

Ю.В. Ибатулина, В.М. Остапко

ДИНАМИКА ИНТРОДУКЦИОННЫХ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *LINUM NERVOSUM* WALDST. & KIT. В ИСКУССТВЕННЫХ СТЕПНЫХ ФИТОЦЕНОЗАХ В ДОНЕЦКОМ БОТАНИЧЕСКОМ САДУ

Государственное учреждение «Донецкий ботанический сад»

В искусственных фитоценозах экспериментальной степи, создание которой в Донецком ботаническом саду осуществляется с 1968 г., исследуется динамика интродукционных ценопопуляций *Linum nervosum* Waldst. & Kit. С 2002 г. изучается их плотность, возрастной и виталитетный составы, пространственное размещение особей при воздействии сенокоса, пала и в режиме невмешательства. Изменения популяционных параметров носили флюктуационный характер в течение 2002–2010 гг. Возрастные спектры – преимущественно левосторонние. Ценопопуляции вида – нормальные, молодые, неполночленные (группы особей ранних возрастных состояний, зрелых генеративных, постгенеративных). В период с 2010 по 2019 гг. отмечены увеличение плотности ценопопуляций и доли генеративных особей в возрастном составе, в частности, – средневозрастных, появление ранее отсутствовавших онтогенетических групп, что повысило их устойчивость в искусственных фитоценозах. Но характер онтогенетических спектров остался неизменным – левосторонний. Вид устойчив в составе искусственных фитоценозов, поскольку его ценопопуляции способны к самоподдержанию.

Ключевые слова: *Linum nervosum* Waldst. & Kit., интродукционная ценопопуляция, плотность ценопопуляции, возрастной состав, виталитетный состав, пространственное размещение особей, искусственный степной фитоценоз

Введение

В настоящее время в охране природы актуальной проблемой является сохранение и восстановление генофонда раритетных видов растений, а также типичных представителей зональных степей. Поэтому особое внимание уделяется сохранению биоразнообразия методами выращивания растений *ex situ* как одному из эффективных способов предотвращения вымирания находящихся в деградирующем состоянии ценопопуляций растений. Преимущественно – это создание специализированных коллекций и экспозиций. В последние десятилетия хорошо себя зарекомендовали и такие активные способы охраны растений как сохранение видов аборигенной флоры в составе искусственных фитоценозов, в которых создаются условия подобные природным экосистемам [26–28]. Воссоздание таких фитоценозов обеспечивает не только воспроизводство ценопопуляций видов, но и является методом ускорен-

ного восстановления нарушенного или уничтоженного растительного покрова. Соответствие эколого-фитоценологических условий произрастания в искусственных растительных сообществах требованиям степных растений дает возможность оценить динамику базовых популяционных показателей. Изучение структурно-функциональной организации ценопопуляций позволяет определить наиболее оптимальные условия существования, прогнозировать их состояние в будущем [25].

Цель и задачи исследований

Цель работы – исследовать влияние сенокоса, палов и режима невмешательства на динамику интродукционных ценопопуляций *Linum nervosum* Waldst. & Kit. в искусственных степных фитоценозах, созданных в ГУ «Донецкий ботанический сад». В задачи исследования входило

изучение плотности, возрастного и виталитетного составов ценопопуляций вида.

Объекты и методики исследований

Объект исследования – интродукционные ценопопуляции *L. nervosum*.

Изучение возрастной структуры осуществляли в соответствии с общепринятыми методиками [4]. При обозначении онтогенетических групп использовали индексацию, предложенную А.А. Урановым: р1 – всходы, j – ювенильные особи, im – имматурные, v – виргинильные, g₁ – молодые генеративные, g₂ – зрелые генеративные, g₃ – старые генеративные, ss – субсенильные, s – сенильные [23, 24]. Применяли интегральные демографические показатели, отражающие динамические процессы: индексы старения (I_{стар.}), возобновления (I_{возобнов.}), замещения (I_{замещ.}), генеративности (I_{генер.}) [2, 5]. Оценку состояния ценопопуляций проводили по критерию «дельта–омега», основанному на совместном использовании индексов возрастности (Δ) и эффективности (ω) [3]. Для выявления информативного признака при исследовании виталитетного состава применен факторный анализ. Виталитетное состояние определяли по высоте особей как одному из признаков, измерение которого не приводит к уничтожению или повреждению растений. Для установления типа размещения особей в пространстве использовали отношение дисперсии к среднему: σ^2/\bar{m} , где σ^2 – дисперсия, \bar{m} – средняя: показатель приближался или был равен единице – распределение контагиозное [7]. Среднюю плотность определяли как число особей (растений) на 1 м² [4].

Создание искусственных степных фитоценозов осуществлялось с 1968 г. В состав этих растительных сообществ *L. nervosum* введен в 1968 г. [14]. В течение 21 года наблюдений, как в монокультуре, так и в составе сообществ, наблюдали формирование интродукционных популяций. Вели учет изменений их плотности, проективного покрытия, жизненности особей по бальной системе. Итог эксперимента, который был заложен в 1968 г., позволил дать оценку успешности интродукции *L. nervosum*, разработать рекомендации по использованию вида при формировании ландшафтно-дизайнерских композиций в условиях степной зоны [15]. Во всех сформировавшихся ассоциациях экспериментальных участков произрастает *L. nervosum*. Известно, что

сохранение структурно-функциональной организации степи при установлении режима абсолютной заповедности часто нарушается и приводит к смене типа растительности. Поэтому поиск эффективных мер, поддерживающих флористическое, экологическое, биоморфологическое разнообразие остается актуальным [16, 19]. С 2002 г. по 2019 г. проводится экспериментальное изучение влияния сенокосения, палов и режима невмешательства на динамику интродукционных ценопопуляций *L. nervosum* в искусственных фитоценозах экспериментальной степи согласно представленной схеме эксперимента (табл. 1).

Так как на III-ем участке, который разделен на три части, изучается влияние сенокосения, пала и невмешательства на растительный покров одного сообщества, то принято выражение «фрагмент ценопопуляции» (по сути это одна и та же интродукционная ценопопуляция).

