

Ю.В. Ибатулина

ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ РАРИТЕТНЫХ ВИДОВ НА ПРИМЕРЕ РОДА *STIPA* L. В ПРИАЗОВСКО-ДОНЕЦКИХ СТЕПЯХ

Федеральное государственное бюджетное научное учреждение
«Донецкий ботанический сад»

На основе анализа плотности, возрастного состава, пространственного размещения особей, демографических индексов осуществлена оценка современного состояния популяций ряда видов рода *Stipa* L. в естественных растительных сообществах, являющихся звеньями различных сукцессий степной растительности. Установлено, что ценопопуляции ковылей, особенно *S. capillata* L., наиболее устойчивы в условиях склоновых местообитаний в слабо нарушенных степных и петрофитно-степных фитосистемах. Это нормальные, зрелые и полночленные, саморегулирующиеся системы с высокой плотностью. Наиболее благоприятные условия произрастания для этих видов формируются, как правило, на склонах экспозиций, характеризующихся наибольшей ксерофитностью: южных и юго-восточных, юго-западных, где в роли доминантов и субдоминантов в разреженных травостоях выступают преимущественно *S. graefiana* Steven, *S. lessingiana* Trin. & Rupr.

Ключевые слова: *Stipa*, ценопопуляция, плотность, возрастной состав, популяционные индексы, тип размещения

Цитирование: Ибатулина Ю.В. Оценка состояния популяций раритетных видов на примере рода *Stipa* L. в Приазовско-Донецких степях // Промышленная ботаника. 2025. Вып. 25, № 2. С. 4–23. DOI: 10.5281/zenodo.15771429

Введение

Восстановление и сохранение биоразнообразия, которое традиционно базируется на популяционно-видовом и экосистемном подходах, является одной из основных проблем современности, часть решения которой – исследование современного состояния растительного покрова Донецкой возвышенности и Северного Приазовья, включая объекты в пригородной зоне или в границах крупных населенных пунктов [19, 21, 22, 29, 31]. Важнейшей составляющей соэкологической оценки выступает изучение структурно-функциональной организации ценопопуляций видов растений, в первую очередь созофитов. Растительные сообщества, в которых раритетные виды являются эдификаторами, созидификаторами, суб- и содоминантами,

подлежат охране [19]. Данные, необходимые для оценки реального состояния фитосистемы, можно получить в результате наблюдения за изменениями популяционных параметров доминирующих видов, в частности эдификаторов [18, 32]. Ценозообразователи оказывают существенное влияние на сопутствующие виды, в том числе определяя их состав. От состояния их ценопопуляций зависит устойчивость основы растительных сообществ.

Мониторинг состояния ценопопуляций типичных и раритетных видов дает представление о процессах, происходящих в экосистемах, позволяет прогнозировать их состояние в будущем [15, 39]. Например, признаком устойчивости растительных сообществ является разно-

образии возрастного состава ценопопуляций видов нормального типа. Увеличение количества инвазионных, регрессивных ценопопуляций эдификаторов степных фитоценозов свидетельствует о развитии сукцессионных преобразований, что в будущем может привести к изменению типа растительности [23, 27, 29, 34]. Наибольшее значение для определения состояния ценопопуляций имеют демографические аспекты их жизнеспособности: численность, плотность, типы возрастной структуры, тип размещения особей и т.д. [9, 14, 16].

Цель и задачи исследований

Цель работы – определить состояние ценопопуляций видов рода *Stipa* L. в фитоценозах типичной (настоящей) степи и ее эколого-эдафических вариантов Донецкой возвышенности и Северного Приазовья. Была поставлена задача изучить плотность, возрастной состав, определить тип размещения особей ценопопуляций созофитов в растительных сообществах, которые являются звеньями различных типов сукцессии растительности в границах особо охраняемых территорий (далее – ООПТ), а также на участках, граничащих с населенными пунктами и входящих в состав агропромышленного комплекса.

Объекты и методики исследований

Объектами исследований являлись ценопопуляции видов из рода *Stipa* L., играющих роль эдификаторов, доминантов и субдоминантов в степных фитоценозах различных вариантов разнотравно-типчаково-ковыльной степи на слабо развитых и смытых черноземах, подстилаемых близко залегающим песчаником, границами, мергелем в окрестностях пгт Ларино, включая ООПТ «Ларинское» (городской округ Донецк, Буденновский р-н), с. Раздольное, с. Стыла, в окрестностях с. Новокатериновка, включая урочище Зор-Тау и ООПТ «Новокатериновские обнажения» (Старобешевский муниципальный округ), ООПТ «Староласпинский» (с. Староласпа, Тельмановский муниципальный округ), ООПТ «Донецкий кряж» (с. Мануйловка, Шахтерский муниципальный округ), с. Дмитровка (Шахтерский муниципальный округ), с. Русско-Орловка (Амвросиевский муниципальный округ), ООПТ «Балка Широкая» (с. Нижнекрынское, Амвросиевский муниципальный округ). Изучены популяционные показатели ковылей в степных фитоценозах особо охраняемых и перспективных для расширения природных территорий: *Stipa capillata* L., *S. grafiana* Steven, *S. joannis* Čelak., *S. lessingiana* Trin. & Rupr., *S. tirsia* Steven, *S. ucrainica* P.A. Smirn. Эти участки расположены на стыке юго-западной части Донецкой возвышенности и северо-восточной части Приазовской возвышенности в подзоне разнотравно-типчаково-ковыльных степей Приазовско-Черноморской подпровинции Причерноморской степной провинции; в континентальной степной области умеренных широт; в зоне с преобладанием черноземов обыкновенных, которые характерны для центральной степной области [7, 24, 25]. Рельеф – овражно-балочного типа. Обследованные объекты находятся в пределах самых густонаселенных территорий, которые непосредственно граничат с сельскохозяйственными и промышленными объектами, застройками, т.е. являются частью агропромышленного комплекса.

Исследования проводили маршрутным методом. Закладывали трансекты шириной 1 м и длиной 5–10 м, которые разбивали на 30 площадок по 1 м² для учета особей каждого онтогенетического состояния [2, 5, 10]. Эколого-демографические показатели природных ценопопуляций определяли по общепринятым методам: выделение возрастных групп, определение типа ценопопуляций осуществляли согласно методике, предложенной А.А. Урановым и дополненной другими исследователями [14–16, 36, 39] с учетом онтогенетических особенностей ксерофитных плотнодерновинных злаков [1, 3]. Для обозначения онтогенетических групп использовали символы, предложенные А.А. Урановым: pl – проростки, j – ювенильные особи, im – имматурные, v – виргинильные, g₁ – молодые генеративные, g₂ – зрелые генеративные, g₃ – старые генеративные, ss – субсенильные, s – сенильные. По доминированию в возрастных спектрах тех

или иных возрастных категорий определяли тип ценопопуляций [36]. Базовые возрастные спектры – статистические обобщения онтогенетических спектров ценопопуляций видов из фитоценозов, находящихся на соответствующих стадиях сукцессий [15, 16]. Оценку состояния ценопопуляций проводили по критерию «дельта-омега» Л.А. Животовского с учетом индексов возрастности (Δ) и эффективности (ω) [28], I_z – замещения, I_e – восстановления, I_c – старения. По I_z выделяли ценопопуляции неустойчивые ($I_z < 1$), перспективные ($I_z > 1$), угасающие ($I_z = 0$) [8]. Характер самоподдержания популяций определяли по I_e : $I_e > 2$ – эффективно; $1 < I_e < 2$ – умеренно; $I_e < 1$ – слабо [11].

Для установления типа размещения особей в пространстве использовали отношение дисперсии к среднему: если показатель около единицы, то размещение случайное, больше – contagiousное, меньше – регулярное [2, 5]. Среднюю плотность определяли как число особей или счетных единиц на 1 м² [12, 17] с учетом жизненной формы – в качестве счетной единицы принимали: целостная особь (pl, j), первичный куст (im), дерновина (v-g₁), компактный клон (g₂-g₃), клон из пространственно разобщенных партикул (ss-s) [1, 3, 39]. Отмечали в процентах общее (ОПП) и частное (ЧПП) проективное покрытие вида, играющего заметную роль в фитоценозе. Ассоциации выявлены в соответствии с принципами доминантой классификации, отображающей ценоценологическую роль видов в фитоценозах [4, 22, 26].

Для изучения корреляционной взаимосвязи между популяционными показателями (плотность, доля особей молодой фракции, индексы возобновления и замещения), условиями окружающей среды (крутизна склона, экспозиция), ОПП и ЧПП вида применили метод непараметрического анализа: коэффициент ранговой корреляции Спирмена (r_s). Статистический анализ проведен с применением программ MS Excel 2010 и Statistica с использованием стандартных показателей – доверительный интервал на уровне значимости $p = 0,95$ [12].

