

Стан ценопопуляцій *Stipa dasypphylla* Czern. як індикатор стадій резерватогенної сукцесії степових фітоценозів

Юлія Валеріївна Ібатуліна

ІБАТУЛІНА Ю.В., 2010: Стан ценопопуляцій *Stipa dasypphylla* Czern. як індикатор стадій резерватогенної сукцесії степових фітоценозів. *Чорноморськ. бот. ж.*, Т. 6, № 4: 481-490.

Досліджено щільність, віковий, віталітетний склади, просторову структуру ценопопуляцій одного з основних щільнокущових ценозоутворювачів степових рослинних угруповань на південному сході України *Stipa dasypphylla* Czern., що дозволяє отримати інформативні матеріали не тільки про стан ценопопуляцій, але і фітоценозів в цілому у резерватах.

Ключові слова: ценопопуляція, фітоценоз, едифікатор, еколого-фітоценотичні умови

IBATULINA YU.V., 2010: Actual state of cenopopulations of *Stipa dasypphylla* as an indicator of succession stages in steppe phytocenoses in natural reserves. *Chornomors'k. bot. z.*, Vol. 6, № 4: 481-490.

Density, age and spatial structures of cenopopulations of *Stipa dasypphylla*, one of the main tussock cenosoformative species of steppe phytocenoses, are researched in the south-east of Ukrainian. Actual state of *S. dasypphylla* populations may be used to apprise whole plant communities in natural reserves.

Key words: age structure, indicator species, phytocenosis, spatial structure, steppe communities.

ИБАТУЛИНА Ю.В., 2010: Состояние ценопопуляций *Stipa dasypphylla* Czern. как индикатор стадий резерватогенной сукцессии степных фитоценозов. *Черноморск. бот. ж.*, Т. 6, № 4: 481-490.

Исследованы плотность, возрастной, виталитетный состав, пространственная структура ценопопуляций одного из основных плотнодерновинных ценозообразователей степных растительных сообществ на юго-востоке Украины *Stipa dasypphylla* Czern., что позволило получить информативные данные не только о состоянии ценопопуляций, но и фитоценозов в целом в резерватах.

Ключевые слова: ценопопуляция, фитоценоз, эдификатор, эколого-фитоценотические условия

Зміни рослинного покриву резерватогенного характеру виникають за умовою повного виключення протягом тривалого часу дії антропогенного фактору на нього. Відображенням цього процесу є перетворення популяційного складу фітоценозів. Заглиблення даних тенденцій призводить у майбутньому до формування «нетипових» кореневищних рослинних угруповань, тому слід обов'язково враховувати під час моніторингу усі зміни популяційних параметрів ценопопуляцій степових видів, які утворюють дані фітоценози [БОРОВИК, 2006; ДЕРКАЧ, 2007; БАНДУРКО, САФОНОВ, 2009]. Перебудова структурно-функціональної організації ценопопуляцій є надійним показником сукцесійних перетворень ценозів, що повинні враховуватися під час планування і проведення заходів щодо збереження та відновлення рослинних угруповань на території природно-заповідного фонду. Наслідком негативних змін є втрата ценопопуляціями здатності до самопідримання, сталості, що ставить їх на межу загибелі. Вони поступово зникають, поступаючись місцем іншим видам, ценопопуляції

яких стають основою для «нетипових» для степу рослинних угруповань. Це визначає актуальність та необхідність вивчення змін популяційних параметрів степових видів, у тому числі едифікаторів, для розуміння механізмів, які забезпечують сталість екосистем і збереження біорізноманітності [УРАНОВ, 1969; КОВАЛЬЧУК, ЛАРИНА, 1981; ЗАУГОЛЬНОВА, 1982, 1994; ЗЛОБІН, 1989; ЦАРИК, 1989; ЖИЛЯЕВ, 2005; ЕМЕЛЬЯНОВ, ЕМЕЛЬЯНОВА, ПЕСКОВ, 2007; КАГАЛО, ЦАРИК, ДОРОШЕНКО, 2007; КАНДАЛОВА, 2007; ПАНЬКІВ, 2008]. Отримані дані надають необхідну інформацію про реальний стан не тільки певної ценопопуляції, але і фітоценозу в цілому, особливо якщо спостереження ведуться за зміною ценопопуляційних параметрів домінантів-едифікаторів протягом тривалого часу.