В настоящее время искусственные степные сообщества подобны природным фитоценозам зональной степи по составу ценозообразователей и доминантов, систематической, биоморфологической, экологической и фенологической структурам, 2–3-ярусному вертикальному сложению травостоя, общему проективному покрытию фитоценозов, 7–8-кратной смене аспектов. Эти сообщества характеризуются разной степенью мезофитизации растительного покрова, что отражается в различном соотношении типичных степных ксерофитных, лугово-степных и луговых видов, в том числе длиннокорневищных растений, способных к активному вегетативному размножению. Это может быть, с одной стороны, результатом того, что воздействие на растительный покров слабое, с другой – эксперимент начат в период, когда вегетативно подвижные ксеромезофитные и мезофитные виоленты заняли уже устойчивое положение в сообществах, преобразование которых в период наблюдений осуществляется медленно. Фитоценозы II-го участка характеризуются гораздо большей степенью мезофитизации, приближаются к сообществам луговой степи. Свидетельством этого являются изменения в эколого-демографической структуре ценопопуляций некоторых видов растений. Например, не только *L. nervosum* [8], но и *Thalictrum minus* L. [10], *Galatella dracunculoides* (Lam.) Ness [9] *Anemone sylvestris* L. [11], *Dictamnus gymnostylis* Steven [12], *Clematis lathyrifolia* Besser ex Rchb., *Filipendula vulgaris*

Таблица 1. Схема эксперимента

Параметры эксперимента	№ экспериментального участка		
	I	II	III
Начало	2002 г.	2002 г.	2003 г.
Воздействие на растительный покров и периодичность	ежегодное сенокосение с ранневесенней уборкой растительных остатков	ежегодное сенокосение с ранневесенним выжиганием (1 раз в 2 года)	1-ый фрагмент участка – ежегодный укос с ранневесенней уборкой растительных остатков
			2-ой фрагмент – ежегодный ранневесенний пал
			3-тий фрагмент – режим подобный абсолютному заповеданию (режим невмешательства)
Ассоциации (2019 г.)	<i>Festucetum (valesiacaе) stiposum (lessingianaе)</i> и <i>Festucetum (valesiacaе) bromopsiosum (ripariaе)</i>	<i>Festucetum (valesiacaе) elytrigosum (repentis)</i> и <i>Festucetum (valesiacaе) viciosum (tenuifoliaе)</i> (в 2002–2003 гг. – это ассоциация <i>Festucetum (valesiacaе) viciosum (tenuifoliaе) – elytrigosum (repentis)</i>)	продолжается формирование разнотравно-злакового фитоценоза
Ценопопуляции	№ 1 и № 2	№ 3 и № 4	фрагменты ценопопуляции № 5, № 6, № 7
Видовая насыщенность, количество видов / 1 м ²	13–18	11–29	17–25
Общее проективное покрытие	80 %	95–100 %	95–100 %
Общее количество видов	103	236	264

Moench, *Fragaria viridis* Duchesne. Проявляют тенденцию к увеличению плотности, смене возрастного типа интродукционных популяций и расселению в пределах фитоценозов экспериментальной степи. Это может быть обусловлено изменением эколого-фитоценологических условий в результате усиления мезофитизации («олуговения») растительного покрова из-за постепенного накопления ветоши, что в свою очередь вызывает изменение гитротермического режима в сторону увеличения влажности и снижения колебаний суточных температур [5, 19].

Перечисленные виды могут достигать положения доминантов и субдоминантов преимущественно в сообществах луговой степи или остепненного луга. Отмеченные преобразования популяционных параметров могут носить временный характер и обусловлены тем, что некоторые виды

проявляют свойства эксплерентов в результате воздействия на фитоценозы различных факторов: сенокосения, палов, невмешательства.

Linum nervosum – травянистый стержнекорневой многолетник 30–60 см высотой. Стебли ветвистые, прямостоячие, голые, в нижней части густо, вверху большей частью расставленно облиственные. Листья до 4 см длиной, 3–6 (10) мм шириной, цельные, ланцетные, голые, жесткие, с выраженными 3–5 жилками на нижней стороне и длинным остроконечием, сидячие. Соцветие рыхлое, многоцветковое. Чашелистики ланцетные 0,8–1,0 см длиной. Цветки около 2 см в диаметре, околоцветник двойной. Лепестки крупные, до 2 см в длину, округленно обратнойцевидные, голубые с бледным ноготком. Плоды – округлые коробочки. Цветет в июне, плодоносит в июле, размножение семенное [17, 18, 20–22]. Произрас-

тает на участках луговых степей и на открытых склонах – опушках и полянах, возле зарослей кустарников. Как правило, встречается как ассектатор 3-го ранга [6], реже как аспектабельный субдоминант. Ксеромезофит. Согласно классификации жизненных форм степных видов, предложенной С.Н. Зиман [6], *L. nervosum* относится к типу «травянистые растения», классу «поликарпики», подклассу «безрозеточные», группе «стержнекорневые», форме «лен австрийский». В условиях Донбасса каудекс, погруженный в почву, ветвится на глубине 1–2 см, боковые корни развиваются в большом количестве, одревеснения нет. Вегетация длительная – с середины апреля до начала октября, цветение – с конца мая на протяжении 3–4 недель. Осенние побеги появляются в небольшом количестве и к зиме отмирают. Почка возобновления на глубине 0,5–1,5 см, в октябре имеют высоту 1,0–3,0 мм.

Результаты исследований и их обсуждение

По типу возрастной структуры популяции *L. nervosum* с 2002 г. относились к нормальным, молодым, неполночленным. Молодые вегетативные особи преобладали над зрелыми генеративными (рис. 1). В ценопопуляциях вида в сообществах *Festucetum (valesiacaе) elytrigosum (repentis)* и *Festucetum (valesiacaе) vicioso (tenuifoliaе) – elytrigosum (repentis)*, которое в период наблюдений трансформировалось в *Festucetum (valesiacaе) viciosum (tenuifoliaе)*, отсутствуют юве-

нильные и имматурные возрастные группы. Малая доля или выпад из возрастного состава молодых вегетативных особей является следствием перерыва в цикличности семенного возобновления, отсутствия эффективной инспермации и невысокой конкурентоспособности вида. Распад каудекса у субсенильных и сенильных особей некорректно рассматривать как размножение растений: в лучшем случае это может немного увеличить число обособленных единиц умирающей особи на короткое время. Расселение по территории растений также ограничено плотным задернением и отсутствием свободного пространства для приживания и расселения новых особей. Накопление мортмассы также не способствует успешному прорастанию семян, которые могут находиться в растительной подстилке [1]. В возрастном спектре отсутствует и группа зрелых генеративных особей. Это, возможно, связано с неблагоприятными условиями произрастания (выпадение одного из возрастных состояний приводит к появлению возможности возникновения нового поколения путем более быстрого прохождения особями жизненного цикла и обсеменения генеративных растений). Вероятно, что сокращенный ход онтогенеза при выпадении средневозрастного состояния позволяет сохранить генетическое разнообразие особей в популяциях, снижая остроту конкуренции в условиях, отклоняющихся от оптимальных. В целом этот факт можно рассматривать как один из способов адаптации популяций вида к неблагоприятным

