

Ю.В. Ибатулина

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ СТЕПНЫХ ЭДИФИКАТОРОВ НА ЮГО-ВОСТОКЕ УКРАИНЫ

ценопопуляция, эдификатор, фитоценоз, пространственная структура

Увеличение антропогенных нагрузок на природную растительность сопровождается нежелательными последствиями, которые связаны главным образом с нерациональной эксплуатацией природных угодий. И если изменения на уровне биогеоценозов являются внешним эффектом изменений, происходящих на уровне ценопопуляций и организмов, то изучение последних даёт возможность выявить механизмы трансформации биогеоценозов [4]. Изучение реакций ценопопуляций видов на воздействие различных факторов представляет интерес с точки зрения раскрытия популяционных механизмов приспособления видов к меняющимся условиям среды [5], что позволяет оценить степень угрозы существованию вида [7].

Как показатель жизненного состояния вида в сообществе используют характер пространственной структуры ценопопуляций. Выражением разнообразной реакции жизненности особей на различные воздействия, в том числе и антропогенные, являются особенности пространственной структуры ценопопуляций. Пространственная структура ценопопуляций – результат сложного сочетания эндогенных и экзогенных факторов.

Поскольку ядром сообщества являются эдификаторы, определяющие физиономию сообщества и ход основных процессов, то необходимо знать, какова пространственная структура наиболее устойчивой части сообщества для понимания всей его структуры. Считается, что случайное распределение вида по площади свидетельствует о его процветании, о приближении условий произрастания его экологической норме и об устойчивом положении его в фитоценозе. Показателем такого же состояния вида может служить и равномерное размещение его особей [10]. О противоположном состоянии вида говорит контагиозное распределение растений, свидетельствующее о его некоторой угнетённости в растительном сообществе. В неблагоприятных для вида условиях и в фитоценозах, подверженных довольно сильному антропогенному воздействию, часто сохраняется групповое размещение растений. Характер размещения растений в ценопопуляциях зависит также от положения вида в фитоценозе. Для ценопопуляций видов-эдификаторов, если один из них испытывает конкурентное давление со стороны других доминирующих видов, но устойчив в сообществе, характерно контагиозное размещение особей [4]. Ещё одним немаловажным фактором, принимающим участие в формировании пространственной структуры, является неоднородность среды обитания. Иногда авторами отмечается, что некоторые виды оказываются более или менее требовательными к почвенному составу. Если среда оказалась однородной для ценопопуляций эдификаторов или данные виды слабее реагируют на неоднородность местообитания, то чаще всего преобладает регулярное размещение растений [12].

Цель работы – выявление пространственной структуры ценопопуляций некоторых эдификаторов: *Festuca rupicola* Neuff., *F. valesiaca* Gaudin, *Stipa capillata* L., *S. pennata* L. в степных фитоценозах, в которых, как показали полученные нами ранее данные,

ценопопуляции этих плотнодерновинных злаков занимают прочное положение, формируя устойчивую их основу, и, в большинстве случаев, находятся в благоприятных условиях.

Исследования проводили в растительных сообществах петрофитной степи, которые находятся на разной стадии пастбищной дигрессии и подвергаются антропогенному воздействию различной интенсивности. В качестве контроля были приняты степные фитоценозы РЛП «Донецкий кряж», как наиболее сохранившиеся, приближенные к исходным. Основные типы пространственного распределения особей определяли, руководствуясь принципами изложенными в работах Б.М. Миркина [8], А.М. Гилярова [3], В.К. Василевича [1, 2]. Для предварительного установления типа размещения особей использовали отношение дисперсии к среднему: $\frac{\sigma^2}{\bar{m}}$, где σ^2 – дисперсия, \bar{m} – средняя. Если показатель около единицы, то исследуемое распределение случайное, больше – контагиозное, меньше – регулярное; метод «ближнего соседа» [12].

При условии интенсивного антропогенного воздействия на растительный покров часто сохраняется групповое размещение особей ценопопуляций того или иного вида (табл.), что подтверждают результаты, полученные при исследовании пространственной структуры ценопопуляций эдификаторов в заказнике «Ларинский».

Такое размещение особей повышает устойчивость вида и сохраняется в результате того, что в группах вследствие ограничения роста нет интенсивной дифференциации особей и, следовательно, ослаблена конкуренция между ними.