Мета роботи – виявити особливості змін популяційних параметрів *Stipa dasypphylla* Czern. для встановлення стану його ценопопуляцій, як індикатора стадії резерватогенної сукцесії рослинних угруповань різнотравно-типчачково-ковилового степу на змитих чорноземах.

S. dasypphylla – ковила пухнатолиста (ковыль опушённолиственный). Це багаторічна сіривата або сизо-зелена трав'яниста рослина. Щільнодерновинний вегетативнонерухомий гемікріптофіт, мезотроф, геліофіт, мезоксерофіт. Стебла заввишки (40) 50 – 70 (100) см. Листки вузькі, вздовж складені, інколи пласкі, досить густоопушені. Вони 0,6 – 1,0 (1,2) мм у діаметрі, з обох боків з м'якими відлеглими або напіввідлеглими волосками 0,5 – 1,5 мм завдовжки. Язичок листків вегетативних пагонів 1,0 – 3,0 мм завдовжки, а у стеблових генеративних пагонів – 2,5 – 5,0 мм. Волоть 15 – 20 см завдовжки, небагатоколоскова. Нижня квіткова луска (16,0) 18,0 – 21,0 (23,0) мм завдовжки, крайова смужка волосків доходить до основи або трохи не доходить до неї на 1,0 – 1,5 мм. Остюк 35 – 45 см завдовжки, білопірчастий. Плодоносить у червні [ФЛОРА УРСР, 1940].

На південному сході України поширений скрізь і виступає у складі петрофітних, типово степових фітоценозах у якості домінанта та субдомінанта, рідше, у сильно антропогенно трансформованих рослинних угрупованнях, – асектатор 1 – 2 рангів. Відрізняється тривалою вегетацією і коротким періодом цвітіння наприкінці травня. Зустрічається у степу, на галявинах, у заростях степових чагарників. Даний вид охороняється на регіональному рівні – занесено до Червоної книги Донецької області. Рослинний світ [ЧЕРВОНА КНИГА ДОНЕЦЬКОЇ ОБЛАСТІ..., 2010], на державному – вид включено у Червону книгу України [ЧЕРВОНА КНИГА УКРАЇНИ, 2009].

Дослідження проводили у Донецькій області на територіях різного режиму землекористування регіонального ландшафтного парку (РЛП) «Донецький кряж».

Геоботанічні і популяційні дослідження проводили за методом закладання трансект (30 облікових ділянок площею 1 м², випадковий відбір облікових одиниць) [Гиляров, 1990]. Для контролю були відібрані рослинні угруповання, які зазнають помірного регульованого антропогенного навантаження.

Вивчення вікового складу, визначення вікових груп, вікового типу ценопопуляцій, побудову вікових спектрів здійснювали за методикою, запропонованою Т.А. Работновим і доповненою рядом дослідників [РАБОТНОВ, 1950]. При визначенні онтогенетичних груп використовували символи, які запропонував А.А. Уранов: р1 – проростки, j – ювенільні особини, im – іматурні, v – віргінільні, g₁ – молоді генеративні, g₂ – зрілі генеративні, g₃ – старі генеративні, ss – субсенільні, s – сенільні. Вікові стани визначали за сукупністю якісних морфометричних та кількісних ознак. За домінуванням у вікових спектрах тих або інших вікових категорій визначали тип ценопопуляцій [УРАНОВ, СМІРНОВА, 1969].

Віталітетну структуру вивчали за методикою Ю.А. ЗЛОБІНА [1989]. За рівнем віталітету особини розподіляли на три основних класи: "a" – вищий, "b" – середній, "c" – нижчий. Після встановлення життєвого стану особин оцінювання якості

ценопопуляцій здійснювали за частковою участю рослин різного віталітету у складі ценопопуляцій. За якістю ценопопуляції розподіляли на три типи: процвітаючі – $Q = \frac{(a + b)}{2} > c$, рівноважні – $Q = \frac{(a + b)}{2} = c$, депресивні – $Q = \frac{(a + b)}{2} < c$, де Q – індекс якості ценопопуляцій; "a", "b", "c" – відповідні частоти особин вищого (першого), середнього (другого), нижчого (третього) віталітетних класів. Усі оцінки якості особин відповідають конкретному віковому складу. Для виявлення інформативних ознак віталітетного стану використано факторний аналіз. При визначенні життєвого стану рослин було обрано наступні параметри: висота рослин, діаметр дерновини, кількість генеративних пагонів, оскільки вони є доволі інформативними і не потребують фізичного знищення особин або їх суттєвого ушкодження. Для виявлення якості ценопопуляцій необхідно виявити життєвий стан 30 – 50 рослин (бажана кількість, мінімальна 10).

