz.) Klaskova., *Filipendula vulgaris* Moench, *Fragaria viridis* Duchesne, *Euphorbia stepposa* Zoz, *Medicago romanica* Prodan, *Adonis wolgensis* Steven, *Astragalus pubiflorus* DC. и др. Фооновыми растениями здесь также являются *Jurinea brachycephala* Klovov, *Salvia nutans* L., *Linum czerniaëvii* Klovov. Однолетних растений в составе травостоя этих степей немного. Из эфемеров и эфемероидов встречаются *Androsace elongata* L., *Erophila verna* (L.) Besser, *Gagea bulbifera* (Pall.) Salisb., *G. ucrainica* Klovov, *Hyacinthella pallasiana* (Steven) Losinsk., *Tulipa ophiophylla* Klovov et Zoz, *Ornithogalum gussonii* Ten., *Valerianella costata* (Steven) Betcke, *Viola kitaibeliana* Schult. и др., которые поселяются на свободных участках между дерновинами злаков. Из кустарников могут иногда встречаться в незначительном количестве *Amygdalus nana* L., *Caragana frutex* (L.) C. Koch. Часто встречаются такие ксерофитные кустарнички и полукустарнички как *Thymus dimorphus* Klovov et Des-Shost., *Teucrium polium* L., *Alyssum tortuosum* Waldst. et Kit. ex Willd. Характерными являются *Aurinia saxatilis* (L.) Desv., *Thymus graniticus* Klovov et Des.-Shost., *Th. pseudograniticus* Klovov et Des.-Shost. и др. Из злаков преобладают *Koeleria cristata* (L.) Pers., *S. lessingiana*, *F. valesiaca*, *Poa angustifolia* L. Кроме того, могут встречаться *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub, *B. riparia* (Rehmann) Holub. Обилие длиннокорневищных злаков и осок незначительно. Видовая насыщенность на 100 м² составляет 50–80 видов, проективное покрытие может достигать 90%, чаще всего 50–70%.

Типчаковая стадия резерватогенной сукцессии (недостаточная антропогенная нагрузка). Ценопопуляции *T. minus* являются нормальными полночленными зрелыми, возрастной состав характеризуется возросшим участием особей групп, составляющих левую часть возрастного спектра, максимум приходится на группу средневозрастных генеративных растений (рис. 2). Возрастает плотность ценопопуляций данного вида по срав-

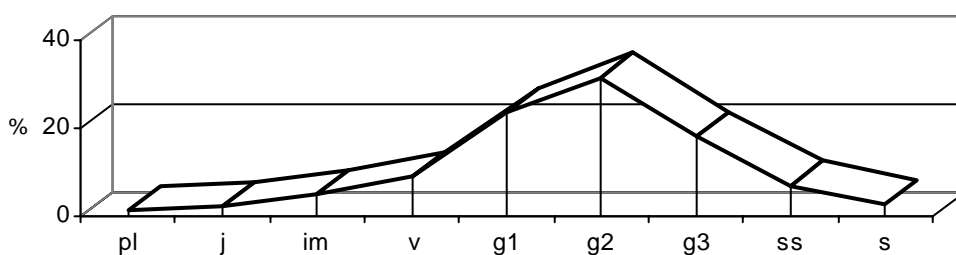


Рис. 2. Возрастная структура ценопопуляций *Thalictrum minus* в фитоценозах на типчаковой стадии резерватогенной сукцессии разнотравно-типчаково-ковыльной степи на смытых чернозёмах

нению с ценопопуляциями в фитоценозах на ковыльной стадии развития. Ценопопуляции *T. minus* относятся к депрессивному виталитетному типу, особи размещены контагиозно (таблица). Растительные сообщества мало чем отличаются по своему флористическому, биоморфологическому, экологическому составам от фитоценозов на ковыльной стадии развития. Несколько меняется соотношение между видами, их обилие: виды рода *Stipa* уже занимают положение субдоминантов, а доминирование переходит к *F. valesiaca* (Приходько и др., 2013). Общее проективное покрытие колеблется от 70 до 100%, чаще всего составляет 70–80%. Уже необходимо пересматривать существующие режимы использования территории, где отмечены степные растительные сообщества, в которых

намечаются преобразования резерватогенного характера. Со временем мезофитизация растительного покрова может привести к трудно поддающимся коррекции изменениям организации фитоценозов и формированию лугово-степных и луговых растительных сообществ.