Случайное или равномерное размещение особей отмечено для некоторых ценопопуляций *Festuca valesiaca* в ассоциациях *Stipetum (capillatae) cleistogenosum (squamroosi)*, *Stipetum (capillatae) festucosum (valesiacaе)*). В данном случае антропогенное воздействие либо отсутствует, либо минимальное, контагиозный характер может быть связан в большей степени с воздействием со стороны другого эдификатора (*Stipa capillata*), занимающего в данных сообществах более выгодное положение. Отрицательное влияние выпаса и вытаптывания особенно сильно сказывается на структуре ценопопуляций видов с высокими кормовыми качествами и слабой их устойчивостью по отношению к ним. Стравливание фитомассы этих видов часто приводит не только к изменениям структуры ценопопуляций, но и к полному уничтожению отдельных их ценопопуляций. Это касается в первую очередь видов рода *Stipa*, ценопопуляции которых сохранились на мало- или недоступных для выпаса участках, или на маловыпасаемых (РЛП “Донецкий кряж”, РЛП “Зуевский”). Интенсивное вытаптывание и отчуждение надземной фитомассы обуславливают падение продуктивности, эффективности семенного и вегетативного размножения. При этом быстрая неспециализированная дезинтеграция материнских особей вследствие механического разрушения не может рассматриваться как вегетативное возобновление [9]. На данной территории одно из ведущих мест за собой сохранил только *Stipa capillata*. Нами также были отмечены и другие виды ковылей (*S. lessingiana* Trin. et Rupr., *S. pennata* L.), представленные в сообществах в количестве нескольких особей. Исчезновение из состава сообществ данных видов вызывает даже слабое антропогенное воздействие. Что же касается видов рода *Festuca*, то при умеренной антропогенной нагрузке отмечено увеличение плотности особей (результат снижения конкурентного воздействия со стороны других видов, в том числе эдификаторов, исчезновения наиболее восприимчивых видов и образования свободного места) в таких фитоценозах и формирование вследствие этого контагиозной пространственной структуры данного вида (памятник природы «Балка Сухая»).

Таблица. Пространственная структура ценопопуляций модельных степных плотнодерновинных видов-эдикаторов на юго-востоке Украины

Место-нахождение	Ассоциация	Нагрузка, стадия депрессии	Плотность, особь/м ² , отношение дисперсии к среднему*				
			<i>Festuca rupicola</i>	<i>F. valesiaca</i>	<i>Stipa capillata</i>	<i>S. pennata</i>	
Заказник "Ларинский"	<i>Stipetum (capillatae) festucosum (valesiacaе)</i>	нет выпаса, первая стадия	–	$\frac{2,8 \pm 0,4}{1,7}$	$\frac{8,3 \pm 0,6}{0,1}$	–	
	<i>Festucetum (valesiacaе) festucosum (rupicolaе)</i>	нет выпаса, вторая стадия	$\frac{6,2 \pm 1,7}{6,4}$	$\frac{19,1 \pm 2,3}{5,5}$	–	–	
	<i>Stipetum (capillatae) cleistogenosum (suarrosi)</i>	слабый выпас, первая стадия	–	$\frac{4,6 \pm 0,6}{1,8}$	$\frac{6,0 \pm 0,5}{0,9}$	–	
	<i>Festucetum (valesiacaе) crinitariosum (villosaе)</i>	умеренный выпас, вторая стадия	$\frac{5,4 \pm 0,7}{1,9}$	$\frac{10,1 \pm 0,5}{0,6}$	$\frac{2,7 \pm 0,5}{1,8}$	–	
	<i>Festucetum (valesiacaе) teucriosum (polii)</i>	умеренный выпас, вторая стадия	–	$\frac{9,4 \pm 0,6}{0,7}$	–	–	
	<i>Galatellietum (villosaе) festucosum (valesiacaе)</i>	сильный выпас, третья стадия	–	$\frac{4,4 \pm 0,5}{1,2}$	$\frac{2,7 \pm 0,4}{1,4}$	–	
	<i>Festucetum (valesiacaе) caraganosum (fruticis)</i>	умеренный выпас, вторая стадия	–	$\frac{12,5 \pm 1,4}{2,6}$	$\frac{5,7 \pm 0,8}{2,4}$	–	
	<i>Festucetum (valesiacaе) plantaginosum (urvillei)</i>		–	$\frac{11,0 \pm 0,6}{0,8}$	–	–	
	Памятник природы "Балка Сухая"	<i>Festucetum (valesiacaе) stiposum (capillataе)</i>	умеренный выпас, первая стадия	–	$\frac{13,7 \pm 0,9}{1,5}$	$\frac{2,0 \pm 0,4}{1,3}$	–
		<i>Festucetum (valesiacaе) bromopsiosum (ripariaе)</i>	умеренный выпас, вторая стадия	–	$\frac{8,6 \pm 0,8}{1,2}$	$\frac{3,1 \pm 0,6}{1,3}$	–
<i>Festucetum (valesiacaе) galatelliosum (villosaе)</i>		сильный выпас, третья стадия	$\frac{3,4 \pm 0,8}{3,8}$	$\frac{9,6 \pm 0,8}{1,6}$	–	–	