Визначали випадкове, регулярне і контагіозне розміщення особин, використовуючи відношення дисперсії до середньої: $\frac{\sigma^2}{\bar{m}}$, де σ^2 – дисперсія, \bar{m} – середня (значення щільності особин на 1 м²). Якщо показник дорівнює майже одиниці, то розміщення випадкове, якщо більше – контагіозне, якщо менше – регулярне [ТИТОВ, ШЕРЕМЕТЬЕВ, 1984; ГИЛЯРОВ, 1990].

Фітоценотичну позицію встановлювали за рясністю і проективним покриттям, визначаючи статус як доміант або асектатор [ГИЛЯРОВ, 1990]. Середню щільність визначали за кількістю особин або облікових одиниць на 1 м². У якості облікової одиниці використовували особину, якщо рослина належить до груп проростків, ювенільних, іматурних, віргінільних, молодих генеративних рослин, клон – до групи зрілих та старих генеративних, партикули – особини субсенільної і сенільної груп, якщо здійснився розпад дерновини на частки. Клон, тобто сукупність партикул, які виникли вегетативним шляхом з насінневої особини і зберігають між собою зв'язок. Таку облікову одиницю використовують у тому випадку, якщо клон характеризується компактністю і сприймається як єдине джерело фітогенного впливу [БОРИСОВА, ПОПОВА, 1971; ЖУКОВА, ЗАУГОЛЬНОВА, МИЧУРИН и др., 1987].

РЛП «Донецький кряж» засновано на території Шахтарського і Амвросіївського адміністративних районів у 29.02.2000 році рішенням Донецької обласної ради. Площа парку на той час становила 3953 га. У 2008 році її було збільшено до 7464 га. РЛП «Донецький кряж» розміщено на південному макросхилі Донецького кряжа. Згідно з фізико-географічним районуванням України, територія РЛП належить до Торецько-Луганського, Міусько-Каменського, Кринського підрайонів Донецького району Східно-Причорноморської підпровінції Причорноморсько-Донської провінції Панонсько-Причорноморсько-Прикаспійської області Голарктичного царства [ГЕОБОТАНІЧНЕ РАЙОНУВАННЯ..., 1977]. Має складний і різноманітний рельєф, обумовлений особливостями геологічної історії його розвитку, геологічною будовою і новими тектонічними рухами. Донецький кряж являє собою височину з міжрічковими ділянками і долинами річок, що мають гірський характер. Внаслідок особливостей фізико-географічного розміщення, клімату, рельєфу, гідрологічної сітки (2 невеликі річки – Севост'яновка і Сауровка із системою балок та штучних водойм) територія досліджень відрізняється суттєвою різноманітністю екологічних ніш, що обумовило формування своєрідної флори з перевагою петрофітного комплексу з великою участю лісових, а також наявністю ендемічних і реліктових, часто стенотопних видів [ОСТАПКО, НАЗАРЕНКО, ГНАТЮК и др., 2005; ОСТАПКО, ГНАТЮК, 2006; ГНАТЮК, 2008].

У даній роботі було виявлено особливості популяційних параметрів *Stipa dasyphylla*, які не тільки відображають загальний напрямок деструктивних змін у

степових рослинних угрупованнях на змитих чорноземах, але можуть бути індикатором їх стану на кожній конкретній стадії резерватогенної сукцесії.

Ковилова (I) стадія розвитку степових фітоценозів (дерновиннозлакові рослинні угруповання).

Рослинні угруповання зазнають помірного регульованого навантаження, займають невеликі плакорні ділянки і схили, відносяться до різнотравно-типчаково-ковилового варіанту степу і належать до наступних формацій: *Stipeta lessingiana*, *Stipeta ucrainica*, *Stipeta capillata*, *Stipeta dasyphylla*, *Stipeta pennata*.