При определении стадий дигрессии, демуляции, резерватогенной сукцессии степной расти-

тельности использовали подходы, изложенные в работах В.С. Ткаченко [34, 35], В.В. Осичнюка [27], А.З. Глухова, О.М. Шевчук, Т.П. Кохан, И.Т. Юрченко, В.М. Остапко [4, 30, 31, 40, 41]. Индикаторами при определении стадий сукцессии были состояние ценопопуляций степных эдификаторов, флористический состав фитоценозов, роль основных ценозообразователей. Фитоценологическую позицию устанавливали по проективному покрытию [2, 5].

Результаты исследований и их обсуждение

Изучена возрастная структура ценопопуляций созофитов в фитоценозах, на стадиях дигрессии разнотравно-типчаково-ковыльной степи на смытых черноземах (материнская порода – песчаник): I стадия – ковыльная (умеренный выпас); II стадия – типчаковая (сильный выпас); III стадия – луковичномятликовая (чрезмерный выпас). Выявлены ценопопуляции эдификаторов на некоторых стадиях резерватогенной сукцессии: на I-ой – ковыльной (слабый выпас), II-ой – типчаковой (слабый выпас), III-ей – корневищнозлаковой (нет хозяйственной нагрузки), IV-ой – корневищнозлаково-разнотравной (нет хозяйственной нагрузки) и V-ой – кустарниковой (нет хозяйственной нагрузки); также на III-ей или стадии дерновинных злаков (типчаковой) демуляционной сукцессии. Большая часть степных сообществ находится на начальных стадиях пастбищной и резерватогенной сукцессий.

Растительные сообщества настоящей степи формируются на плакорных участках, пологих верхней и средней частях склонов южной и западной, юго-западной экспозиций, но могут опускаться к подножиям (подвергаются выпасу) в виде узкой полосы в местах перехода плакора в склон, иногда возле выходов материнской породы. Выявлены на слаборазвитых или среднесмытых черноземах с близко подстилающей материнской породой (песчаник). Из злаков преобладают (ЧПП до 45 %) степные и петрофитно-степные фитоценозы (эвксерофиты и эвриксерофиты). Обращает внимание, что облик фитосистем определяет и многочисленная группа видов разнотравья из степных

и петрофитно-степных ксерофитов и мезоксерофитов (ЧПП 5–7 %): *Pseudolysimachion barrelieri* (Schott) Holub, *Veronica sclerophylla* Dubovik, *Linaria maotica* Klokov, *Cephalaria uralensis* (Murray) Roem. & Schult., *Achillea stepposa* Klokov & Krytzka, *Artemisia austriaca* Jacq., *Teucrium polium* L., *Galatella villosa* (L.) Rchb. f., *Pimpinella titanophila* Woronow, *Gypsophila oligosperma* A. Krasnova, *Bupleurum falcatum* L. и др., которые имеют высокую степень встречаемости (отмечены не менее чем в 70 % от общего количества пробных площадок) при невысоком обилии. Постоянны, но не обильны лугово-степные ксеромезофиты и мезоксерофиты (1–2 %, иногда единичные экземпляры). В целом, преобладают степные виды (69–87 % от ОПП), преимущественно настоящие ксерофиты (39,5–67 %). Процент покрытия, приходящийся на разнотравье, мало отличается от проективного покрытия злаков, соответственно – 47 % и 41 %.

Фитоценозы, относящиеся к луговым степям, формируются в условиях большего увлажнения на более развитых черноземах. Выявлены вдоль опушек байрачных лесов и занимают небольшие лентовидные участки ниже линии перехода плакорной части в склон, или у его подножия. Характеризуются преобладанием степных видов (проективное покрытие от 51 до 70 %), в основном мезоксерофитов (от 55 % до 61 %). Ксерофиты и ксеромезофиты представлены в меньшем процентном соотношении – соответственно, от 19 % до 31 % и от 19 % до 37 %. Постоянны лугово-степные виды, особенно вдоль водостоков, в микродепрессиях рельефа: *Thalictrum minus* L., *Origanum vulgare* L., *Seseli libanotis* (L.) W. D. J. Koch, *Agrimonia eupatoria* L., *Fragaria viridis* Duchesne, *Filipendula vulgaris* Moench, *Scabiosa ochroleuca* L., *Senecio jacobaea* L., *Trifolium montanum* L., *Salvia pratensis* L., *Poa angustifolia* L., *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub, *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *E. trichophora* (Link) Nevski, *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth. Эти виды отражают эколого-фитоценотические особенности луговых степей, остепненных лугов, отличаются очень высоким обилием [26].

В ассоциациях кустарниковой степи участие кустарников составляет от 15 до 45 %. Эти сообщества, в частности, относящиеся к ассоциации *Caraganelum (fruticis) stiposum (grafianae)*, характерны для щебнистых местообитаний с несколько повышенным увлажнением (склоны невысоких увалов со щебнистыми недоразвитыми или слаборазвитыми черноземами). Отличаются наличием сильно выраженной синузии кустарников, образованной преимущественно *Caragana frutex* (L.) K. Koch, к которому примешиваются виды из рода *Rosa* L., *Amygdalus nana* L., *Spiraea hypericifolia* L., что также указывает на улучшение влагообеспеченности биотопа. Обилие степных видов достигает 75 %, это преимущественно мезоксерофиты (61–66 %). Доля, приходящаяся на злаки и разнотравье, практически одинакова (31 и 35 % соответственно). Несколько преобладают во флористическом составе виды разнотравья (52 %). Мезоморфность сообществ выражена ярче и проявляется в снижении роли в сложении травостоя видов из родов *Festuca* L., *Stipa* L., *Koeleria* Pers., *Galatella* Cass. и др.

Растительные сообщества каменистой степи формируются в области узкой полосы при переходе плакорной части в склон, на сухих крутых склонах на сильноосмытых или скелетных почвах, слаборазвитых щебнистых черноземах. Увеличение доступной влаги, характерное для биотопов с почвами легкого механического состава, проявляется в части фитоценозов в наличии мезоксерофитных злаков, степных кустарников в небольшом обилии (ЧПП 3–5 %). Усиление роли петрофитно-степных и петрофитных растений (покрытие не превышает 15 %) подчеркивает повышение ксерофитизации условий произрастания. Преобладают степные виды (от 82 до 95 %), преимущественно эуксерофиты (60 %, чаще от 74 до 80 %). Хорошо представлена группа плотнoderновинных злаков (45–50 %), из которых выделяются *Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng и *C. bulgarica* (Bornm.) Keng (ЧПП – 15–20 %). Среди разнотравья преобладают ксерофитные, ксеромезофитные виды. Хорошо представлена группа часто укореняющихся полукустарничков (26 %), в которой преобладает *Thymus dimorphus* Klokov & Des.-Shost. (10–20 %).

На границе с антропогенно нарушенными сообществами, в частности, пастбищами, характерной чертой ассоциаций является увеличение ЧПП (до 30 %) полукустарничка *Artemisia marschalliana* Spreng. В целом, ЧПП сорных видов растений составляет 1–7 %. В выпасаемых фитосистемах их участие в сложении травостоя может достигать 15–20 % (при постоянном чрезмерном выпасе до 60–63 % от ОПП).

Ценопопуляции видов из рода *Stipa* в слабо нарушенных умеренно выпасаемых фитоценозах на пологих холмах относятся к нормальным преимущественно полночленным, зрелым. Виды из рода ковыль в сообществах занимают доминирующее положение. Максимум в возрастных спектрах приходится на группу средневозрастных генеративных растений (иногда старых генеративных) (рисунок). Отсутствие проростков и всходов в возрастном составе связано с тем, что на момент исследования особи могли частично нивелироваться или перейти в имматурное состояние, поскольку самые ранние стадии довольно быстротечны. Поэтому не считаем выявленные популяции неполночленными. Малое участие имматурных и виргинильных особей в большей степени, вероятно, также связано с тем, что в благоприятных условиях они быстро пополняют последующие возрастные группы. Также малочисленными являются группы субсенильных и сенильных растений. Полночленность возрастного спектра говорит о непрерывном кругообороте поколений и более полном использовании ресурсов этими видами. В зависимости от условий местообитаний наблюдается незначительное варьирование разнообразия онтогенетических групп растений в возрастном составе или изменяется их процентное соотношение. Общей закономерностью является преобладание средневозрастных генеративных особей. Ценопопуляции эдификаторов образуют устойчивую основу фитоценозов, являются саморегулирующимися системами. Общей чертой этих ценопопуляций является и значимая плотность, свидетельствующая о хорошей адаптации к услови-

ям произрастания (от 6 до 11 особей на 1 м²). Снижение плотности ценопопуляций созофитов-эдификаторов осуществляется в сообществах с высокой концентрацией плотнодерновинных ценозообразователей, включая виды из родов *Festuca*, *Koeleria*, *Phleum* L., *Agropyron* Gaertn. Как правило, в таких случаях ОПП фитоценозов превышает 85 %, плотное задержание затрудняет появление проростков и приживаемость подроста.