Место-нахождение	Ассоциация	Нагрузка, стадия депрессии	Плотность особей/м ² , отношение дисперсии к среднему*		
			<i>Festuca rupicola</i>	<i>F. valesiaca</i>	<i>Stipa capillata</i> <i>S. pennata</i>
РПП "Донецкий кряж"	<i>Stipetum (capillatae)</i> <i>festucosum (valesiacaе)</i>	регулируемая нагрузка: рекреация, умеренный выпас, первая стадия	$\frac{2,6 \pm 0,4}{1,4}$	$\frac{5,0 \pm 1,1}{0,4}$	$\frac{6,9 \pm 1,3}{0,3}$
	<i>Festucetum (valesiacaе)</i> <i>stiposum (capillatae)</i>		$\frac{2,7 \pm 0,4}{1,3}$	$\frac{5,1 \pm 0,8}{0,4}$	$\frac{4,5 \pm 1,1}{0,4}$
	<i>Stipetum (capillatae) stiposum</i> <i>(pennatae)</i>		$\frac{0,5 \pm 0,3}{1,5}$	$\frac{4,9 \pm 0,6}{0,6}$	$\frac{5,7 \pm 1,0}{0,3}$
	<i>Stipetum (capillatae)</i> <i>stiposum (dasyphyllae)</i>		$\frac{3,5 \pm 3,5}{0,3}$	$\frac{4,3 \pm 0,7}{0,4}$	$\frac{5,4 \pm 1,2}{0,3}$
РПП "Зуевский"	<i>Festucetum (valesiacaе)</i> <i>koeleriosum (brevis)</i>	регулируемая нагрузка: рекреация, умеренный выпас, вторая стадия	$\frac{4,2 \pm 1,2}{0,3}$	$\frac{5,6 \pm 1,3}{0,4}$	$\frac{5,3 \pm 1,2}{0,3}$
	<i>Festucetum (valesiacaе)</i> <i>festucosum (rupicolae)</i>		$\frac{6,0 \pm 1,5}{0,4}$	$\frac{9,5 \pm 1,7}{0,3}$	$\frac{4,0 \pm 0,7}{0,8}$
	<i>Festucetum (valesiacaе)</i> <i>stiposum (dasyphyllae)</i>		$\frac{4,3 \pm 1,1}{1,9}$	$\frac{11,1 \pm 2,5}{0,6}$	$\frac{3,4 \pm 0,3}{0,6}$
	<i>Stipetum (dasyphyllae)</i> <i>festucosum (valesiacaе)</i>		$\frac{3,6 \pm 0,5}{1,0}$	$\frac{6,8 \pm 1,5}{0,4}$	$\frac{1,5 \pm 0,3}{1,3}$

*Примечание. $\frac{\sigma^2}{m} = 1,0$ – случайное размещение, $\frac{\sigma^2}{m} < 1,0$ – регулярное размещение, $\frac{\sigma^2}{m} > 1,0$ – контактное размещение особей; в числителе – плотность особей, в знаменателе – значение отношения дисперсии к средней, “-” – вид отсутствует в сообществе

Случайное, как и равномерное, размещение особей характерно для некоторых ценопопуляций эдификаторов степных сообществ: *Festuca valesiaca* в ассоциациях *Festucetum (valesiacaе) galatelliosum (villosae)*, *Festucetum (valesiacaе) teucriosum (polii)* и *Stipa capillata* в ассоциации *Stipetum (capillataе) cleistogenosum (sugarrosi)* (заказник «Ларинский»), что является свидетельством приближения условий произрастания к требованиям данных видов растений. Конкуренция за жизненное пространство и ресурсы среды – важный фактор формирования горизонтальной структуры ценопопуляций, проявляющийся особенно ярко в характере размещения особей разного уровня жизнестойкости и возрастного состояния. Слабо развитые особи, особенно молодые, всегда размещаются группами, если они испытывают конкурентное давление со стороны более мощных взрослых особей. Они лучше растут в местах, где снижается напряжённость фитогенных полей взрослых особей.