За умови зменшення потужності гумусового шару на схилах поширюються дерновинні злаки, довгокореневищні представлено у значно меншій рясності. На дуже щербенистих ґрунтах часто роль субдомінанта виконує *Thymus dimorphus* Klokov et Shost. іноді *Botriochloa ischaetum* (L.) Keng.

Ценопопуляції едифікатора *S. dasyphylla* у таких фітоценозах належать до нормальних зрілих повночленних (рис. 1). Наявність у вікових спектрах ценопопуляцій усієї гама вікових груп дозволяє найбільш повно використовувати ресурси середовища існування, що зміцнює положення ценопопуляцій у рослинних угрупованнях. У їхньому віковому спектрі максимум припадає на групу середньовікових генеративних рослин, які належать до ключових вікових груп. Для *S. dasyphylla* ключовими онтогенетичними групами є генеративні, серед яких більш функціональними є зрілі генеративні. Щільність ценопопуляцій, які, переважно, належать до процвітаючого віталітетного типу, досить висока ($5,1 \pm 0,5$ особин / m^2). Це є підтвердженням того, що вони знаходяться у сприятливих умовах існування.

Підтримання щільності особин на високому рівні забезпечується домінуванням у віталітетному складі особин першого віталітетного класу, які в основному виконують функцію поповнення ценопопуляцій молодими вегетативними рослинами [ЗЛОБИН, 1989]. Особини у просторі, як правило, розміщуються випадково ($\frac{\sigma^2}{\bar{m}} = 0,99$, дуже рідко регулярне $\frac{\sigma^2}{\bar{m}} < 0,87$).

Ценопопуляції *S. dasyphylla* займають міцне положення і тим самим він є з тих видів, які утворюють сталу основу фітоценозів, що є необхідною умовою їхнього тривалого існування, якщо не допустити розвитку резерватогенних перетворень.

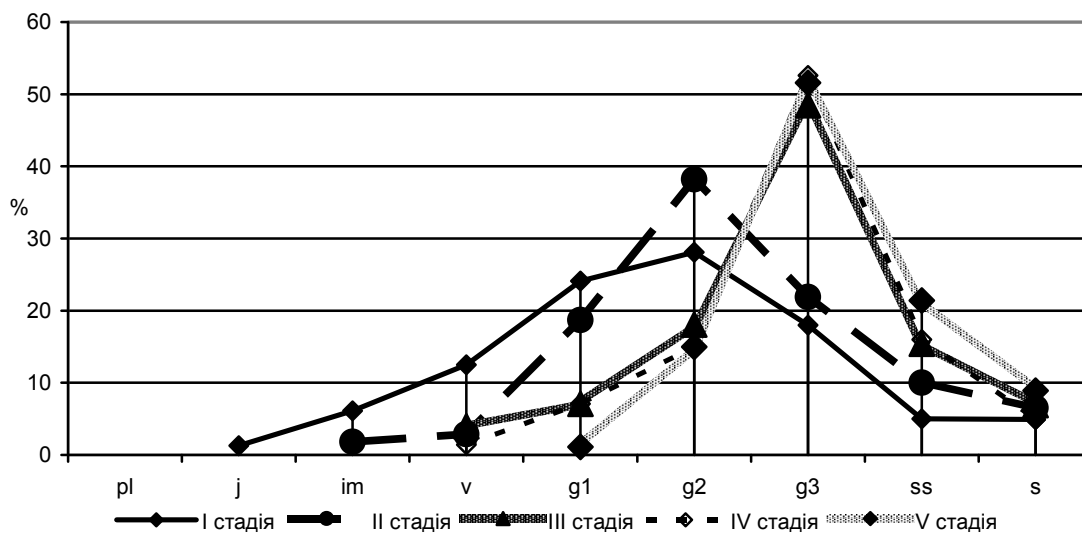


Рис. 1. Віковий склад ценопопуляцій *Stipa dasyphylla* Czern. у степових фітоценозах на різних стадіях сукцесії у резерватах.

Fig. 1. Age composition of *Stipa dasyphylla* cenopopulations in steppe phytocenoses in various stages of succession in protected areas.