Корневищно-злаковая стадия резерватогенной сукцессии. Ценопопуляции *T. minus* являются нормальными полночленными, зрелыми. Возрастной состав характеризуется ещё большим увеличением доли молодых вегетативных растений, но всё ещё доминируют средневозрастные генеративные растения (рис. 3).

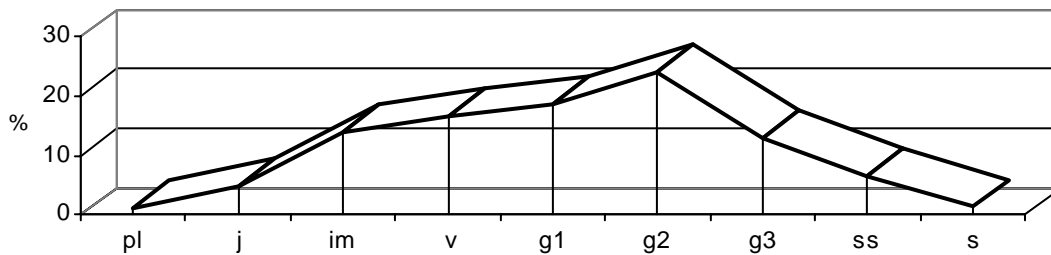


Рис. 3. Возрастная структура ценопопуляций *Thalicttrum minus* в фитоценозах на корневищно-злаковой стадии резерватогенной сукцессии разнотравно-типчаково-ковыльной степи на смытых чернозёмах

Плотность произрастания *T. minus* неуклонно возрастает (таблица), что свидетельствует о том, что вид занимает всё более прочное положение в данных фитоценозах. Ценопопуляции *T. minus* являются процветающими, особи образуют близко расположенные плотные скопления (таблица). Вид, являясь более активным в меняющихся в его пользу условиях, постепенно захватывает новые территории наряду с некоторыми другими длиннокорневищными видами (*Vicia tenuifolia*, *Bromopsis inermis*, *Elytrigia repens* и т.д.). Усиление резерватогенных процессов, ведущих к ухудшению условий местообитания для типичных степных ксерофитных видов, может привести к исчезновению не только некоторых конкретных видов растений, но и полной замене эдификаторов-доминантов, образующих среду существования для других степных видов-ассектаторов. На дне балок, водосборных понижений в растительных сообществах с такими популяционными показателями *T. minus* увеличивается роль корневищных злаков и мезоксерофитного разнотравья, которые очень быстро захватывают пологие склоны, плато. К тому же, отмечено, что такие виды имеют заметную приуроченность к микродепрессиям рельефа и увеличению мощности гумусового слоя (Ткаченко и др., 1998).

Недостаточная антропогенная нагрузка в целом способствует таким изменениям. В условиях заповедания накопление гумуса и мелкозёма на каменистых грунтах со временем начинает преобладать над процессами выветривания и смыва, что может способствовать благоприятному развитию эдафотопов (Ткаченко, 2004). С другой стороны, накопление мёртвого растительного опада влечет изменение гидротермического режима. Таким образом, более мезофитные виды, в том числе длиннокорневищные злаки, получают преимущество перед ксерофитными степными видами. После ослабления или полного исключения антропогенного влияния на растительный покров *E. repens* быстро увеличивает свою роль в степных фитоценозах, в таких условиях его эксплерентные свойства придают ему ряд преимуществ и обеспечивают высокое ценотическое значение в резерватогенных сукцессиях. Подобные качества есть и у *Bromopsis inermis*. Такие растительные сообщества на северных и восточных склонах начинают встречаться чаще всего в средней их части, на плато приурочены к микродепрессиям рельефа, а в условиях, подобных абсолютно заповедному режиму, полностью теряют это закрепление и встречаются везде. Ценопопуляции плотнoderновинных ксерофитных степных эдификаторов в фитоценозах на этой стадии развития уже не играют значительной роли. Они, в лучшем случае, могут сохранять разнообразие возрастного состава ценопопуляций (средняя часть крутого склона южной экспозиции), но плотность уже низкая (не более $3,6 \pm 1,3$ особ./м²) и особи в таких сообществах размещены преимущественно контагиозно, что свидетель-