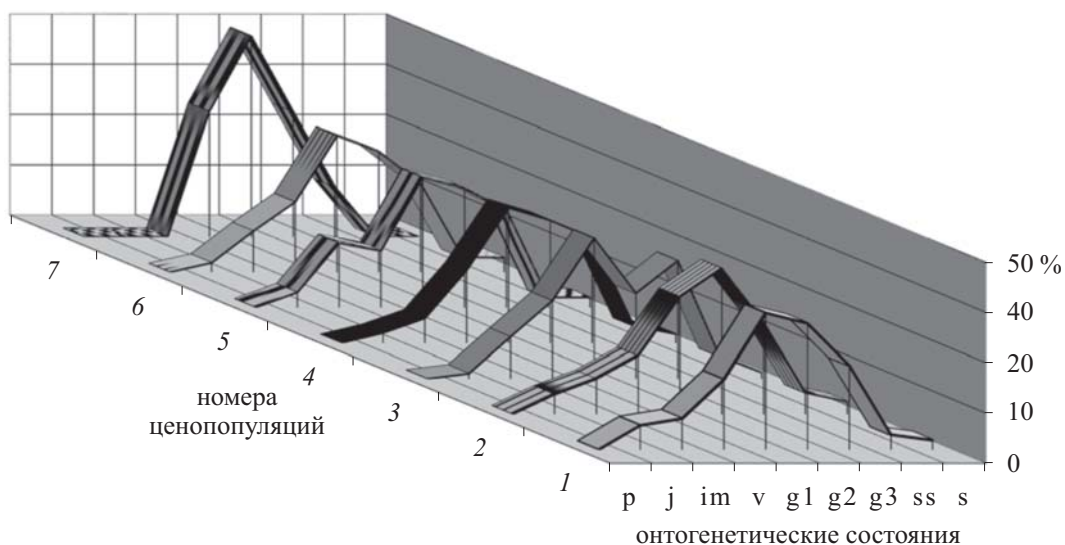


Рис. 1. Возрастной состав интродукционных ценопопуляций *Linum nervosum* Waldst. & Kit. в искусственных степных фитоценозах (август 2002 г.)

Fig. 1. The age composition of introduced cenopopulations of *Linum nervosum* Waldst. & Kit. in artificial steppe phytocenoses (August 2002)

условиям среды [5]. Неполноценность выражается также в отсутствии особей постгенеративных групп, которое определяется более ранним завершением растениями жизненного цикла.

Исследуемые эколого-демографические показатели ценопопуляции вида на III-ем участке (данные на август 2003 г.) на полосах с выжиганием и абсолютно заповедным режимом (невмешательство), подобны показателям популяций в ассоциациях *F. stiposum (lessingiana)*, *F. bromopsiosum (ripariae)* I-го участка. Популяции молодые, нормальные, неполноценные (рис. 1). Наибольшая неполноценность возрастного состава отмечена в *F. vicioso (tenuifoliae) – elytrigosum (repentis)*, что говорит о возможности (при условии отсутствия эффективной инспермации) постепенного перехода популяции в регрессивное состояние. Подобный процесс вряд ли вызвал бы коренное изменение структуры растительного сообщества, поскольку *L. nervosum* в нем не играл ведущей роли, несмотря на высокие значения индекса возрастности, указывающего, что его ценопопуляцию составляют взрослые особи. На угнетенность ценопопуляций указывает контагиозное размещение растений, позволяющее существовать им в условиях, отличающихся от оптимума, сильной конкурентной напряженности.

Наибольшая плотность *L. nervosum* отмечена в ассоциации *F. bromopsiosum (ripariae)* – $6,2 \pm 1,3$ особей/м², что свидетельствует о приближении условий существования требованиям этого вида. Наименьшая плотность отмечена в ассоциациях *F. elytrigosum (repentis)* – $0,8 \pm 0,3$ особей/м² и *F. vicioso (tenuifoliae) – elytrigosum (repentis)* – $0,2 \pm 0,1$ особей/м². Это указывает на угнетенное состояние ценопопуляций *L. nervosum* и наихудшие условия для его существования. Средние значения занимают показания плотности в ассоциации *F. stiposum (lessingiana)* – $2,4 \pm 0,9$ особей/м².

Ценопопуляции отличались и степенью влияния на среду обитания. Возрастное состояние популяций *L. nervosum* в ассоциации *F. vicioso (tenuifoliae) – elytrigosum (repentis)* приближается к 0,5 ($\Delta = 0,444$) (табл. 2). Преобладают взрослые, наиболее жизнеспособные растения. Влияние этой ценопопуляции на среду было бы значительным, если бы не низкая плотность. Самая молодая ценопопуляция отмечена в ассоциации *F. stiposum (lessingiana)* ($\Delta = 0,293$), ее влияние должно быть наименьшим в силу преобладания молодых вегетативных растений. Данная ценопопуляция характеризуется более высокой долей молодых растений. Это является не результатом увеличения продолжительности онтогенеза, а, в большей степени, проявлением очередной волны

Таблица 2. Популяционные характеристики интродукционных ценопопуляций *Linum nervosum* Waldst. & Kit. в искусственных степных фитоценозах

Ассоциация	год	Δ	ω	I _{генер}	I _{возобнов}	I _{стар}	I _{замещ}
<i>Festucetum (valesiacaе) stiposum (lessingianaе)</i>	2002	0,203	0,492	42,56	57,44	4,30	134,98
	2019	0,372	0,689	69,73	26,64	21,86	34,80
<i>Festucetum (valesiacaе) bromopsiosum (ripariae)</i>	2002	0,214	0,555	44,00	56,00	1,60	127,27
	2019	0,397	0,699	70,68	24,13	25,14	29,98
<i>Festucetum (valesiacaе) elytrigosum (repentis)</i>	2002	0,258	0,535	43,76	56,24	18,78	128,54
	2019	0,398	0,681	69,18	26,60	29,47	34,05
<i>Festucetum (valesiacaе) viciosum (tenuifoliae)</i>	2002	0,347	0,695	75,00	25,00	25,00	33,33
	2019	0,402	0,714	73,17	22,79	26,44	28,19
разнотравно-злаковое сообщество (абсолютно заповедный режим)	2002	0,313	0,611	59,04	39,76	16,42	63,86
	2019	0,366	0,674	68,99	28,15	23,39	38,07
разнотравно-злаковое сообщество (ежегодное сенокосение)	2002	0,366	0,706	70,64	28,64	18,93	39,57
	2019	0,374	0,689	69,73	25,85	23,88	33,42
разнотравно-злаковое сообщество (ранневесенний пал)	2002	0,347	0,853	89,58	10,42	35,71	11,63
	2019	0,402	0,748	75,00	25,00	98,28	33,33

возобновления, что привело к временному ее омоложению.