Дані ценопопуляції є саморегулюючими системами, тобто не залежать від заносу зачатків ззовні. Наявність молодих вегетативних рослин є підтвердженням їх сталого положення в даних фітоценозах, оскільки говорить про безперервне насіннєве поновлення, яке є невід'ємною складовою забезпечення існування у майбутньому цього виду, оскільки життєздатність його ценопопуляцій залежить саме від циклічності даного процесу. Сталість ценопопуляцій *S. dasyphylla* підтримується і тим, що у віталітетному складі переважають особини високого та середнього життєвого рівня (рис. 2). Це викликає прискорення проходження рослинами онтогенетичних етапів, у тому числі і ранніх, наслідком чого є невелика кількість молодих вегетативних рослин у віковому складі досліджуваних ценопопуляцій едифікатора.

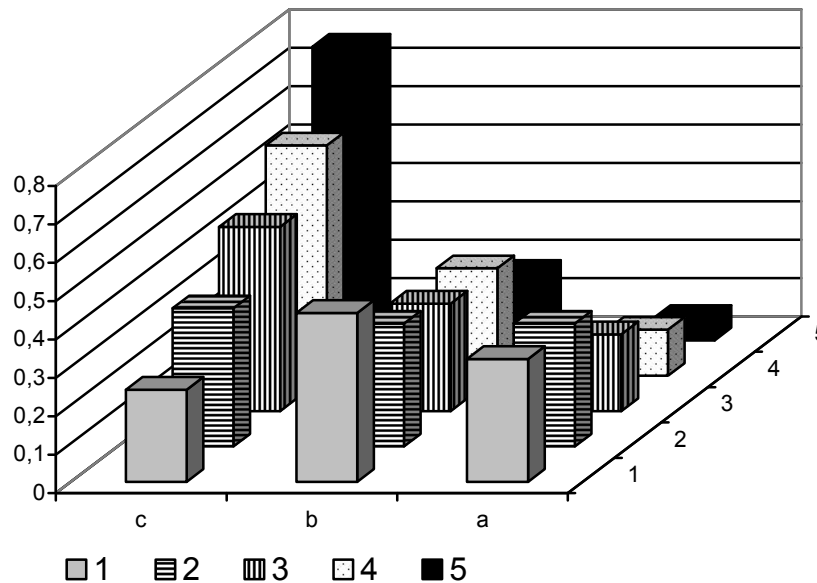


Рис. 2. Віталітетна структура ценопопуляцій *Stipa dasyphylla* Czern. у степових фітоценозах на різних стадіях сукцесії у резерватах: 1 – I стадія, 2 – II стадія, 3 – III стадія, 4 – IV стадія, 5 – V стадія (формація *Caraganea fruticis*).

Fig. 2. Vitality structure of *Stipa dasyphylla* ceno-populations in steppe phytocenoses in various stages of succession in protected areas. 1 – I stage, 2 – II Stage, 3 – III stage, 4 – IV stage, 5 – V stage (formation *Caraganea fruticis*).

Все це свідчить про те, що рослинні угруповання різнотравно-типчаково-ковилового степу на змитих чорноземах, у яких основу складають ценопопуляції ценозоутворювача з такими показниками, не зазнають суттєвої загрози своєму існуванню і у майбутньому зберігатимуть свою структурно-функціональну організацію на відповідному рівні, що буде заважати появі і розвитку деструктивних змін, які призводять до зникнення степової рослинності.

До того ж, у рослинних угрупованнях на цій стадії розвитку ценопопуляції видів, які входять до фітоценотичного ядра (*Festuca rupicola* Heuff., *F. valesiaca* Gaudin, *Stipa capillata* L., *S. lessingiana* Trin. et Rupr., *S. pennata* L.) також є нормальними повночленними зрілими або старіючими (інколи).

У більшій частині степових фітоценозів на цій стадії розвитку виявлено добре розвинені ценопопуляції ефемерів та ефемероїдів, у тому числі і таких, як *Hyacinthella pallasiana* (Steven) Losinsk. і *Tulipa ophiophylla* Klokov et Zoz, що суттєво збільшує цінність рослинних угруповань на даній стадії розвитку. Це пов'язано з помірним пасовищним навантаженням, посилення якого є одним з основних факторів скорочення чисельності ценопопуляцій даних видів і зникнення їх із складу фітоценозів. Вікові