При многолетней сильной пастбищной нагрузке (II стадия дигрессии) (окрестности пгт Ларино, с. Стыла) из состава фитоценозов начинают выпадать в первую очередь виды из рода *Stipa* и другие созофиты. Плотность их ценопопуляций сильно снижается до 2,1–5,8 особей на 1 м². Их место постепенно занимают сорные, непоедаемые (ядовитые, жесткие, опушенные, колючие) виды, которые быстро захватывают освободившееся пространство. Чрезмерный выпас способствует уплотнению почвы и сильному угнетению растений, снижению сомкнутости фитоценозов, в которых доминирует только наиболее устойчивый к сильным антропогенным воздействиям *S. capillata*. В ценопопуляциях на стадиях сильного и чрезмерного выпаса (рисунок) [4, 15] все большее количество особей не проходит до конца онтогенетическое развитие и заканчивает свой жизненный цикл на более ранних этапах. Это усиливает выраженность «омоложения» ценопопуляций, максимум смещается на группы молодых или зрелых генеративных растений. В возрастном составе, как правило, отсутствуют постгенеративные группы. Наблюдаются перерывы в цикличности процессов размножения: нет многих молодых онтогенетических групп (иногда вплоть до виргинильных особей) в результате вытаптывания подроста. Вследствие чрезмерного выпаса происходит уничтожение надземной фитомассы до обсеменения, снабжение семенами практически исключается. Длительный перерыв в семенном возобновлении влечет исчезновение из возрастного состава ценопопуляций, в первую очередь, особей начальных онтогенетических состояний. В итоге начинают доминиро-

вать виргинильные и молодые генеративные растения.

Повышение доли участия молодых и зрелых генеративных особей, с одной стороны, связано с увеличением длительности онтогенетических периодов, с другой – с гибелью субсеньных и сеньных растений. Замедление онтогенетического развития или отдельных его периодов вызвано снижением жизненного уровня особей из-за ухудшения условий существования. Но, в целом, за счет уменьшения энергетических затрат на самоподдержание это обеспечивает устойчивость ценопопуляций в фитоценозах на определенный период. Данный механизм особенно важен при нестабильном семенном возобновлении, поскольку способствует сохранению разнообразия возрастного состава, следовательно, и некоторой стабилизации положения ценопопу-

ляций. Тем не менее, длительное воздействие сильной пастбищной нагрузки может быть компенсировано лишь на определенное время. В дальнейшем возможным является еще большее упрощение популяционной организации, структурный распад и утрата этими ценопопуляциями жизнеспособности. Исчезновение из возрастного состава ценопопуляций злаков особей, способных к семенному возобновлению, приводит к окончательному нарушению цикличности обновления поколений [15–17]. На следующей стадии пастбищной дигрессии они распадаются, изменения становятся необратимыми и в организации самих ценопопуляций степных доминантов, и фитоценозов в целом. Они являются уже сильно нарушенными и их быстрое восстановление без вмешательства человека маловероятно.

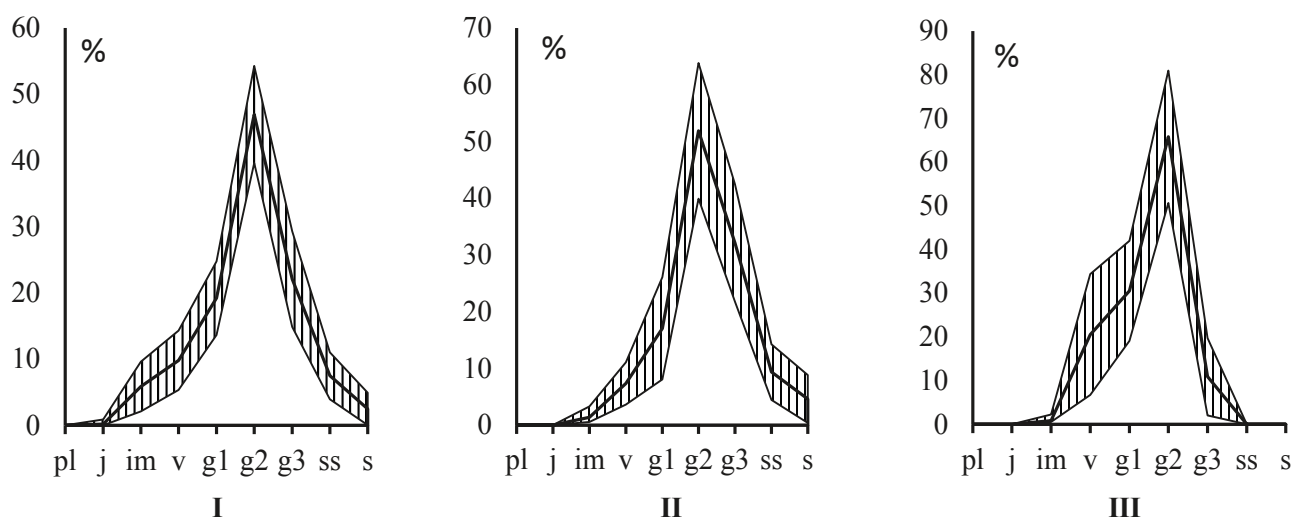


Рисунок. Онтогенетические спектры ценопопуляций видов из рода *Stipa* L.: I – на примере *Stipa graefiana* Steven в сообществах на ковыльной, типчаковой стадиях пастбищной и резерватогенной сукцессий, в сообществах петрофитного варианта кустарниковой степи; II – на примере *S. graefiana* в сообществах на корневищнозлаковой и корневищнозлаково-разнотравной стадиях резерватогенной сукцессии; III – на примере *S. capillata* в сообществах на луковичномятликовой (чрезмерного выпаса) стадии пастбищной дигрессии: по оси абсцисс – онтогенетические состояния особей; по оси ординат – доля особей отдельных онтогенетических состояний; штриховка – величина $\pm 3\sigma$

Figure. Ontogenetic spectra of species cenopopulations from the genus *Stipa* L.: I – the case of *Stipa graefiana* Steven in communities of the feather grass and fescue stages of pasture and reserve successions, in communities of the petrophytic variant of shrub steppe; II – the case of *S. graefiana* in communities at the rhizome-grass and rhizome-grass-mixed grass stages of reserve succession; III – the case of *S. capillata* in communities of the bulbous-bluegrass (overgrazing) stage of pasture digression: ontogenetic states of individuals are shown along the abscissa; along the ordinate the proportion of individuals of certain ontogenetic states is shown; shading marks the value of $\pm 3\sigma$

Усиление нагрузки отрицательно сказывается и на плотности особей ценопопуляций этих степных созофитов (III стадия дигрессии). ЧПП видов из рода *Stipa* составляет < 1–3 %. Плотность ценопопуляций раритетных ценообразователей степных фитоценозов уменьшается и колеблется от 1,0 до 1,6 особей на 1 м², на последующих стадиях дигрессии могут встречаться отдельные генеративные растения, но большинство видов выпадает из состава фитоценозов. Возможна быстрая неспециализированная дезинтеграция материнских особей вследствие механического разрушения, но она не может рассматриваться как вегетативное возобновление [15, 39]. Менее чувствителен к такому уровню пастбищной нагрузки *S. capillata*, который может занимать в выпасаемых сообществах положение доминанта, но чаще субдоминанта. У *S. capillata* при некотором снижении плотности может сохраняться возрастной тип ценопопуляций. Они еще остаются нормальными, полночленными. Максимум в онтогенетическом спектре приходится на группу средневозрастных генеративных растений (стадия сбой не рассматривалась).

Постоянное отчуждение зеленой биомассы приводит к чрезмерному сокращению слоя подстилки из мортмассы, которая накапливает в себе влагу, предотвращая пересыхание поверхностных горизонтов почвы. Происходит нарушение сложившегося микроклимата, усиливается суточный перепад температур. Однолетние растения, резко увеличившие свое обилие, не способны задерживать сток и предотвращать эрозию почвы, как многолетние, особенно плотнoderновинные злаки. К тому же чрезмерный выпас, вызывая изменения в структуре верхних горизонтов почвы, способствует их уплотнению, в результате чего они становятся пылеватыми, что также способствует снижению влажности [27]. Недостаток влаги является в свою очередь важным фактором, который также обуславливает отсутствие подростa. Подобный процесс опустынивания часто заканчивается формированием пустынно-степных сообществ с доминированием *Galatella villosa*, *Teucrium polium* и некоторых видов рода *Euphorbia*, обра-

зуются грудничиево-молочайные растительные сообщества.