ствует об ухудшении условий существования. Такой тип размещения способствует выживанию особей, увеличивает способность к сопротивлению стрессу, что увеличивает шансы на существование самих ценопопуляций. В большинстве случаев, ценопопуляции относятся к старым неполночленным, что является свидетельством не только постепенного исчезновения степных эдификаторных видов из состава фитоценозов, но трансформации последних в целом из степных в лугово-степные и луговые. Воздействия, изменяющие состояние популяций эдификаторов степных фитоценозов, неминуемо провоцируют изменения параметров жизнеспособности остальных ценопопуляций сопутствующих видов, среду обитания которых они определяют и оказывают существенное воздействие на формирование их структуры (Жиляев, 2005).

В таких растительных сообществах преобладают *Filipendula vulgaris*, *Fragaria viridis*, *V. tenuifolia*, *T. minus*, из злаков – *B. inermis*, *E. repens*, *P. angustifolia*, иногда *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth. Общее проективное покрытие возрастает до 90–100%. Существенно возрастает фитоценотическая роль мезофитных видов, особенно развитие получают виды, способные к активному вегетативному размножению.

Накопление мёртвых растительных остатков не только вызывает изменение условий существования ксерофитных степных видов в худшую сторону, но и препятствует прорастанию семян. При этом в несколько более выигрышном положении оказываются ксеромезофиты и мезоксерофиты, способные к вегетативному размножению: при низкой эффективности семенного возобновления не нарушается регулярность замещения поколений, так как интенсификация вегетативного размножения до определённого момента компенсирует отсутствие особей семенного происхождения, способствует возобновлению ценопопуляций, сохранению их структуры, а, следовательно, и жизнеспособности. Не удивительно, что плотнодерновинные злаки в такой ситуации оказываются в проигрыше, поскольку способны только к семенному размножению (Приходько и др., 2013). Также из-за ухудшения условий начинает преобладать контагиозный тип размещения особей в пространстве, что увеличивает устойчивость ценопопуляций в фитоценозах при неблагоприятных условиях существования благодаря усилению напряжённости фитогенных полей, но ещё иногда встречается и равномерное размещение особей – ценопопуляция *F. valesiaca*.

Таким образом, мы наблюдаем интенсификацию деструктивных резерватогенных изменений степной растительности из-за недостаточной антропогенной нагрузки. В составе фитоценозов начинают занимать существенное положение кустарники. Исчезновение из состава сообществ эдификаторов степных фитоценозов влечёт за собой и исчезновение сопутствующих видов, для которых они создают среду обитания и которые приспособлены к существованию с данными ценообразователями (такие виды, как правило, не проявляют заметной реакции на первых стадиях резерватогенной сукцессии, отражённой в изменениях их популяционных параметров на меняющиеся условия обитания).

Злаково-разнотравная стадия резерватогенной сукцессии. Ценопопуляции *T. minus* молодые нормальные полночленные; в возрастной структуре преобладают молодые генеративные растения, резко увеличивается доля молодых вегетативных растений (рис. 4). Последовательное и неуклонное смещение максимума в возрастных спектрах ценопопуляций *T. minus* на более молодые группы растений может рассматриваться как свидетельство отрицательных тенденций в изменении организации степных растительных сообществ на смытых чернозёмах.

В сложившихся условиях роль вегетативного размножения при расселении не менее значима, чем семенного (затруднено прорастание семян), к тому же особи вегетативного происхождения характеризуются низкой смертностью. В связи с этим происходит существенное повышение плотности ценопопуляций *T. minus* и формирование близко расположенных крупных плотных пятен (таблица).