спектри є лівосторонніми, що пов'язано з інтенсивним насінневим відновленням (ця якість взагалі відмічається багатьма дослідниками як біологічна особливість, що притаманна цибулиним, бульбоцибулиним рослинам [ЗИМАН, 1976; ЦЕНОПОПУЛЯЦІИ РАСТЕНИЙ..., 1976; ТИМОШЕНКОВА, 2007]. Ценопопуляції цих двох видів належать до молодих неповночленних нормальних. Те, що ценопопуляції *H. pallasiana* і *T. ophiophylla* займають міцне положення у досліджуваних степових угрупованнях за умови такого характеру стану ценопопуляцій *S. dasyphylla*, підтверджує і висока їхня щільність особин ($3,5 \pm 0,7$ и $4,1 \pm 1,0$ особин на 1 м^2). В даних рослинних угрупованнях ценопопуляції ефемерів займають положення тимчасових домінантів і у період цвітіння утворюють аспект. Подібне положення речей можна трактувати як ще одне підтвердження того, що ці угруповання є слабо трансформованими, оскільки вищезазначені види мають властивість зникати одними з перших із складу фітоценозів при сильному антропогенному навантаженні.

Участь у травостої даних фітоценозів на цій стадії розвитку можуть брати бобові – *Vicia tenuifolia* Roth, *Trifolium montanum* L., *T. alpestre* L., *Medicago romanica* Prod., *Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. ex Woloszcz.) Klaskova, які характеризуються малою рясністю. У складі різнотрав'я можуть зустрічатися як незначна домішка *Filipendula vulgaris* Moench, *Fragaria viridis* Duch., *Euphorbia stepposa* Zoz, *Astragalus pubiflorus* DC. та ін. Однорічних рослин у складі травостою цих фітоценозів небагато. Із ефемерів і ефемероїдів: *Androsace elongata* L., *Erophila verna* (L.) Besser, *Gagea bulbifera* (Pall.) Salisb., *G. ucrainica* Klokov, *Hyacinthella pallasiana* (Steven) Losinsk., *Tulipa ophiophylla*, *Ornithogalum gussonii* Ten., *Valerianella costata* (Steven) Betcke, *Viola kitaibeliana* Schult. та інші, які зростають на вільних ділянках між дерновинами злаків. Із кущів можуть іноді зустрічатися у незначній рясності *Amygdalus nana* L., *Caragana frutex* (L.) C. Koch. Рясні *Thymus dimorphus* Klokov et Des-Shost., *Teucrium polium* L., *Alyssum tortuosum* Waldst. et Kit. ex Willd. Також зустрічаються *Aurinia saxatilis* (L.) Desv., *Thymus graniticus* Klokov et Des.-Shost., *Th. pseudograniticus* Klokov et Des.-Shost. та ін. Фоновими видами рослин є *Jurinea brachycephala* Klokov, *Salvia nutans*, *Linum czerniaëvii* Klokov. Рясність довгокореневищних злаків та осок незначна. Серед різнотрав'я на плакорі переважають такі ксерофітні види, як *Verbascum phoeniceum* L., *Tanacetum millefolium* (L.) Tzvelev, *Galatella villosa*, *Seseli campestre* Besser та ін. Видова насиченість на 100 м^2 складає 50 – 80 видів, проективне покриття може досягати 90 %, найчастіше 50 – 70 %.

Фітоценози різнотравно-типчаково-ковилового степу на змитих чорноземах за умови помірного антропогенного навантаження є сталими екосистемами, здатними до саморегуляції і збереження своїх складу і структури, характеру, притаманного степовій рослинності [САВЧЕНКО, 1972; ОСИЧНЮК, 1973; БОРОВИК, 2006]. Ценопопуляції за умови такого характеру структури ценопопуляцій степового едифікатора *S. dasyphylla*, що було зазначено раніше, займають міцне положення у складі досліджуваних фітоценозів на цій стадії свого розвитку, що може бути використано під час прогнозування подальшого збереження їхньої структурно-функціональної організації, а отже, угруповань в цілому.

Типчакова (II) стадія розвитку степових рослинних угруповань.

Ценопопуляції *S. dasyphylla* є нормальними повночленними зрілими або старими (рідше), у віковому складі помітно збільшується частка постгенеративних, старих генеративних рослин (рис. 1). Трохи збільшується щільність ценопопуляцій даного виду порівняно із ценопопуляціями у фітоценозах на ковиловій стадії розвитку ($6,9 \pm 0,8$ особин / м^2). Просторове розміщення особин досліджуваних ценопопуляцій, у більшості випадків, також випадкове ($\sigma^2 = 0,98$).