В наиболее благоприятных условиях ценопопуляции растений развиваются в резерватах, где антропогенное давление сведено к минимуму. Особи ценопопуляций эдификаторов, как правило, размещаются регулярно или случайно, что есть следствием проявления сильных эдификаторных свойств видов и приближения условий существования к экологической норме. Отмечено сильное снижение плотности особей на площадках в сообществах с большой концентрацией эдификаторов (РЛП «Донецкий кряж»). Вероятно, равная или почти равная конкурентоспособность этих видов и благоприятные условия привели к сильному насыщению ценозообразователями сообщества, способствовавшему значительному задернению, возможно, и препятствующему появлению молодых растений, т.е. увеличению плотности ценопопуляций. Итак, в данном случае отмечено преобладание регулярного размещения особей, что является свидетельством устойчивого положения видов в фитоценозах. Для ценопопуляций *Festuca rupicola* отмечено, в основном, контактное размещение особей, кроме ценопопуляции данного вида в ассоциации *Festucetum (valesiacaе) koeleriosum (brevis)* (регулярное). Это может быть следствием меньшей конкурентоспособности *F. rupicola* по сравнению с другими эдификаторами. Конкуренция за жизненное пространство и ресурсы среды – один из важных факторов, принимающих участие в формировании горизонтальной структуры ценопопуляций, проявляющийся очень сильно в характере размещения особей разного возрастного состояния. Здесь также слабо развитые особи (молодые) размещаются в ценопопуляциях злака группами в местах с пониженной напряжённостью фитогенных полей взрослых особей, т.е. на свободных или освобождённых участках. Как отмечается многими авторами, в центре таких групп рост молодых особей, особенно на первых порах, более интенсивен, чем на периферии, т.е. осуществляется «эффект группы» [11]. Наши данные в целом подтверждают выявленную закономерность формирования горизонтальной структуры для ценопопуляций злаков, доминирующих в фитоценозах и находящихся в благоприятных условиях существования: взрослые растения располагаются, главным образом, регулярно, а особи молодых поколений – контактно, что, тем не менее, не оказывает существенного влияния на общий характер размещения особей. Кроме того, размещение особей в ценопопуляциях плотнoderновинных злаков зависит и от способа распространения их зачатков. Дальность переноса зерновок невелика, чаще всего падают недалеко от материнских растений. Подобное свойство зерновок опадать недалеко, прорасти вблизи от взрослых растений того же или иного вида может привести к тому, что размещение дерновин в сообществе будет носить групповой характер [6].

Размещение особей в большинстве исследованных ценопопуляций видов родов *Stipa* и *Festuca*, оказавшееся регулярным, может быть следствием того, что либо среда оказалась

достаточно однородной для изученных ценопопуляций данных сильных эдификаторов при наличии достаточного времени для осуществления процесса самоизреживания ценопопуляций с возрастом, либо эти виды слабее реагируют на неоднородность местообитания, здесь они более устойчивы и обладают более широкими возможностями. Что же касается ценопопуляций *F. rupicola*, то возможно, контагиозный характер размещения особей в ценопопуляциях обусловлен не только менее благоприятной обстановкой, создаваемой другими эдификаторами, занимающими доминирующее положение, и меньшей конкурентоспособностью данного вида по сравнению с ними, но и большей требовательностью к почвенному составу и проявляет тенденцию приуроченности к участкам с несколько повышенным содержанием гумуса.

Как уже было отмечено, характер размещения особей в ценопопуляции зависит не только от соответствия или отклонения условий произрастания от экологической нормы для того или иного вида, но и от положения вида, которое он занимает в фитоценозе. Так, как показывают данные исследований некоторых ученых [12], для ценопопуляций видов-эдификаторов, занимающих главенствующее положение в сообществах, характерно случайное или равномерное размещение особей. Если же один из данных видов испытывает конкурентное давление со стороны других доминирующих видов (близких к нему в эколого-биологическом отношении), но устойчив в сообществе, размещение его особей может быть контагиозным (ценопопуляции *Festuca valesiaca* в ассоциации *Stipetum (pennatae) koeleriosum (brevis)*), но не исключено, что и в этом случае в формировании горизонтальной структуры определяющими оказались экологические факторы, оказавшие отрицательное влияние на вид в этом сообществе, а сам вид оказался более чувствительным к колебаниям микроусловий, чем остальные.