Возрастные спектры ценопопуляций преимущественно левосторонние (рис. 1). Это связано, с одной стороны, с тем, что ценопопуляции достигли уравновешенного состояния в своем развитии в период с 2002 по 2010 гг., с другой, – замедлением темпов прохождения онтогенеза. Тенденция к увеличению продолжительности онтогенеза в целом и отдельных возрастных состояний особей, особенно с низким уровнем жизненности, связана с неблагоприятными условиями существования. Это приводит к преобладанию в возрастном составе виргинильных и молодых генеративных растений. Увеличение продолжительности онтогенеза и снижение жизненности, тем не менее, обеспечивают устойчивость ценопопуляций в фитоценозах за счет снижения энергетических затрат на самоподдержание. Наличие генеративных растений обеспечивает ценопопуляции возможность семенного возобновления при возникновении значительных перерывов в появлении самосева и выпадении из возрастного состава ранних онтогенетических групп. Возрастная структура ценопопуляций *L. nervosum* устойчива, виталитетная структура динамична, что обеспечивает продолжительное функционирование вида в эколого-фитоценологических условиях, отклоняющихся от его требований. Ценопопуляции *L. nervosum* в течение 2002–2010 гг. имели возрастную структуру, характерную для многих

пациентов, для которых обычна невысокая плотность по сравнению с доминантами, они и существуют в таком качестве длительное время в степных сообществах.

Исследованные ценопопуляции не отличались особыми изменениями структуры и плотности не только на протяжении вегетационного периода, но и по годам. Отмечено некоторое повышение численности молодых растений, что сильно не влияло на значения индекса возрастности, незначительное изменение которого указывает на то, что развитие происходило медленными темпами. Колебания популяционных параметров носило флюктуационный характер.

В период с 2010 по 2018 гг., особенно с 2015 г., отмечены заметные изменения в возрастном составе, а также плотности ценопопуляций *L. nervosum*: появление отсутствовавших онтогенетических групп, повышение доли генеративных особей, в частности средневозрастных, увеличение плотности в целом. Однако тип возрастных спектров остается прежним.

Возрастные спектры фрагментов ценопопуляции вида на III-ем участке с 2010 г. остаются неполночленными, левосторонними с пиком на молодых генеративных особях (рис. 2) (одна ценопопуляция подвержена воздействию 3-х видов режимов экспериментального воздействия). Наибольшие доли приходятся на виргинильные, молодые и средневозрастные генеративные растения.

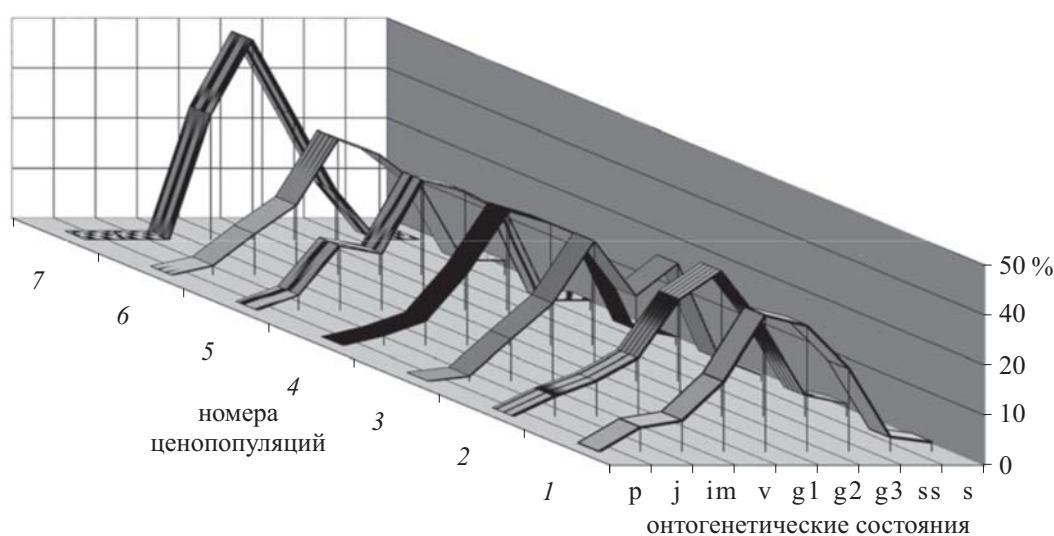


Рис. 2. Возрастной состав интродукционных ценопопуляций *Linum nervosum* Waldst. & Kit. в искусственных степных фитоценозах (август 2019 г.)

Fig. 2. The age composition of introduced cenopopulations of *Linum nervosum* Waldst. & Kit. in artificial steppe phytocenoses (August 2019)

Наблюдаемая значительная доля генеративных особей свидетельствует о том, что ценопопуляция занимает прочное положение в развивающемся фитоценозе, поскольку основная роль отведена растениям, за которыми закреплено осуществление функции семенного возобновления. Это связано с тем, что генеративный период развития является продолжительным, что характерно для многих многолетников [5, 18].