Ценопопуляции *T. minus* относятся к процветающему виталитетному типу (таблица). В данном случае преобладание особей с низким жизненным уровнем, возможно, связано с возрастанием их плотности в результате активизации вегетативного размножения. Несмотря на то, что большинство особей являются угнетёнными, ценопопуляции *T. minus*

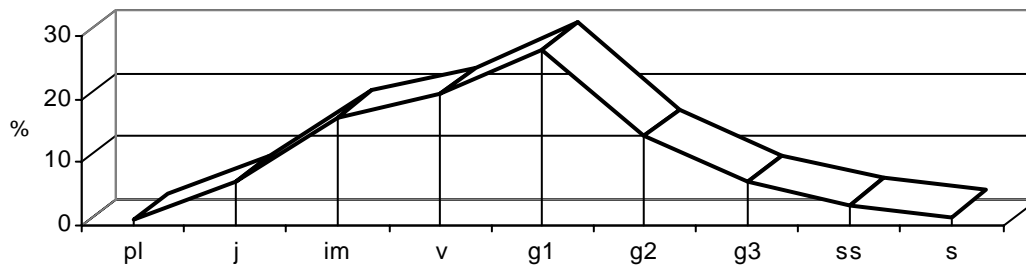


Рис. 4. Возрастная структура ценопопуляций *Thalictrum minus* в фитоценозах на злаково-разнотравной стадии резерватогенной сукцессии разнотравно-типчаково-ковыльной степи на смытых чернозёмах

способны к довольно длительному существованию. Растения, составляющие третий виталитетный класс, менее требовательны к условиям произрастания, у них снижены энергозатраты. Они выполняют, в основном, резервную функцию. Активизацией вегетативного размножения могут быть обусловлены и полночленный возрастной состав исследованных ценопопуляций *T. minus* (нет выпадения онтогенетических групп левой части спектра в результате длительных перерывов семенного возобновления), и резкое в нём доминирование молодых вегетативных растений. Это может рассматриваться как подтверждение того, что ценопопуляции *T. minus* при усиливающихся тенденциях мезофитизации растительных сообществ занимают в них более прочное положение по сравнению с ксерофитными степными эдификаторами.

В растительных сообществах на данной стадии резерватогенной сукцессии ценопопуляции эдификаторов степных фитоценозов приближаются к регрессивным. Они, как правило, старые, неполночленные, в возрастном спектре присутствуют чаще всего зрелые (мало) и старые генеративные особи, изредка есть молодые растения. Плотность особей очень низкая (не более $2,5 \pm 1,4$ особей/м²). Со временем следствием отрицательных изменений может стать утрата ценопопуляциями эдификаторов степных фитоценозов способности к самоподдержанию, что поставит их на грань гибели. Они постепенно исчезают, уступая место другим видам, ценопопуляции которых становятся основой "нехарактерных" для степи сообществ (Приходько и др., 2013). Общее проективное покрытие составляет 100%.

Кустарниковая стадия резерватогенной сукцессии. В фитоценозах формации *Caraganea fruticis*, расположенных, в большинстве случаев, в местах переходов плакорной части в склон и в верхней части более или менее пологих склонов на эродированных почвах, ценопопуляции *T. minus* относятся к нормальным молодым полночленным, в возрастном спектре которых доминируют виргинильные особи (рис. 5). По виталитетному

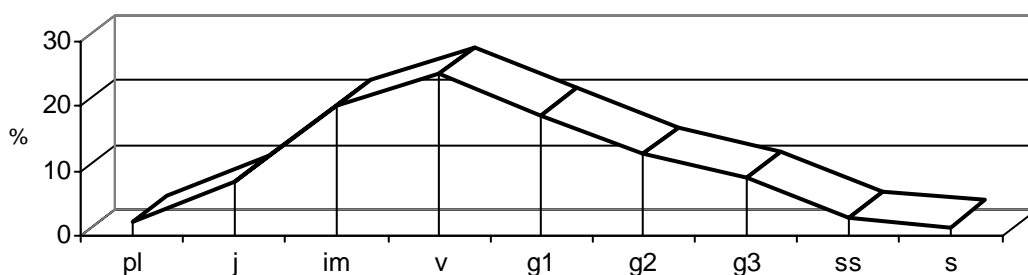


Рис. 5. Возрастная структура ценопопуляций *Thalictrum minus* в фитоценозах на кустарниковой стадии резерватогенной сукцессии разнотравно-типчаково-ковыльной степи на смытых чернозёмах (формация *Caraganea fruticis*)