Таким образом, исследованные ценопопуляции ценозообразователей занимают прочное положение в данных растительных сообществах, что подтверждают как высокая плотность, так и пространственная структура, являющиеся одним из выражений адаптационных реакций к условиям существования, позволяющих полнее использовать жизненное пространство и закреплять на долгое время за собой место в фитоценозах, оказывать сильное влияние на остальные составляющие сообществ. Пространственная структура ценопопуляций модельных степных видов в фитоценозах имеет свои особенности в зависимости от интенсивности антропогенной нагрузки: в резерватах особи ценопопуляций эдификаторов размещены, как правило, регулярно или случайно, при слабых нагрузках отмечено формирование случайного и регулярного типов размещения растений в пространстве, с усилением антропогенной нагрузки случайный и регулярный типы сменяется контагиозным типом размещения особей ценопопуляций, что позволяет более эффективно использовать ресурсы среды, а также противостоять экстремальным условиям.

1. Василевич В.И. Статистические методы в геоботанике. – Л.: Наука, 1969. – 232 с.
2. Василевич В.И. Площадь выявления локального обилия и понятие о ценокванте // Количественные методы анализа растительности. – Рига: Изд-во Латвийск. гос. ун-та, 1971. – С. 33 – 37.
3. Гиляров А.М. Популяционная экология. – М.: Изд-во Моск. гос. ун-та, 1990. – 191 с.
4. Заугольнова Л.Б. Неоднородность строения ценопопуляций во времени и пространстве (на примере *Alyssum lenense* Adams.) // Ботан. журн. – 1976. – 61, № 2. – С. 187 – 196.
5. Заугольнова Л.Б. Анализ ценопопуляций как метод изучения антропогенных воздействий на фитоценоз // Ботан. журн. – 1977. – 62, № 12. – С. 1767 – 1779.
6. Заугольнова Л.Б. Пространственная структура и взаимоотношения ценопопуляций некоторых степных злаков // Бюл. Моск. об-ва испытат. природы. Отд. биологии. – 1982. – 87, Вып. 2. – С. 68 – 81.

7. *Малиновський К.А., Царик Й.В.* Структура популяцій рослин у Карпатах // Укр. ботан. журн. – 1991. – 48, № 6. – С. 82 – 87.
8. *Миркин Б.М., Розенберг Г.С.* Фитоценология. Принципы и методы. – М.: Наука, 1978. – 212 с.
9. *Нухимовский Е.Л.* О соотношении понятий партикуляция и вегетативное размножение // Бюл. Моск. об-ва испытат. природы. Отд. биологии. – 1973. – 78, Вып. 5. – С. 107 – 120.
10. *Смирнова О.В.* Структура травяного покрова широколиственных лесов. – М.: Наука, 1987. – 208 с.
11. *Титов Ю.В.* Эффект группы у растений. – Л.: Наука, 1978. – 148 с.
12. *Титов Ю.В., Шереметьев С.Н.* Пространственное размещение растений в ценопопуляциях некоторых видов // Бюл. Моск. об-ва испытат. природы. Отд. биологии. – 1984. – 89, Вып. 6. – С. 40 – 51.

Донецкий ботанический сад НАН Украины

Получено 17.04.2007

УДК: 581.9: 581. 526. 53: 581. 55 (477.60)

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ СТЕПНЫХ ЭДИФИКАТОРОВ НА ЮГО-ВОСТОКЕ УКРАИНЫ

Ю.В. Ибагулина

Донецкий ботанический сад НАН Украины

Исследована пространственная структура степных эдификаторов в антропогенно трансформированных и естественных фитоценозах. Ценопопуляции злаков занимают прочное положение в данных растительных сообществах, что подтверждают высокая плотность и пространственная структура. Пространственная структура ценопопуляций данных видов в трансформированных фитоценозах имеет свои особенности: особи размещены контагиозно, что позволяет более эффективно использовать ресурсы среды, а также противостоять экстремальным условиям, лишь при слабых нагрузках отмечено формирование случайного и регулярного типов размещения растений. В резерватах особи размещены, как правило, регулярно или случайно.

UDC: 581.9: 581. 526. 53: 581. 55 (477.60)

SPATIAL STRUCTURE OF CENOPOPULATIONS OF STEPPE EDIFICATORS IN THE SOUTH-EAST OF UKRAINE

Yu. V. Ibatulina

Donetsk Botanical Gardens, Nat. Acad. Sci. of Ukraine

Spatial structure of steppe edificators in anthropogenously transformed and natural phytocenoses is studied. Cenopopulations of graminoides hold a firm place in the given plant communities which is confirmed by a high density and spatial structure. The spatial structure of cenopopulations of the given species in anthropogenously transformed phytocenoses has its own peculiarities: individuals of cenopopulations are located contagiously that allows to use environment more effectively and to stand up to extremal conditions as well; formation of causal and regular types of plant location is revealed under slight loads only. Individuals are located, as a rule, regularly or occasionally in reserves.