Растительные сообщества на крутых склонах, которые не подвергаются распахке, регулярному сенокошению и выпасу домашнего скота, находятся на начальных стадиях (ковыльной, типчаковой) резерватогенной сукцессии. В их составе ценопопуляции эдификаторов – нормальные, зрелые или стареющие, преимущественно полночленные (рисунок). Отличия, в основном, проявляются в плотности ценопопуляций эдификаторов, которая несколько ниже в фитоценозах резерватогенной сукцессии. Постгенеративные особи отмечены в ценопопуляциях созофитов преимущественно в сообществах каменистой степи, поскольку ОПП здесь несколько ниже. Также подобной эколого-демографической структурой обладают ценопопуляции видов из рода *Stipa* в растительных сообществах кустарниковой степи, выявленные в верхних частях склонов на смытых черноземах. Несмотря на то, что эти фитоценозы находятся на этапе развития, который соответствует кустарниковой (V-ой) стадии резерватогенной сукцессии, ценопопуляции – нормальные, зрелые, преимущественно полночленные. Это может быть обусловлено разреженностью травостоя, что способствует непрерывному семенному возобновлению ценопопуляций плотнoderновинных злаков. Общей чертой ценопопуляций является высокая плотность, что свидетельствует о приспособленности к сосуществованию с другими видами растений, к условиям произрастания в целом. Степные фитоценозы, в составе которых находятся популяции эдификаторов с такими показателями, являются устойчивыми и не нуждаются в применении специальных природоохранных мероприятий.

На каменистых степных склонах процессы смыва чернозема тормозят его накопление, что сдерживает замену дерновинно-злаковых степных ассоциаций длиннокорневищно-злаковыми, ограничивая расселение мезофитных лугово-степных и луговых корневищных видов, тяготеющих к средне- и хорошо развитым обыкновенным черноземам. Проективное покрытие степных эдификаторов может до-

стигать 50–65 %. Почвенный покров особенно в верхней и средней частях склонов менее развит, отличается щебнистостью и смытостью, местами материнская порода (песчаник) выходит на поверхность. В фитоценозах очень мало сухих растительных остатков. Это препятствует мезофитизации растительного покрова [27], сохраняет структуру ценопопуляций ксерофитных эдификаторов степных и петрофитно-степных фитоценозов. Изменения популяционных показателей видов из рода *Stipa* на слабо нарушенных степных участках, которые граничат с пастбищами и сенокосами, обусловлены в большей степени эколого-фитоценозическими условиями, чем воздействием антропогенных факторов. Такие фитоценозы занимают небольшие плакорные участки и склоны холмов, представлены следующими формациями: *Stipeta lessingiana*, *Stipeta capillata*, *Stipeta grafiana*.

На плакорных участках, пологих склонах северной и северо-западной экспозиций отмечены степные фитоценозы, которые находятся на длиннокорневищной и корневищнозлаково-разнотравной стадиях резерватогенной сукцессии. Здесь из-за длительного слабого антропогенного воздействия или его отсутствия накопление гумуса и мелкозема преобладает над процессами выветривания и смыва (почвенный слой более развит, чем на крутых склонах). Накопление растительного опада способствует изменению и гидротермического режима. В результате лугово-степные и луговые мезофитные виды, в том числе длиннокорневищные злаки, получают преимущество перед ксерофитными степными видами [19, 20, 22, 34, 35]. Развитие ценопопуляций длиннокорневищных видов способствует избыточному накоплению морт-массы, которая мешает не только прорастанию, но и достижению семенами почвы, что препятствует осуществлению процессов возобновления. В возрастном составе эдификаторов преобладают уже зрелые или старые генеративные растения, увеличивается доля постгенеративных особей. Степные эдификаторы оказываются в неблагоприятных условиях, поскольку способны только к семенному размножению

[21, 39]. Возрастной состав ценопопуляций неполный. Отсутствуют молодые вегетативные растения (рисунок), что свидетельствует о низкой эффективности семенного возобновления в результате нарушения цикличности замещения поколений особей. Виды плотнодерновинных ценозообразователей не способны компенсировать отсутствие особей семенного происхождения за счет интенсификации вегетативного размножения, способствующего сохранению устойчивости ценопопуляций при ухудшении условий произрастания. Происходит смещение максимума в возрастных спектрах ценопопуляций видов-эдификаторов на более старые группы растений, что является одним из показателей снижения их жизнеспособности. Плотность колеблется в пределах от 1 до 4 особей на 1 м².

Представлены усредненные онтогенетические спектры ценопопуляций плотнодерновинных эдификаторов в фитоценозах на первых двух стадиях сукцессий степной растительности различной направленности. Виды из рода *Stipa* преобладают не только на ковыльной стадии как дигрессивной, так и резерватогенной сукцессии, но и на начальных этапах типчаковой. В растительных сообществах на этих стадиях структура ценопопуляций исследованных видов может проявлять наглядное подобие несмотря на то, что такое сходство и осуществление противоположно направленной динамики фитоценозов в целом обусловлено разными причинами. В первую очередь, отмечается смещение максимума на группу средневозрастных генеративных особей и при выпасе, и при слабой пастбищной нагрузке или ее отсутствии. При усилении выпаса на типчаковой стадии дигрессии, как было рассмотрено ранее, в первую очередь сокращают долю участия в возрастном составе уязвимые и ослабленные растения: молодые вегетативные, старые генеративные и постгенеративные. В результате усиления вытаптывания проростки и ювенильные растения теряют возможность успешной приживаемости. К тому же, впоследствии усиливающееся длительное выпасание может привести к чрезмерной ксерофитизации условий

произрастания, что снижает вероятность прорастания семян, а плотнодерновинные злаки способны к самоподдержанию только семенным путем. Вследствие углубления отрицательных тенденций может быть спровоцирован процесс опустынивания. При слабой пастбищной нагрузке или ее отсутствии также максимум на группе зрелых генеративных растений может быть обусловлен неблагоприятными условиями для прорастания семян, а, следовательно, снижением доли участия молодых особей в составе ценопопуляций и гибелью ослабленных и угнетенных растений (стареющие и постгенеративные). Как было обозначено выше, при мезофитизации степного растительного покрова в результате накопления избыточной мормассы и изменения гидротермического режима, освещенности из-за интенсификации развития ценопопуляций высокорослых вегетивно подвижных злаков, условия произрастания для типичных ксерофитных плотнодерновинных эдификаторов меняются в худшую сторону. Сильная задернованность фитоценозов (до 95–100 %) не оставляет свободного места для появления обильного подроста, молодые вегетативные растения, в свою очередь, подвергаются усиливающему конкурентному влиянию со стороны вегетивно подвижных лугово-степных и луговых видов растений. Значительный слой мертвых растительных остатков также снижает успешность прорастания семян, часть которых может вообще не достигать почвенного слоя, оставаться в мортмассе и выпревать. Стареющие и старые растения в условиях произрастания, отклоняющихся от требований этих эдификаторов из рода *Stipa*, заканчивают онтогенетическое развитие быстрее. Таким образом, на определенных этапах динамики степных растительных сообществ возрастной состав этих видов на некоторое время может приобретать некоторое подобие несмотря на то, что причины, вызвавшие его, носят различный характер.

В демулационных растительных сообществах на периферии ранее возделываемых полей (пгт Ларино, ООПТ «Ларинский») были отмечены две дигрессивные ценопопуляции

S. capillata, которые представлены единичными средневозрастными и старыми генеративными особями. Поскольку эти фитоценозы образовались в результате нарушения растительного покрова, но не являлись непосредственной частью регулярно возделываемого поля, в их составе наряду с сорняками встречаются и не характерные для этого этапа восстановления типичные степные виды, присущие более поздним стадиям демулации: *Festuca valesiaca*, *Koeleria cristata* (L.) Pers., *Bromopsis riparia* (Rehmann) Holub, *Poa angustifolia* и т.д. Динамику ценопопуляций *S. dasyphylla* прогнозировать сложно. Отмеченные растения крайне немногочисленны и скорее всего не смогут обеспечить возможность самостоятельного восстановления структуры ценопопуляций. Участки с фитоценозами, на которых есть хорошо сохранившиеся ценопопуляции, способные выступить источником диаспор в демулационные растительные сообщества, рядом не были отмечены. К тому же, по мере формирования вторичных фитоценозов будет возрастать и конкурентное воздействие со стороны других степных доминантов и эдификаторов.

Оценка возрастности (Δ) и эффективности (ω), интегральных индексов [28], позволяющих оценить интенсивность пополнения состава подростом, показала, что популяции видов из рода *Stipa* согласно классификации «дельта-омега» в ковыльниках являются преимущественно зрелыми; в степных и петрофитно-степных типчатниках – зрелыми и переходными; в кустарниковых и лугово-степных корневищнозлаковых, корневищнозлаково-разнотравных сообществах – зрелыми и стареющими.