типу они являются депрессивными (таблица). Особи размещены случайно или регулярно (таблица). Это может быть связано с большим соответствием условий произрастания требованиям *T. minus* и меньшим конкурентным влиянием со стороны длиннокорневищных злаков (*B. inermis*, *E. repens*, *P. angustifolia* и др.), которые здесь представлены в меньшем обилии, чем в предыдущих фитоценозах. Общее проективное покрытие растительных

сообществ может достигать 100%, но чаще составляет 85–90%. Фактором, ограничивающим размножение и расселение луговых и лугово-степных длиннокорневищных злаков, выступает эдафический. Смыв преобладает над процессами накопления гумуса, в результате чего его слой является недостаточно развитым для более быстрого развития длиннокорневищных злаков, тяготеющих к местообитаниям с хорошо развитыми чернозёмами.

Ценопопуляции *T. minus* в растительных сообществах формации *Amygdaleta nanae* подобны описанным в караганниках. Отмечено только значительное увеличение их плотности. В отличие от первых, они приурочены к микродепрессиям рельефа и занимают, как правило, небольшие площади. В них также преобладают *F. vulgaris*, *F. viridis*, *V. tenuifolia*, *T. minus*, *Inula germanica* L., *B. inermis*, *E. repens*, *P. angustifolia* и другие мезоксерофитные и ксеромезофитные виды. Но они характеризуются большим обилием, чем в караганниках. Значительно меньшее обилие имеют *F. valesiaca*, *S. capillata*, *B. riparia*. Ценопопуляции *F. valesiaca*, *S. capillata*, *S. dasyphylla* – старые, нормальные неполночленные, находятся на стадии перехода в регрессивные или уже являются регрессивными. Численность очень низкая (особи единичны). *S. lessingiana*, *S. joannis*, *F. rupicola* в растительных сообществах этой формации отсутствуют (Приходько и др., 2013). Возможно, такая ситуация сложилась из-за того, что в микродепрессиях рельефа более развит гумусовый слой. Это способствует лучшему развитию корневищных ксеромезофитных и мезоксерофитных видов, так как условия существования для таких видов более благоприятны. Возможность для эффективной инспермации у типично степных видов здесь полностью отсутствует, поскольку нет свободного места для прорастания и закрепления молодых растений в этих фитоценозах, в отличие от ассоциаций формации *Caraganeta fruticis*. Общее проективное покрытие растительных сообществ формации *Amygdaleta nanae* составляет около 100%. Помимо *C. frutex* и *A. nana*, которые формируют основу кустарниковой степи, заметно усиливается участие *Prunus stepposa* Kotov и видов рода *Rosa* L. Впоследствии зональные сообщества с доминированием видов родов *Stipa* и *Festuca* могут полностью исчезнуть.

Выводы

Таким образом, особенности эколого-демографической структуры ценопопуляций *Thalictrum minus* могут иметь индикаторное значение для определения стадий резерватогенной сукцессии разнотравно-типчаково-ковыльной степи на смытых чернозёмах (овражно-балочные степные участки), так как маркируют каждую конкретную стадию. Это можно использовать для определения момента, требующего вмешательства человека с целью коррекции направления развития степных растительных сообществ путём разработки и проведения мероприятий, направленных на сохранение и восстановление биоразнообразия на территории природно-заповедного фонда. Изучение таких изменений важно для понимания механизмов, обеспечивающих устойчивость экосистем. Изменения популяционных параметров отражают процессы трансформации степных растительных сообществ.

Боровик Л. П. Проблема режима сохранения степи в заповедниках: пример Стрельцовой степи / Л. П. Боровик, Е. Н. Боровик // Степной бюллетень. – 2006. – № 20. – С. 29–33.

Гавриленко В. С. Некоторые итоги заповедного степеведения: чего хотели, что получили, что может быть? / В. С. Гавриленко // Заповідні степи України. Стан та перспективи їх збереження : матер. міжнар. наук. конф., Асканія-Нова, 18–22 вересня 2007 р. – Армянськ : ПП Андреев О.В., 2007. – С. 16–19.