Во фрагменте ценопопуляции на ежегодно выжигаемой полосе отмечена самая низкая плотность особей *L. nervosum* – $2,15 \pm 1,2$ особей/м², что обусловлено влиянием пирогенного фактора. На участке, очевидно, накапливается большое количество наземной вегетативной массы, поскольку преобладают вегетативно подвижные высокорослые растения и уничтожение ветоши посредством огня вызывает гибель части молодых особей, а также повреждение более взрослых растений исследуемого вида. Это тоже способствует сдерживанию интенсивности размножения и расселения растений *L. nervosum*, который в большей степени характерен для сообществ луговой степи. Более плотный слой из сухих растительных остатков выгорает быстрее (и почти полностью), чем в сообществах II-го участка, где длиннокорневищные виды представлены в меньшем обилии и участие плотнодерновинных эдификаторов степных фитоценозов ярче выражено. К тому же, палы в большой степени играют существенную роль в снижении увлажненности местообитания [13]. В результате уничтожения ветоши на ежегодно выжигаемой полосе почва гораздо сильнее оголяется по сравнению с участками с ежегодным укосом и невмешательством. Гидрологический режим меняется, вероятно, сильнее, чем на перечисленных участках, в сторону ксерофитизации условий произрастания, которая характерна для типичных степных сообществ. Это также может лимитировать численность особей. К тому же, несмотря на ежегодные палы, на этой полосе все еще преобладают высококонкурентные вегетативно подвижные растения (*Vicia tenuifolia* L., виды из рода *Elytrigia* Desv. и т.д.), которые образуют за вегетационный период плотный покров, препятствующий эффективной инспермации *L. nervosum* и повышению плотности ценопопуляции. Общее проективное покрытие достигает 100%.

Самая высокая плотность зафиксирована на полосах с режимом заповедания и сенокосения – $8,45 \pm 2,7$ и $7,75 \pm 1,6$ особей/м², что вероятно, обусловлено оптимальными условиями увлажнения и меньшим обилием длиннокорневищных лугово-степных злаков. Последнее способствует снижению конкурентного воздействия на *L. nervosum* и позволяет особям расселяться по участку. В этих же ценопопуляционных фрагментах в онтогенетическом составе отмечено наибольшее преобладание молодых и средневозрастных генеративных особей. Наличие подроста почти каждый год свидетельствует о том, что процессы самоподдержания популяции в разнотравно-злаковом сообществе на этих фрагментах III-го участка осуществляются без длительного нарушения цикличности в возобновлении, что говорит о ее устойчивом положении, большем соответствии условий произрастания требованиям *L. nervosum*.

Наибольшая плотность популяций *L. nervosum* отмечена в сообществах I-го участка – ассоциации *F. stiposum* (*lessingianae*) и *F. bromosiosum* (*ripariae*) (соответственно – $12,5 \pm 2,3$ и $13,8 \pm 1,7$ особей/м²). Онтогенетические спектры полночленных нормальных ценопопуляций одновершинные левосторонние (рис. 2). Эколого-демографическая структура ценопопуляций здесь подобна структуре фрагментов интродукционной ценопопуляции *L. nervosum* в разнотравно-злаковом сообществе на III-ем участке (режимы ежегодного сенокосения и невмешательства). В фитоценозе ассоциации *F. elytrigosum* (*repentis*) (II-ой экспериментальный участок) сложились эколого-фитоценотические условия произрастания, приближенные к условиям III-го участка на полосе с режимом ежегодного пала. Слабая представленность вида в ассоциациях на втором участке связана с большей мезофитностью условий вследствие накопления ветоши и смены гидрологического режима (повышение увлажненности). Это вызывает тенденции развития сообществ в направлении остепненных лугов, что должно было бы обеспечить возможность для активизации размножения особей *L. nervosum* и его расселения по территории участка.

Однако, ведущим фактором, ограничивающим развитие и распространение особей вида, является, вероятно, не водный режим почвы,

а плотное задернение и слабая конкурентоспособность *L. nervosum*. Огонь в данном случае слабо влияет на развитие популяций, поскольку особи мало повреждаются, так как начинают вегетировать позже проведения пала и находятся под защитой дерновин степных злаков. Большое обилие плотнодерновинных злаков способствует созданию более благоприятных условий для исследуемого вида: образуется плотная дерновинная «подушка» из сухих остатков, которая защищает само растение и поверхность почвы от чрезмерного иссушения.

После пала отмечено отрастание надземной части у подавляющего количества особей *L. nervosum* и их цветение. Также все еще высокое обилие вегетативноподвижных длиннокорневищных лугово-степных и луговых видов растений (преимущественно злаков) является достаточным для оказания сильного угнетающего воздействия на *L. nervosum*. Популяция характеризуется неполным онтогенетическим составом и невысокой плотностью – $3,8 \pm 1,3$ особей/м². Низкая плотность ($2,7 \pm 1,4$ особей/м²) и неполночленность возрастного состава зафиксированы также в ассоциации *F. vicosum (tenuifoliae)*, которая, как и разнотравно-злаковое сообщество на ежегодно выжигаемой полосе, характеризуется существенной степенью мезофитизации. Отмечено некоторое повышение плотности этой интродукционной ценопопуляции и расселение вида в пределах сообщества. Этому способствовало снижение конкурентного воздействия со стороны высокорослых вегетативноподвижных видов, уменьшение появления свободных мест вследствие проведения палов, сокращение численности популяции вегетативно подвижного вида *Vicia tenuifolia*.

Динамику развития популяций отражает и оценка интегральных индексов, например, возобновления, старения, генеративности, замещения (табл. 1). Оценка возрастности (Δ) и эффективности (ω) согласно классификации «дельта–омега» показала, что популяции *L. nervosum* с 2002 по 2003 гг. являлись преимущественно молодыми и зреющими (рис. 3). В сообществах *F. stiposum (lessingianae)*, *F. bromopsiosum (ripariae)*, *F. elytrigiosum (repentis)* отмечено осуществление очередной волны возобновления, что вызвало временное омоложение популяций и отразилось на высоких показателях индекса заме-

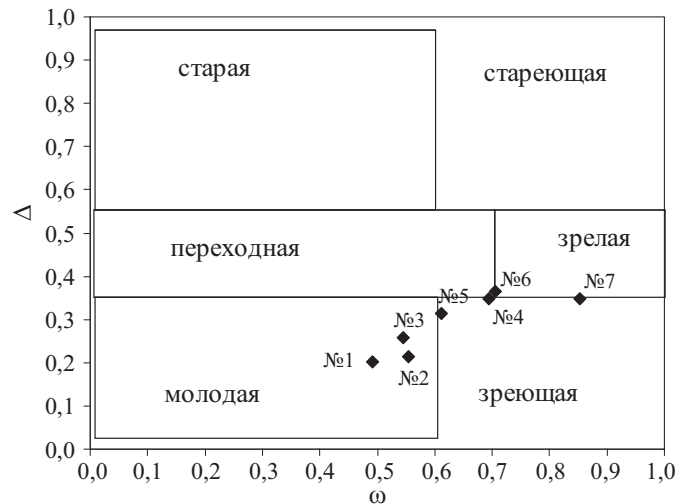


Рис. 3. Типы нормальных интродукционных популяций *Linum nervosum* Waldst. & Kit. в искусственных степных фитоценозах в 2002–2003 гг.; с № 1 по № 7 – номера интродукционных ценопопуляций