Ценопопуляции ковылей в степных и петрофитно-степных растительных сообществах на ковыльной и типчаковой стадиях как дигрессивной, так и резерватогенной сукцессий (I и II) – переходные, что, вероятно, связано с осуществлением очередной малой волны обновления. В возрастном спектре ценопопуляций этого типа прослеживается невыраженный второй максимум на группах молодых особей, наименьший I_6 , как правило, I_6 и I_3 наиболее значимы (таблица).

Таблица. Плотность, интегральные показатели природных популяций видов рода *Stipa* L.

Стадия сукцессии	Плотность особь/ м²	I _z	I _e	I _c	I _s	ω	Δ
						тип популяции	
Stipa capillata L.							
I Д	9,1 ± 0,5	76,30	21,34	24,50	26,10	0,736	0,419
						зрелая	
II Д	4,9 ± 0,7	65,60	31,74	22,40	45,19	0,666	0,366
						переходная	
	4,2 ± 0,5	65,80	32,02	22,60	45,72	0,655	0,362
						переходная	
III Д	1,5 ± 0,3	86,39	13,21	25,37	15,14	0,816	0,453
						зрелая	
	1,6 ± 0,3	79,19	14,04	27,58	15,52	0,769	0,447
						зрелая	
I Р	7,3 ± 0,5	79,90	16,16	23,50	18,53	0,776	0,439
						зрелая	
	7,7 ± 0,5	78,80	15,99	37,90	17,65	0,742	0,477
						зрелая	
	7,1 ± 0,5	71,70	27,13	23,80	36,43	0,721	0,407
						зрелая	
II Р	3,6 ± 0,5	73,07	23,40	26,73	28,89	0,723	0,419
						зрелая	
III Р	2,9 ± 0,4	86,50	9,33	19,40	9,77	0,829	0,452
						зрелая	
IV Р	1,9 ± 0,3	87,04	10,39	30,00	11,35	0,798	0,456
						зрелая	
Stipa grafiانا Steven							
I Д	7,3 ± 0,5	70,07	24,97	25,73	30,98	0,706	0,408
						зрелая	
II Д	5,8 ± 0,5	76,40	30,95	29,30	42,86	0,759	0,459
						зрелая	
I Р	8,5 ± 0,8	65,60	20,00	23,50	24,06	0,682	0,379
						переходная	
	7,9 ± 0,8	76,40	13,51	22,80	14,66	0,757	0,425
						зрелая	
	5,2 ± 0,6	79,40	18,20	29,70	19,73	0,778	0,466
						зрелая	
II Р	4,3 ± 0,7	71,79	22,10	52,58	25,29	0,689	0,519
						переходная	
	3,5 ± 0,5	68,35	14,35	31,55	15,33	0,692	0,437
						переходная	
III Р	2,8 ± 0,4	81,50	10,24	66,10	10,52	0,746	0,594
						стареющая	
IV Р	3,5 ± 0,7	78,80	15,99	37,90	17,65	0,742	0,477
						зрелая	
	единичные особи	65,30	17,86	51,40	16,55	0,702	0,563
						стареющая	
	1,5 ± 0,4	86,50	5,36	51,60	5,15	0,798	0,579
						стареющая	

V P	3,1 ± 0,5	68,30	29,59	35,20	40,25	0,676	0,434
						переходная	
	2,4 ± 0,2	79,00	12,12	49,90	12,67	0,758	0,538
зрелая							
<i>Stipa joannis</i> Čelak.							
I Д	6,0 ± 0,2	73,41	24,50	21,05	32,02	0,723	0,393
						зрелая	
	6,3 ± 0,4	76,94	18,91	25,34	24,00	0,743	0,411
зрелая							
II Д	2,9 ± 0,2	84,94	14,16	24,80	16,60	0,786	0,434
						зрелая	
	2,5 ± 0,3	10,10	10,75	26,84	12,14	0,779	0,431
						зрелая	
	2,1 ± 0,3	18,10	19,70	28,70	22,47	0,725	0,436
						зрелая	
	6,9 ± 0,4	72,83	23,45	26,60	28,01	0,713	0,413
						зрелая	
I P	7,1 ± 0,4	67,62	30,00	25,93	38,98	0,682	0,397
						переходная	
	2,01 ± 0,3	23,90	24,29	21,41	30,10	0,723	0,402
						зрелая	
	4,9 ± 0,3	23,00	24,19	27,29	31,01	0,707	0,415
						зрелая	
II P	3,4 ± 0,3	64,95	30,17	23,96	39,92	0,693	0,413
						переходная	
	3,0 ± 0,3	70,38	26,00	24,31	32,63	0,708	0,408
зрелая							
III P	2,3 ± 0,3	83,83	13,43	35,00	14,91	0,771	0,479
						зрелая	
	2,5 ± 0,2	12,41	12,48	25,1	4,30	0,816	0,459
зрелая							
IV P	1,9 ± 0,3	8,52	8,60	33,88	9,34	0,826	0,499
зрелая							
V P	1,6 ± 0,3	80,99	15,39	31,20	16,93	0,766	0,463
зрелая							
I Д	8,7 ± 0,6	78,40	15,88	29,10	15,78	0,739	0,437
						зрелая	
	7,6 ± 0,5	62,00	36,08	24,50	52,66	0,630	0,358
						дозревающая	
	8,5 ± 0,7	61,01	33,48	26,36	39,62	0,639	0,385
						переходная	
	6,9 ± 0,4	71,01	24,87	23,50	29,67	0,722	0,416
						зрелая	
	7,5 ± 1,3	71,50	24,74	28,01	28,86	0,699	0,406
						зрелая	
	9,3 ± 0,4	70,00	26,32	27,02	30,68	0,685	0,403
переходная							

Продолжение таблицы

II Д	$5,0 \pm 0,6$	61,01	33,48	26,36	42,54	0,642	0,386
						переходная	
II Д	$4,7 \pm 0,7$	88,79	7,46	31,22	7,88	0,813	0,477
						зрелая	
III Д	$1,5 \pm 0,2$	94,21	3,96	43	4,06	0,831	0,536
						зрелая	
	$1,3 \pm 0,3$	92,01	6,59	48,22	6,95	0,808	0,539
						зрелая	
III Д	$1,0 \pm 0,2$	89,93	23,20	10,12	11,23	0,828	0,447
						зрелая	
I Р	$5,6 \pm 0,4$	69,62	23,60	31,83	28,10	0,710	0,439
						зрелая	
	$7,04 \pm 0,6$	77,06	8,84	30,09	1,14	0,715	0,422
						зрелая	
I Р	$4,6 \pm 0,6$	71,80	24,18	28,20	0,21	0,705	0,411
						переходная	
II Р	$6,4 \pm 0,3$	73,02	4,38	25,63	1,22	0,712	0,404
						зрелая	
III Р	$3,8 \pm 0,7$	80,90	11,87	31,94	12,40	0,789	0,492
						зрелая	
	$4,0 \pm 0,4$	80,79	13,25	35,19	14,40	0,750	0,466
						зрелая	
IV Р	$3,4 \pm 0,3$	78,19	4,39	39,79	15,53	0,746	0,487
						зрелая	
V Р	$2,4 \pm 0,2$	74,00	8,07	60,21	7,43	0,717	0,569
						стареющая	
	$2,5 \pm 0,3$	86,70	9,31	47,40	9,89	0,781	0,525
						стареющая	
<i>Stipa tirsia</i> Steven							
I Д	$9,1 \pm 0,4$	79,78	18,42	23,41	22,26	0,709	0,424
						зрелая	
	$7,1 \pm 0,4$	74,60	23,01	25,00	27,41	0,729	0,429
						зрелая	
	$6,4 \pm 0,2$	57,00	39,43	21,20	59,94	0,662	0,377
						переходная	
	$9,3 \pm 0,4$	61,01	33,48	26,36	39,62	0,639	0,385
						переходная	
I Д	$6,9 \pm 0,5$	71,70	27,13	23,80	36,43	0,721	0,407
						зрелая	
II Д	$3,6 \pm 0,3$	68,97	25,99	25,83	32,84	0,695	0,401
						переходная	
I Р	$6,9 \pm 0,4$	83,78	10,92	29,47	11,71	0,794	0,466
						зрелая	
	$6,3 \pm 0,8$	68,35	22,09	31,55	25,29	0,692	0,437
						переходная	
	$5,9 \pm 0,3$	78,80	15,54	26,53	16,98	0,786	0,479
						зрелая	

II P	2,0 ± 0,3	90,49	9,50	29,97	10,49	0,821	0,473
						зрелая	
III P	1,9 ± 0,3	86,86	10,57	25,36	11,44	0,836	0,484
						зрелая	
	1,5 ± 0,2	72,91	21,76	27,47	25,83	0,745	0,449
						зрелая	
Stipa ucrainica P.A. Smirn.							
I P	5,0 ± 0,5	73,93	22,84	24,88	28,82	0,714	0,396
						зрелая	
	4,7 ± 0,7	75,20	22,56	25,20	28,04	0,732	0,421
						зрелая	
	4,4 ± 0,6	68,11	28,31	25,56	37,63	0,693	0,393
						переходная	
	7,6 ± 0,5	74,06	24,12	24,58	31,21	0,716	0,3986
						зрелая	
8,2 ± 0,7	81,21	13,92	27,78	15,35	0,767	0,443	
					зрелая		
II P	2,2 ± 0,3	73,50	23,28	25,10	29,11	0,727	0,411
						зрелая	
	3,6 ± 0,3	74,60	22,38	26,80	28,10	0,7291	0,409
						зрелая	