Гиляров А. М. Популяционная экология / А. М. Гиляров. – М. : Изд-во Московск. гос. ун-та, 1990. – 191 с.

Глухов О. З. Наукові основи відновлення трав'яних фітоценозів в степовій зоні України / О. З. Глухов, О. М. Шевчук, Т. П. Кохан. – Донецьк : Вебер (Донецька філія), 2008. – 198 с.

Глухов О. З. Экосистемы південного сходу України, різноманітність та класифікація / О. З. Глухов, В. М. Остапко, О. П. Суслowa [та ін.] // Відновлення порушених при-

- родних екосистем : матер. III міжнар. наук. конф., Донецьк, 7–9 жовтня 2008 р. – Донецьк, 2008. – С. 132–134.
- Деркач Д. Ф. Особливості експансії *Prunus spinosa* L. в лучному заповідному степу "Михайлівська цілина" / Д. Ф. Деркач // Заповідні степи України. Стан та перспективи їх збереження : матер. міжнар. наук. конф., Асканія-Нова, 18–22 вересня 2007 р. – Армянськ : ПП Андреев О.В., 2007. – С. 34–40.
- Жиляев Г. Г. Жизнеспособность популяций растений / Г. Г. Жиляев. – Львов : Б.и., 2005. – 304 с.
- Заугольнова Л. Б. Анализ ценопопуляций как метод изучения антропогенных воздействий на фитоценоз / Л. Б. Заугольнова // Ботан. журн. – 1977. – Т. 62, № 12. – С. 1767–1779.
- Заугольнова Л. Б. Подходы к оценке состояния ценопопуляций растений / Л. Б. Заугольнова, Л. Б. Денисова, С. В. Никитина // Бюл. Московск. об-ва испыт. природы. Отд. биологии. – 1993. – Т. 98, вып. 5. – С. 100–109.
- Злобин Ю. А. Принципы и методы изучения ценопопуляций растений / Ю. А. Злобин. – Казань : Изд-во Казан. ун-та, 1989. – 146 с.
- Ібатуліна Ю. В. Просторова структура ценопопуляцій степових едифікаторів у антропогенно трансформованих і природних фітоценозах / Ю. В. Ібатуліна // Промышленная ботаника. – 2007. – Вып. 7. – С. 73–79.
- Приходько С. А. Эколого-демографическая структура природных и интродукционных ценопопуляций как индикатор состояния степных фитоценозов / С. А. Приходько, Ю. В. Ібатуліна, В. М. Остапко. – Донецьк, 2013. – 309 с.
- Рослинність УРСР. Степи, кам'янисті відслонення, піски / Відп. ред. А.І. Барбарич. – К. : Наук. думка, 1973. – 427 с.
- Титов Ю. В. Эффект группы у растений / Ю. В. Титов – Л. : Наука, 1978. – 148 с.
- Титов Ю. В. Пространственное размещение растений в ценопопуляциях некоторых видов / Ю. В. Титов, С. Н. Шереметьев // Бюл. Моск. об-ва испытат. природы. Отд. биологии. – 1984. – Т. 89, вып. 6. – С. 40–51.
- Ткаченко В. С. Український природний степовий заповідник. Рослинний світ / В. С. Ткаченко, Я. П. Дідух, А. П. Генов та ін. – К. : Фітосоціоцентр, 1998. – 280 с.
- Ткаченко В. С. Фітоценотичний моніторинг резерватних сукцесій в Українському степовому природному заповіднику / В. С. Ткаченко. – К. : Фітосоціоцентр, 2004. – 184 с.
- Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов / А. А. Уранов // Биологические науки. – 1975. – № 2. – С. 7–33.
- Уранов А. А. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений / А. А. Уранов, О. В. Смирнова // Бюл. Моск. об-ва испытат. природы. Отд. биологии. – 1969. – Т. 74, вып. 1. – С. 119–134.

Поступила 19.04.2013 г.

Рекомендует к печати
В.В. Шаповал