Fig. 3. Types of normal introduced populations of *Linum nervosum* Waldst. & Kit. in man-made steppe phytocenoses (2002–2003); № 1 to № 7 are the numbers of introduced coenopopulations

щения. Выпадение из состава особей прегенеративного периода и максимум на генеративных растениях свидетельствуют о неблагоприятной эколого-фитоценотической обстановке для вида, которая препятствует семенному размножению и развитию ценопопуляций. Отсутствие постгенеративных особей говорит о преобладании процессов отмирания над процессами возобновления.

В 2019 г. ценопопуляции *L. nervosum* – зреющие и зрелые (рис. 4). Это является показателем их устойчивости, преобладания генеративных особей, в частности, молодых и средневозрастных, способных дать жизнеспособное семенное потомство. Ценопопуляции в ассоциации *F. vicosum (tenuifoliae)* на II-ом и III-ем (полоса с ежегодным выжиганием) участках, несмотря на подобные значения этого показателя, – относительно устойчивы. В результате меньшего разнообразия возрастного состава (ранних возрастных групп) и невысокой плотности ценопопуляции занимают менее прочное положение в фитоценозах. Максимум приходится на группы виргинильных или молодых генеративных особей, что обусловлено замедлением их развития. Индекс эффективности этих популяций демонстрирует высокий уровень нагрузки особей на энергетические ресурсы среды. Эффективность использования видом жизненного пространства и степень воздействия на него низкая, поскольку популя-

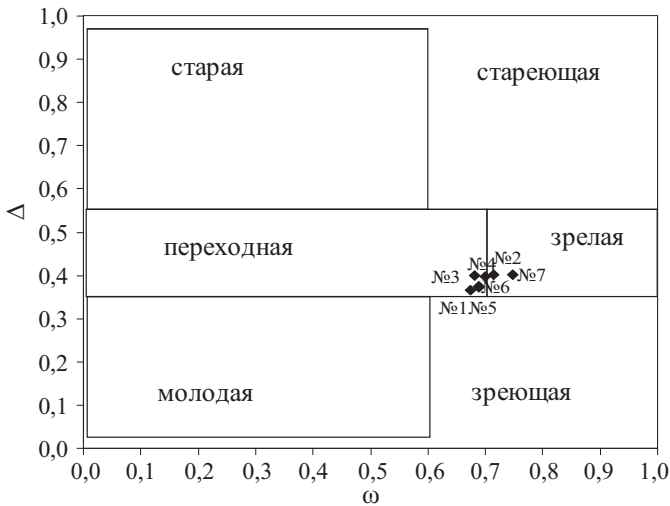


Рис. 4. Типы нормальных интродукционных популяций *Linum nervosum* Waldst. & Kit. в искусственных степных фитоценозах в 2019 г.; с № 1 по № 7 – номера интродукционных ценопопуляций

Fig. 4. Types of normal introduced populations of *Linum nervosum* Waldst. & Kit. in man-made steppe phytocenoses; № 1 to № 7 are the numbers of introduced coenopopulations

ции в основном составляют малочисленные угнетенные (низкий жизненный уровень) растения.

В случае с ценопопуляционными фрагментами (полосы с режимами невмешательства и сенокосения) в разнотравно-злаковом сообществе невысокий показатель $I_{\text{возобнов.}}$ (меньше 40 %) свидетельствует о том, что в ценопопуляции поддерживается динамическое равновесие: молодые растения быстро проходят начальные состояния онтогенеза и пополняют группы генеративных растений, замещаются отмирающие особи. В составе этих популяционных фрагментов почти каждый год (перерывы не более 2-х лет) отмечается подрост, плотность поддерживается на постоянном уровне. Поддержание показателя генеративности ($I_{\text{генер.}}$) осуществляется на достаточно высоком уровне (табл. 1) с некоторой элиминацией проростков в связи с колебаниями экологических условий произрастания и плотным задернением участков. Индекс возобновления большинства популяций преобладает над значениями индекса старения. На I-ом и II-ом участках индекс генеративности для ценопопуляций к августу 2019 г. высок в отличие от 2002–2003 гг., что обусловлено абсолютным доминированием генеративных растений. Остается малоустойчивым только положение ценопопуляции *L. nervosum* в ассоциации *F. viciosum (tenuifoliae)*, несмотря на некоторое повышение плотности и появление ранее отсутствовавших онтогенетических групп. То, что $I_{\text{генер.}}$

высок, не является показателем стабилизации положения вида в этом сообществе, поскольку выполнение функции возобновления здесь сильно заторможено.

Показатели $I_{\text{возобнов.}}$ невысоки или практически равны значениям $I_{\text{замещ.}}$, что говорит о том, что интенсивность пополнения молодыми особями низкая и подрост может заместить малую долю генеративной фракции ценопопуляции. Преобладание процессов старения над процессами омоложения, накопление зрелых или стареющих генеративных особей, остается постоянным для фрагмента на ежегодно выжигаемой полосе (III-ий участок) как в 2003 г., так и в 2019 г., что отражает индекс старения ($I_{\text{стар.}}$), значения которого превышают $I_{\text{возобнов.}}$. Выпадение прегенеративной фракции во фрагменте этой ценопопуляции (от ρ до ν) вызвало существенное снижение показателя $I_{\text{замещ.}}$, что указывает на крайне нестабильное положение вида на этом фрагменте (рис. 3–4).

Соотношение в ценопопуляциях особей разного жизненного уровня дает оценку уровню их жизнеспособности в конкретных условиях среды (в таблице 3 приведены данные на 2019 г. в период массового цветения растений). В том случае, если виталитетный состав характеризуется преобладанием особей третьего класса – «группы резерва», обеспечивающей устойчивость ценопопуляций и контроль за размерами экологической ниши [7], они относятся к депрессивным (табл. 3). Но, чем экологический режим благоприятнее для вида ценопопуляций, тем выше доля в их составе особей высокого виталитетного уровня и возможна смена виталитетного типа.