Примечание: I Д – ковыльная стадия пастбищной дигрессии (умеренный выпас), II Д – типчаковая стадия пастбищной дигрессии (сильный выпас), III Д – луковичномятликовая стадия пастбищной дигрессии (чрезмерный выпас); I P – ковыльная стадия резерватогенной сукцессии (слабый выпас), II P – типчаковая ковыльная стадия резерватогенной сукцессии (слабый выпас), III P – корневищнозлаковая ковыльная стадия резерватогенной сукцессии (нет хозяйственной нагрузки), IV-ой – корневищнозлаково-разнотравная ковыльная стадия резерватогенной сукцессии (нет хозяйственной нагрузки); V P – кустарниковая ковыльная стадия резерватогенной сукцессии (нет хозяйственной нагрузки); I_c – индекс генеративности, I_e – индекс возрастности, I_s – индекс старения, I_z – индекс замещения, ω – индекс эффективности, Δ – индекс возрастности ценопопуляции.

На интегральных показателях отражается и разнообразие возрастного состава: выпадение прегенеративной фракции (от р до im) вызвало снижение I_b и I_z (ценопопуляции ковылей в фитоценозах на поздних стадиях сукцессий). При этом индекс эффективности ценопопуляций (ω) в луковичномятликовой (III стадия пастбищной дигрессии), в лугово-степных и кустарниковых сообществах (III, IV и V стадии резерватогенной сукцессии) демонстрирует их высокий уровень нагрузки на энергетические ресурсы среды. Но отсутствие молодой части возрастного спектра и низкая плотность популяций снижают влияние вида на жизненное пространство, эффективность использования его ресурсов, несмотря на высокие значения индексов. В составе популяций преобладают малочисленные угнетенные

зрелые, стареющие растения. Степень воздействия на среду отражает и индекс возрастности популяции (Δ) (таблица). Оптимальным является вариант, если значение приближается к 0,5 [36, 37]: преобладают наиболее жизнедеятельные молодые генеративные и зрелые особи – воздействие вида будет наибольшим.

У большинства изученных ценопопуляций видов рода *Stipa* I_e невысокий (меньше 40 %): подрост может восстановить лишь определенную долю стареющих особей. Принимая во внимание значения I_b и I_z , большинство ценопопуляций отнесли к неустойчивым ($I_s < 1$), характеризующимся слабым типом самоподдержания ($I_e < 1$) [8, 11, 28]. Процессы возобновления осуществляются, но затруднены, особенно в плотно задернованных лугово-степных

и кустарниковых фитосистемах. Но, в слабонарушенных петрофитно-степных и разреженных типичных степных ценозах, преимущественно на ковыльной и типчаковой стадиях сукцессий степной растительности, учитывая высокую плотность, существенное разнообразие возрастного состава, значимый процент генеративных особей (I_2), можно говорить о способности этих ценопопуляций к регулярному семенному возобновлению. В этом случае малая доля подраста в возрастном составе обусловлена его быстрым развитием и поддержанием динамического равновесия. Поэтому не считаем, что данные популяционные системы проявляют признаки регрессии.

В целом, высокий I_2 указывает на преобладание в составе наиболее функциональных зрелых генеративных растений. Но, для ряда ценопопуляций, учитывая низкую плотность, сильное обеднение возрастного состава, — это показатель их неустойчивого положения из-за ухудшения условий произрастания, например, для *S. grafiiana* (таблица). Так, преимущественно в лугово-степных и кустарниковых фитоценозах природные популяционные системы являются наименее устойчивыми. Высокий I_2 может быть обусловлен элиминацией проростков в связи с «олуговлением» степных фитоценозов, плотным задернением участков, нарушением цикличности семенного возобновления. Значение I_2 свидетельствует также о затрудненном самоподдержании и накоплении зрелых, стареющих генеративных особей, особенно в возрастном составе ценопопуляций в фитосистемах на последующих стадиях резерватогенной сукцессии. Несмотря на значения индекса эффективности ценопопуляций (ω), они оказывают наименьшее трансформирующее воздействие на среду обитания, так как в возрастном составе почти отсутствует подрост и преобладают малочисленные угнетенные зрелые, стареющие генеративные растения. По мере старения особей снижается их жизненный уровень [16, 17, 37].

Плотность популяций вида, способность восстанавливать/замещать определенную часть генеративной/взрослой части ценопопуля-

ции после ее отмирания, доля особей молодой фракции (j–v) в возрастном составе, тесно связанная с цикличностью семенного возобновления и выживанием подроста, проявляют зависимость от некоторых условий произрастания. Например, положительное влияние на *S. tirsa* и *S. lessingiana*, которые часто занимают доминирующее положение в петрофитно-степных растительных сообществах склоновых местобитаний, оказывают факторы, обеспечивающие ксерофитизацию среды обитания (повышение крутизны склона, южная или юго-западная экспозиция, разреженность травостоя и др.). В большинстве случаев выявлена статистически значимая прямая умеренная или сильная взаимосвязь. Сдерживающее влияние часто оказывает усиление общего проективного покрытия, которое преимущественно отмечалось в фитоценозах типичной и луговой степи: корреляционная связь обратная, умеренная или сильная. На *S. ucrainica*, преобладающего, как правило, в фитоценозах настоящей степи, усиление ксерофитности условий произрастания оказывало в основном негативное влияние. *Stipa capillata* и *S. grafiiana* проявляют меньшую зависимость от условий произрастания, что, вероятно указывает на более широкий эколого-фитоценотический диапазон по сравнению с другими ковылями. В работе представлены данные только по статистически значимой взаимосвязи между популяционными характеристиками и условиями произрастания.

Так, выявлена положительная сильная и прямая взаимосвязь плотности популяций видов из рода *Stipa* с величиной ЧПП (r_s = от 0,881 до 0,990, $p < 0,05$), и только сильная, прямая с ОПП для *S. capillata* (r_s = 0,823, $p < 0,05$), для *S. grafiiana* — сильная, обратная (r_s = -0,701; $p < 0,05$). Крутизна склона (уклон) и экспозиция оказывают положительное воздействие на плотность ценопопуляций *S. tirsa*, *S. joannis*, *S. lessingiana* — корреляция умеренная, прямая (соответственно, r_s = 0,687, 0,526 и 0,686, $p < 0,05$; 0,620, 0,517 и 0,576, $p < 0,054$). Для *S. capillata* взаимосвязь плотности ценопопуляций с экспозицией — умеренная, обратная (r_s = -0,512, $p < 0,05$). В случае с *S. ucrainica*

на этот популяционный показатель величина уклона оказывает отрицательное влияние – корреляция умеренная и обратная ($r_s = -0,672$, $p < 0,05$). Выявлена значимая умеренная, прямая взаимосвязь между этим популяционным показателем и значениями индексов возобновления и замещения, отражающими интенсивность и стабильность процессов семенного возобновления и пополнения популяций подростом (соответственно, $r_s =$ от 0,535 до 0,569 и 0,576 и 0,611, $p < 0,05$).

Также установлена значимая корреляция между долей молодых растений в составе ценопопуляций ковылей и величиной крутизны склона, экспозицией, ЧПП и ОПП растительных сообществ для *S. capillata*, *S. tirsia*, *S. grafiana* и *S. lessingiana* – прямая и умеренная с ЧПП (соответственно, $r_s = 0,566$, 0,547, 0,594 и 0,614, $p < 0,05$); для *S. joannis* с ОПП ($r_s = 0,608$, $p < 0,05$); для *S. tirsia* корреляционная связь между долей вегетативных особей и уклоном – умеренная и прямая ($r_s = 0,671$, $p < 0,05$), для *S. ucrainica* – умеренная и обратная ($r_s = -0,647$, $p < 0,05$); статистически значимая взаимосвязь доли растений с экспозицией для *S. capillata* и *S. lessingiana* – умеренная, прямая (соответственно, $r_s = 0,580$ и 0,605, $p < 0,05$).

Установлено, что на способность восстановления генеративной фракции после ее отмирания (какую часть (долю) генеративных особей способен восстановить подрост) или замещения взрослой части ценопопуляции также влияют условия обитания. Выявлена значимая положительная, прямая взаимосвязь I_g с такими факторами как с ЧПП для *S. capillata*, *S. lessingiana*, *S. ucrainica* (соответственно, $r_s = 0,548$, 0,612 и 0,580, $p < 0,05$), с ОПП для *S. joannis* ($r_s = 0,579$, $p < 0,05$), с величиной уклона для *S. tirsia* ($r_s = 0,532$, $p < 0,05$) и экспозицией для *S. graniticola*, *S. lessingiana* (соответственно, $r_s = 0,575$ и 0,512, $p < 0,05$). Величина уклона оказывает на этот популяционный показатель для *S. ucrainica* противоположный эффект: корреляционная связь – умеренная и обратная ($r_s = -0,653$, $p < 0,05$). Подобную зависимость проявляет и I_z : с ЧПП для *S. capillata*, *S. lessingiana*, *S. ucrainica* (соответственно,

$r_s = 0,548$, 0,587 и 0,558, $p < 0,05$), с ОПП для *S. joannis* ($r_s = 0,574$, $p < 0,05$), с экспозицией для *S. lessingiana* (соответственно, $r_s = 0,575$ и 0,512, $p < 0,05$).

В свою очередь ЧПП ковылей зависит от крутизны склона и экспозиции. Условия обитания благоприятно влияют на взаимосвязь с величиной уклона для *S. capillata*, *S. lessingiana* – корреляция значимая, умеренная и прямая (соответственно, $r_s = 0,531$, 0,720, 0,643 и 0,684, $r_s < 0,05$), для *S. capillata* и *S. lessingiana* – с экспозицией (соответственно, $r_s = 0,551$, 0,567 и 0,554, $p < 0,05$). В то же время для *S. ucrainica* установлена умеренная и обратная корреляционная связь между ЧПП и уклоном ($r_s = -0,659$, $p < 0,05$).

Еще одним из базовых показателей жизненности ценопопуляций видов растений является пространственная структура. Это важнейший механизм адаптации к условиям местообитания, который позволяет эффективно использовать ресурсы среды обитания, закреплять на длительное время за собой место в фитоценозах. Во всех степных фитоценозах отмечено формирование контагиозного типа размещения особей в пространстве, что увеличивает устойчивость ценопопуляций видов из рода *Stipa* в условиях, отклоняющихся от их требований. Контагиозность обуславливается тем, что зерновки осыпаются вблизи материнских растений. Молодые вегетативные особи размещаются небольшими скоплениями, в которых осуществляется «эффект группы», функционирующий по принципу взаимоблагоприятствования, что позволяет молодым растениям с большим успехом противостоять неблагоприятным воздействиям окружающей среды, влиянию взрослых особей, в том числе и других видов. Такой механизм может рассматриваться как ослабление внутривидовой конкуренции за почвенную влагу и элементы питания в субаридных и аридных условиях. В дальнейшем по мере развития растений и увеличения их численности в сообществе может возникнуть пороговая плотность, при которой начнет проявляться «эффект плотности», что может привести к изреживанию и достижению оптимальной плотности особей,

соответствующей потенциальным возможностям конкретного экотопа [33]. Как правило, изреживание осуществляется за счет угнетенных слаборазвитых особей и, со временем, большая часть их выпадает и размещение оставшихся особей может стать регулярным или случайным (особенно взрослых особей, составляющих ценопопуляции эдификаторов) в условиях близких к экологической норме вида [6]. Сохранение такого типа пространственного размещения растения обеспечивается и за счет того, что в группах из-за ограничения роста нет интенсивной дифференциации особей, что вызывает существенное ослабление конкуренции между ними [13]. Также характер размещения растений зависит от особенностей микрорельефа, неравномерного распределения ресурсов среды, в частности различной степени развитости плодородного слоя почвы, равномерности распределения подстилки и т.д.

В то же время контагиозность обусловлена не только различиями условий местообитаний, способами размножения и расселения, давлением со стороны более конкурентоспособных видов, но и реакцией на антропогенное влияние [6, 38]. И в дигратогенных выпасаемых сообществах, и в составляющих ряд резерватогенной сукцессии в результате слабой антропогенной нагрузки, особи преимущественно размещены контагиозно. Это способствует выживанию особей, увеличивает способность к сопротивлению стрессу, что увеличивает шансы на существование самих ценопопуляций. Во втором случае большее значение приобретает усиливающееся конкурентное воздействие со стороны других видов-доминантов. Так, возрастает ОПП конкурентоспособных, длиннокорневищных вегетативно подвижных лугово-степных и луговых злаков из родов *Bromopsis* Fourr., *Elytrigia* Desv., *Poa* L. Это свидетельствует об ухудшении эколого-фитоценологических условий для эдификаторов степных фитоценозов из рода *Stipa*. Групповое размещение стабилизирует ценопопуляции за счет усиления напряженности фитогенного поля.

Повышение пастбищной нагрузки приводит к снижению активности размножения, плот-

ности и участия генеративных растений в возрастном составе. Во всех исследованных ценопопуляциях видов рода *Stipa* сильно сокращается плотность особей, в меньшей степени она снижена у *S. capillata*. Вследствие продолжительного чрезмерного выпаса могут возникать пространственные разрывы популяционного поля и формирование отдельных фрагментов. Подобные изменения заметны в пространственной структуре ценопопуляций *S. joannis*, *S. graefiana*, в меньшей степени выражены в ценопопуляциях *S. lessingiana*, *S. tirsia*. Что же касается *S. ucrainica*, как правило, в таких фитоценозах вид представлен немногочисленными особями. *Stipa ucrainica* является наиболее чувствительным из ковылей к усилению пастбищной нагрузки и не был выявлен на исследованных территориях в составе растительных сообществ, подвергающихся выпасу. Наибольшую устойчивость к выпасу проявил *S. capillata*. На стадии чрезмерного выпаса большинство видов рода *Stipa* уже исчезает из состава растительных сообществ.

Выводы

Ценопопуляции эдификаторов занимают устойчивое положение в слабо антропогенно трансформированных фитоценозах типичной разнотравно-типчаково-ковыльной степи и ее петрофитного варианта, особенно *S. capillata*, благодаря широкому эколого-фитоценологическому диапазону.

Популяции ковылей являются нормальными, зрелыми, в большинстве своем полночленными, обладают высокой плотностью. Растительные сообщества, в составе которых преобладают ценопопуляции эдификаторов и доминантов с такими характеристиками, способны к длительному существованию. Они занимают небольшие площади на участках склонов, неудобных для хозяйственного использования (входят в овражно-балочную систему) или на участках, подвергающихся умеренной пастбищной нагрузке (плакор, пологие и невысокие холмы).

Условия произрастания, наиболее соответствующие требованиям видов из рода *Stipa*, формируются преимущественно на склонах

экспозиций, характеризующихся наибольшей ксерофитностью (южных и юго-восточных, юго-западных), часто на слаборазвитых или эродированных почвах с близко подстилающей материнской породой, местами выходящей на поверхность.

В роли доминантов и субдоминантов *S. graefiana*, *S. joannis*, *S. lessingiana*, *S. tirsia* преимущественно выступают в фитосистемах с разреженным травостоем каменистой или настоящей степи. Реже эти виды способны занимать ведущие позиции и в фитоценозах луговой степи, которые являются начальными звеньями резерватогенной сукцессии, поскольку процесс мезофитизации растительного покрова еще не интенсивен и эколого-демографическая структура созофитов и ценозообразователей устойчива.

Анализ популяционных параметров позволяет определить наиболее оптимальные условия произрастания не только для отдельного вида рода *Stipa*, но и оценить перспективность динамики фитоценозов в целом в результате применения проверенных и несложных методик, не требующих специального оборудования. Такой подход может быть распространен на любые подобные объекты (ценотические популяции видов, относящиеся к другим таксонам, фитоценозы в целом) для оценки целесообразности их использования для расширения ООПТ или создания буферных зон, выполняющих барьерно-защитную функцию от негативного влияния агропромышленного комплекса. Итоги популяционных исследований эдификаторов степных фитоценозов могут быть использованы при разработке способов управления степными фитоценозами не только для их восстановления, но и для разработки регулируемой антропогенной нагрузки, обеспечивающей рациональное использование ресурсов.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФГБНУ Донецкий ботанический сад по теме «Исследование современного состояния растительного покрова на Донецкой возвышенности и в Северном Приазовье» (Регистрационный № 123101300195-2).