Обзор гистограмм дает возможность выделить два виталитетных типа популяций. Наибольшую жизнеспособность ценопопуляции, которая характеризуется низкой встречаемостью растений виталитетного класса «с», наблюдали в ассоциации *F. stiposum (lessingianae)*. Интродукционная ценопопуляция в *F. bromopsiosum (ripariae)* характеризуется наименьшим значением индекса Q.

В 2002–2003 гг. из-за невысокой численности всех возрастных групп ценопопуляций вида в ассоциациях *F. elytrigosum (repentis)*, *F. vicioso (tenuifoliae) – elytrigosum (repentis)* не было возможности построить виталитетные спектры. Однако можно допустить, что они относятся к депрессивному типу, как и в 2019 г., поскольку особи были невысокими и с меньшим количест-

Таблица 3. Виталитетный состав интродукционных ценопопуляций *Linum nervosum* Waldst. & Kit. в искусственных степных фитоценозах (2019 г.)

Ассоциация	Виталитетные классы			Q	Тип популяции
	c	b	a		
<i>Festucetum (valesiacaе) stiposum (lessingianaе)</i>	0,320	0,400	0,280	0,340 > c	процветающая
<i>Festucetum (valesiacaе) bromopsiosum (ripariaе)</i>	0,440	0,200	0,360	0,280 < c	депрессивная
<i>Festucetum (valesiacaе) viciosum (tenuifoliaе)</i>	0,200	0,520	0,280	0,400 > c	процветающая
<i>Festucetum (valesiacaе) viciosum (tenuifoliaе)</i>	0,520	0,280	0,200	0,400 < c	депрессивная
разнотравно-злаковое сообщество (абсолютно заповедный режим)	0,360	0,320	0,320	0,320 < c	
разнотравно-злаковое сообщество (ежегодное сенокосение)	0,400	0,320	0,280	0,360 < c	
разнотравно-злаковое сообщество (ранневесенний пал)	0,440	0,280	0,240	0,260 < c	

вом генеративных побегов, чем в других фитоценозах.

В сообществах *F. elytrigiosum (repentis)*, *F. viciosum (tenuifoliae)*, с наиболее мезофитизированным растительным покровом, на особи *L. nervosum* в большей степени оказывают сильное ценотическое угнетение высокорослые вегетативноподвижные длиннокорневищные злаки, играющие роль доминантов – *Elytrigia intermedia* (Host) Nevski, *E. repens* (L.) Nevski и др. Тем не менее, то, что ценопопуляции депрессивные, еще не свидетельствует о том, что они деградирующие, поскольку угнетенные особи при малейшем улучшении условий повышают свой жизненный уровень [7].

По годам была отмечена многократная смена виталитетного типа ценопопуляций. За период наблюдения характер пространственного размещения особей оставался контактиозным. Преимущественно формируются небольшие, нечетко очерченные агрегации, между которыми встречаются одиночные растения. Промежутки между скоплениями составляют до 15–20 см в сообществах *F. stiposum (lessingianaе)*, *F. bromopsiosum (ripariaе)*, разнотравно-злаковом (III-ий участок – полюсы с режимом невмешательства и кошением), в остальных случаях расстояние увеличивается до 50–70 см. Контактное размещение растений обусловлено и неоднородностью экотопа, характером размножения и слабым приживанием подростка.

Выводы

В искусственных степных фитоценозах, созданных в Донецком ботаническом саду, сформировался ряд ценопопуляций *Linum nervosum*. В течение 2002–2010 гг. изменения их популяционных параметров носили флюктуационный характер. Возрастные спектры являлись преимущественно левосторонними. Ценопопуляции относились к нормальным, молодым, неполночленным (отсутствуют не только особи ранних возрастных состояний, но и группа зрелых генеративных особей). Это связано с наблюдаемыми в период исследования замедлением темпов прохождения онтогенеза и достижением уравновешенного состояния в своем развитии.

В период с 2010 по 2019 гг. в результате воздействия на растительный покров сенокосения, палов и режима невмешательства отмечены заметные изменения в структуре интродукционных ценопопуляций: увеличение плотности, появление ранее отсутствовавших онтогенетических групп, увеличение доли генеративных особей, в частности, – средневозрастных, что упрочило положение ценопопуляций в искусственных фитоценозах. Но характер онтогенетических спектров остался неизменным.

Наиболее благоприятные условия произрастания для *L. nervosum* сложились в ассоциациях *Festucetum (valesiacaе) stiposum (lessingianaе)*, *Festucetum (valesiacaе) bromopsiosum (ripariaе)* и

в формирующемся злаково-разнотравном сообществе на участках с режимом невмешательства и укосом, где преобладают типичные ксерофитные и мезоксерофитные степные и лугово-степные растения, в том числе ценозообразователи степных сообществ из родов *Festuca* L. и *Stipa* L. Это связано с большей ксерофитностью среды обитания, что способствует созданию условий, в которых формируются сообщества луговой степи, а не луговые фитоценозы. Наихудшие условия произрастания сформировались в ассоциации *Festucetum (valesiacaе) viciosum (tenuifoliae)*, в которой абсолютное доминирование принадлежит длиннокорневищным вегетативно-подвижным видам, подавляющим развитие ценопопуляций *L. nervosum*, а также на ежегодно выжигаемой полосе разнотравно-злакового сообщества. Вид устойчив в составе искусственных фитоценозов, в которых условия приближены к его требованиям, перспективен для культивирования и размножения.

Необходимы дальнейшие наблюдения за этими изменениями с целью оценки их как возможных индикаторов состояния и развития фитоценозов.