1. Борисова И.В., Попова Т.А. Возрастные этапы формирования дерновины степных злаков // Ботанический журнал. 1971. Т. 56, N 5. С. 619–626.
2. Василевич В.И. Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука, 1969. 232 с.
3. Воронцова Л.И. Изменение жизненного состояния эдификаторов растительного покрова южной полупустыни под влиянием экологических условий // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М.: Наука, 1967. С. 132–154.
4. Глухов О.З., Шевчук О.М., Кохан Т.П. Наукові основи відновлення трав'яних фітоценозів в степовій зоні України. Донецьк: Вебер. Донецька філія, 2008. 198 с.
5. Гиляров А.М. Популяционная экология. М.: Изд-во МГУ, 1990. 191 с.
6. Гулия В.О., Орловская Т.В., Адзинба З.И. Пространственная структура ценопопуляций *Helleborus caucasicus* и *Helleborus abchasicus* в Абхазии // Научное обозрение. Биологические науки. N 1. С. 40–46.
7. Дідух Я.П., Шелях-Сосонко Ю.Р. Геоботаничне районування України та суміжних територій // Український ботанічний журнал. 2003. Т. 60, N 1. С. 6–17.
8. Егорова Н.Ю., Сулейманова В.Н., Егошина Т.Л. Динамика демографической структуры ценопопуляций *Cypripedium calceolus* L. (Orchidaceae) в долине реки Вятка // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 2020. Т. 125, Вып. 2. С. 51–59.
9. Емельянов И.Г., Емельянова Л.В., Песков В.Н. Популяция как объект экологического мониторинга // Заповідні степи України. Стан та перспективи їх збереження. Матеріали міжнародної наукової конференції (Асканія-Нова, 18–22 вересня 2007 р.). Армянськ, 2007. С. 49–51.
10. Жукова Л.А., Заугольнова Л.Б., Мичурин В.Г., Онопченко В.Г., Торопова Н.А., Чистякова А.А. Программа и методические подходы к популяционному мониторингу растений // Биологические науки. 1989. N 12. С. 65–75.

11. Жукова Л.А., Полянская Т.А. О некоторых подходах к прогнозированию перспектив развития ценопопуляций растений // Вестник ТвГУ. Серия Биология и экология. 2013. Вып. 32, N 31. С. 160–171.
12. Зайцев Г.Н. Методика биометрических расчетов. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М.: Наука, 1990. 256 с.
13. Заугольнова Л.Б. Пространственная структура и взаимоотношения ценопопуляций некоторых степных злаков // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 1982. Т. 87, Вып. 2. С. 68–81.
14. Заугольнова Л.Б., Денисова Л.Б., Никитина С.В. Подходы к оценке состояния ценопопуляций растений // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 1993. Т. 98, Вып. 5. С. 100–109.
15. Заугольнова Л.Б. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Санкт-Петербург, 1994. 70 с.
16. Злобин Ю.А. Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста: монография. Сумы: Университетская книга, 2009. 263 с.
17. Злобин Ю.А., Скляр В.Г., Клименко А.А. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения. Сумы: Университетская книга, 2013. 439 с.
18. Ибатулина Ю.В. Оценка состояния природных популяций некоторых редких видов флоры Донбасса // Биологическое разнообразие Кавказа и Юга России. Материалы XX Юбилейной Международной научной конференции (Махачкала, 6–8 ноября 2018 г.). Махачкала, 2018. С. 404–407.
19. Ибатулина Ю.В. Эколого-демографическая структура ценопопуляций как показатель состояния растительности меловых обнажений // Вестник Воронежского государственного университета. Серия: Химия. Биология. Фармация. 2018. N 2. С. 135–142.
20. Ибатулина Ю.В. Сохранение *Eremurus spectabilis* M. Bieb. *in situ* и *ex situ* в Донецкой Народной Республике // Фиторазнообразие Восточной Европы. 2024. Т. 18, N 4. С. 81–96.
21. Ибатулина Ю.В. Состояние ценопопуляций *Stipa ucrainica* P.A. Smirn. в степных растительных сообществах в бассейне реки Миус // Экологический Вестник Северного Кавказа. 2024. Т. 20, N 3. С. 94–99.
22. Ибатулина Ю.В., Остапко В.М. Эдификаторная роль видов рода *Stipa* L. (Poaceae) в фитоценозах петрофитно-степной, петрофитной и псаммофитной растительности на Донецкой возвышенности и в Северном Приазовье // Промышленная ботаника. 2024. Вып. 24, N 1. С. 17–29.
23. Кагало О.О., Царик Й.В., Дорошенко К.В. Структурно-функціональні параметри популяцій як біомаркери стану екосистем у сучасних умовах трансформації середовища – постановка проблеми // Промислова ботаніка: стан та перспективи розвитку. Матеріали V Міжнародної наукової конференції (Донецьк, 24–26 вересня 2007 р.). Донецьк, 2007. С. 181–190.
24. Лавренко Е.М. Эдафические варианты степной растительности Причерноморской степной провинции // Растительность Европейской части СССР. Л.: Наука, 1980. С. 249–254.
25. Національний атлас України. К.: Картографія, 2007. 435 с.
26. Новикова Л.А., Панькина Д.В. Характеристика луговой растительности «Кунчеревской лесостепи» // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион, естественные науки. 2013. N 1(1). С. 91–101.
27. Осичнюк В.В. Зміни рослинного покриву степу // Рослинність УРСР. Степи, кам'янисті відслонення, піски. К.: Наукова думка, 1973. С. 249–315.
28. Османова Г.О., Животовский Л.А. Онтогенетический спектр как индикатор состояния ценопопуляций растений // Известия РАН. Серия биологическая. 2020. N 2. С. 144–152.
29. Остапко В.М., Козуб-Птица В.В., Ибатулина Ю.В., Гнатюк Н.Ю. Фитосозологическая оценка урочища Балка Широкая (Донецкая

- область) // Промышленная ботаника. 2011. Вып. 11. С. 97–104.
30. *Остапко В.М., Шевчук О.М., Приходько С.А.* К вопросу классификации экосистем юго-востока Украины // Самарский научный вестник. 2016. N 1(14). С. 41–47.
31. *Остапко В.М., Шевчук О.М., Приходько С.А.* Синтаксономическое разнообразие растительности пастбищных экосистем юго-востока Украины // Самарский научный вестник. 2016. N 3(16). С. 43–48.
32. *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.
33. *Титов Ю.В., Шереметьев С.Н.* Пространственное размещение растений в ценопопуляциях некоторых видов // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 1984. Т. 89, Вып. 6. С. 40–51.
34. *Ткаченко В.С., Дідух Я.П., Генів А.П., Дудка І.О., Вассер С.П.* Український природний степовий заповідник. Рослинний світ. К.: Фітосоціоцентр, 1998. 280 с.
35. *Ткаченко В.С.* Фітоценотичний моніторинг резерватних сукцесій в Українському степовому природному заповіднику. К.: Фітосоціоцентр, 2004. 184 с.
36. *Уранов А.А., Смирнова О.В.* Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 1969. Т. 74, Вып. 1. С. 119–134.
37. *Уранов А.А.* Возрастной спектр фитопопуляций как функция времени и энергетических процессов // Биологические науки. 1975. N 2. С. 7–34.
38. *Фардеева М.Б., Исламова Г.Р., Чижикова Н.А.* Анализ пространственно-возрастной структуры растений на основе информационно-статистических подходов // Ученые записки Казанского государственного университета. Естественные науки. 2008. Т. 150, Кн. 4. С. 226–240.
39. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. 216 с.
40. *Шевчук О.М., Юрченко И.Т., Бурда Р.И.* К вопросу о сукцессионном статусе видов в антропогенно измененных флорах // Интродукция и акклиматизация растений. 1998. Вып. 30. С. 122–129.
41. *Шевчук О.М.* Еколого-ценотична диференціація пасовищних екосистем південного сходу України // Промислова ботаніка: стан та перспективи розвитку. Матеріали V Міжнародної наукової конференції (Донецьк, 24–26 вересня 2007 р.). Донецьк, 2007. С. 456–59.

Поступила в редакцию: 04.05.2025

**ASSESSMENT OF THE STATE OF RARITY SPECIES POPULATIONS ON THE EXAMPLE
OF THE GENUS *STIPA* L. IN THE CIS-AZOV-DONETSK STEPPES**

Yu.V. Ibatulina

Federal State Budgetary Scientific Institution «Donetsk botanical garden»

Based on the analysis of density, age composition, spatial distribution of individuals and demographic indices, the current state of populations of a few species from the genus *Stipa* L. was assessed in natural plant communities, being links in various successions of steppe vegetation. It was found that coenopopulations of feather grass, especially those of *S. capillata* L., are the most stable in conditions of slope habitats in slightly disturbed steppe and petrophyte-steppe phytosystems. These are normal, mature and complete, self-regulating systems with high density. The most favorable growing conditions for these species are formed typically on the slopes with exposure characterized by the greatest xerophyte nature: southern and southeastern, southwestern, where often *S. grafiانا* Steven, *S. lessingiana* Trin. & Rupr. are dominants and subdominants in sparse grass stands.

Key words: *Stipa*, cenopopulation, density, age composition, population indices, placement type

Citation: Ibatulina Yu.V. Assessment of the state of rarity species populations on the example of the genus *Stipa* L. in the Cis-Azov-Donetsk steppes // Industrial Botany. 2025. Vol. 25, N 2. P. 4–23. DOI: 10.5281/zenodo.15771429