1. Абдулина К.Х., Юнусбаев У.Б. Влияние пирогенного фактора на надземную фитомассу степей Башкирского Зауралья // Экологический сборник. Труды молодых ученых Поволжья. Тольятти, 2007. С. 9–13.
2. Глотов Н.В. Об оценке параметров возрастной структуры популяций // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Йошкар-Ола. 1998. Ч. 1. С. 146–149.
3. Животовский Л.А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. 2001. N 1. С. 3–7.
4. Жукова Л.А., Заугольнова Л.Б., Мичурин В.Г. и др. Программа и методические подходы к популяционному мониторингу растений // Биологические науки. 1989. N 12. С. 65–75.
5. Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола, 1995. 224 с.
6. Зиман С.Н. Жизненные формы и биология степных растений Донбасса. Киев: Наук. думка, 1976. 191 с.
7. Злобин Ю.А. Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста: монография. Сумы: Университетская книга, 2009. 263 с.
8. Ибатулина Ю.В. Життєвий стан ценопопуляцій *Linum nervosum* Waldst. et Kit. у штучних степових фітоценозах в умовах Південного сходу України // Український ботанічний журнал. 2004. Т. 61, N 5. С. 74–78.
9. Ибатулина Ю.В. Параметры интродукционных популяций модельного вида *Galatella dracunculoides* (Lam.) Ness как индикатор динамики искусственных степных фитоценозов // Промышленная ботаника. 2016. Вып. 15–16. С. 28–38.
10. Ибатулина Ю.В. Состояние популяций модельного вида *Thalictrum minus* L. как индикатор динамики искусственных и природных степных фитоценозов // Бюллетень ботанического сада-института ДВО РАН. 2016. N 2. С. 7–15.
11. Ибатулина Ю.В. Некоторые итоги исследования состояния интродукционных популяций *Anemone sylvestris* L. (Ranunculaceae) в условиях экспериментальной степи // Проблемы экологии и охраны природы техногенного региона. 2017. N 1–2. С. 13–26.
12. Ибатулина Ю.В. Оценка состояния природных и интродукционных популяций *Dictamnus gymnostylis* Steven в условиях Донбасса // Промышленная ботаника. 2018. Вып. 18, N 3. С. 4–15.
13. Ильина В.Н. Пирогенное воздействие на растительный покров // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2011. Т. 20, N 2. С. 4–30.
14. Каталог растений Донецкого ботанического сада: Справочное пособие / под ред. Кондратюка Е.Н. Киев: Наук. думка, 1988. 528 с.
15. Кондратюк Е.Н., Чуприна Т.Т. Ковыльные степи Донбасса. Киев: Наук. думка, 1992. 172 с.
16. Приходько С.А., Ибатулина Ю.В., Остапко В.М. Эколого-демографическая структура природных и интродукционных ценопопуляций как индикатор состояния степных фитоценозов. Донецк, 2013. 309 с.
17. Светлова А.А. Род *Linum* L. (Linaceae DC. ex Perleb) во флоре Северной Евразии: систематика, география, ботаника. Автореф. дисс. ... к.б.н. Санкт-Петербург, 2007. 27 с.
18. Серебряная Ф.К., Козлова Е.И., Попова С.Г. Сравнительное морфолого-анатомическое

- исследование видов рода *Linum* – льна жилковатого (*Linum nervosum* Waldst.) и льна желтоватого (*Linum luteolum* Vieb.) семейства льновые (Linaceae S.F. GRAY.) // Фармация и фармакология. 2014. N 3. С. 51–62.
19. Ткаченко В.С. Фітоценотичний моніторинг резерватних сукцесій в Українському степовому природному заповіднику. Київ: Фітосоціоцентр, 2004. 184 с.
 20. Флора Восточной Европы / Отв. ред. и ред. тома Н.Н. Цвелев. – СПб.: Мир и семья; Изд-во СПХФА. 1996. Т. 9. С. 355–356.
 21. Флора СССР / глав. ред. В.Л. Комаров. Ленинград: Изд-во АН СССР, 1949. Т. XIV. С. 92–93.
 22. Флора УРСР: в 12 т. / под ред. Д.К. Зерова, М.І. Котова, М.В. Клокова, О.Д. Вісюліної, А.І. Барбарич]. Київ: Вид-во АН УРСР, 1936–1965. Т. 7. С. 51–53.
 23. Уранов А.А., Смирнова О.В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. биол. 1969. Т. 74, Вып. 1. С. 119–134.
 24. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биологические науки. 1975. N 2. С. 7–33.
 25. Abramova L.M., Karimov O.A., Mustafina A.N. Struttura delle popolazioni di specie rare *Hedysarum grandiflorum* Pall. in petrophytic brughiere Urali // Italian Science Review. 2014. 2 (11). P. 241–244.
 26. Cavender N., Westwood M., Bechtoldt C., Donnelly G., Oldfield S., Gardner M., Rae D., McNamara W. Strengthening the conservation value of ex situ tree collections // Oryx. 2015. P. 1–9.
 27. Cibrian-Jaramillo A., Hird A., Oleas N., Ma H., Meerow A.W., Francisco-Ortega J., Griffith M.P. What is the conservation value of a plant in a Botanic Garden? Using Indicators to improve management of ex situ collections // The Botanical Review. 2013. N 79. P. 559–577.
 28. Karimova O.A., Abramova L.M., Mustafina A.N. Biologia montagna rare e rock genere *Patrinia sibirica* (L.) Juss. in natura e cultura // Italian Science Review. 2014. 4 (13). P. 659–662.

Поступила в редакцию: 03.03.2020

UDC 581.526.53:581.55:581.9(477.62)

DYNAMICS OF THE INTRODUCED CENOPOPULATIONS OF *LINUM NERVOSUM* WALDST. & KIT. IN ARTIFICIAL STEPPE PHYTOCENOSES IN THE DONETSK BOTANICAL GARDEN

Yu.V. Ibatulina, V.M. Ostapko

Public Institution «Donetsk Botanical Garden»

In artificial phytocenoses of the experimental steppe, formation of which in Donetsk Botanical Garden has been carried out since 1968, the dynamics of the introduced cenopopulations of *Linum nervosum* Waldst & Kit. was studied. Since 2002, their density, age and vitality composition, and spatial distribution of individuals under the influence of haying, fire and non-interference have been studied. Changes in population parameters were fluctuational in nature during 2002–2010. Age spectra are predominantly left-sided. The cenopopulations of the species are normal, young, incomplete (namely groups of individuals of early age states, mature generative, postgenerative). Between 2010 and 2019 we noted an increase in the cenopopulation density and the proportion of generative individuals in the age composition, in particular, middle-aged ones, and the appearance of previously absent ontogenetic groups, that increased their stability in artificial phytocenoses. The nature of ontogenetic spectra remained unchanged, i.e. left-sided. This species is stable within artificial phytocenoses as its cenopopulations are capable of self-maintenance.

Key words: *Linum nervosum* Waldst. & Kit., introduction cenopopulation, density of cenopopulation, age composition, vitality composition, spatial distribution of individuals, artificial steppe phytocenosis