В іншому аспекті рослинні угруповання мало чим відрізняються за своїми флористичним, біоморфологічним, екологічним складами [САВЧЕНКО, 1972; ЮНУСБАЕВ, МУСИНА, СУЮНДУКОВ, 2003].

Трохи змінюється співвідношення між видами, їхня рясність: види роду *Stipa* L. вже займають положення субдомінантів, а домінування переходить до *Festuca valesiaca*.

Кореневищно-злакова (III) стадія резерватогенної сукцесії.

Ценопопуляції *S. dasyphylla* належать до старих неповночленних. Вони вже не займають домінуючого положення, їхній віковий склад ще зберігає деяку різноманітність онтогенетичних груп, у ньому вже переважають старі генеративні особини. Послідовне зміщення максимуму у вікових спектрах ценопопуляцій *S. dasyphylla* на більш старі онтогенетичні групи рослин є підтвердженням негативних тенденцій у розвитку ценопопуляцій щільнодерновинного злаку (рис. 1). Майже зникли молоді вегетативні рослини, що свідчить про несприятливі умови місцезростання для ефективної інспермації (проростання насіння і приживання підросту) через перепони з боку накопичення мортмаси, яка заважає не тільки проростанню, але і досягненню насінням ґрунту, які затримуються нею, а також через розвиток довгокореневищних видів завдяки зміні умов зростання, які стають несприятливими для ксерофітних степових видів, у тому числі едифікаторів, до того ж вони стрімко займають ділянки, що звільнилися [Осичнюк, 1973; Жилияев, 1987, 2005]. Щільнодерновинний злак у такій ситуації є вразливим, оскільки його ценопопуляції здатні до відновлення тільки за рахунок насінневого розмноження, а розпадання дерновин на партикули внаслідок старіння не може розглядатися як його приклад. Взагалі, ценопопуляції моноцентричних видів проявляють сильну залежність від насінневого відновлення, припинення якого приводить до їхньої швидкої деградації [ЗАУГОЛЬНОВА, 1994; Жилияев, 2005]. І відсутність здатності до активного вегетативного розмноження в умовах існування, тих що склалися на той момент, є основою не тільки поступового збіднення як вікового, так і віталітетного складів, але і можливої загибелі ценопопуляцій *S. dasyphylla*. На цій стадії резерватогенної сукцесії скорочується щільність ценопопуляцій даного виду в рослинних угрупованнях ($4,1 \pm 1,2$ особин / м²). Першими кандидатами на зникнення із складу ценопопуляцій досліджуваного виду є особини третього віталітетного класу, частка яких у віталітетному спектрі значно збільшується (рис. 2). Зростання їхньої кількості відіграє деякий час стабілізаційну роль, тому що особини третього віталітетного класу схильні до гальмування онтогенетичного розвитку, що забезпечує збереження якщо не повноти вікового складу, то деякого його різноманіття при наявності тривалих перерв у насінневому відновленні. При цьому може зберігатися певний резерв вегетативних молодих рослин, які з поліпшенням умов існування поповнять групи генеративних особин, що відповідають за насіннєве відновлення ценопопуляцій. На цій стадії починає домінувати контагіозний тип розміщення особин у просторі ($\frac{\sigma^2}{m} > 1,40$), що дозволяє краще протистояти несприятливим умовам існування за рахунок збільшення напруженості фітогенного поля [ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ РАСТЕНИЙ ..., 1977].

Отже, цей приклад, що ми спостерігали, є початком деструктивних резерватогенних змін степової рослинності через недостатнє пасосовищне навантаження.

Недостатність антропогенного навантаження, яка сприяє розвитку резерватогенних змін (помірне випасання, стихійні пали, туристичні маршрути тощо), як і повна відсутність цього фактору, сприяє глибокому перекошенню у бік накопичення мортмаси. Це сприяє поступовому заглибленню процесів мезофітизації рослинного покриву, які сприяють зміні еколого-фітоценотичних умов і прискорюють деструктивні резерватогенні перетворення. Це відображається у прискоренні скорочення площі дерновинних угруповань, розширенні ділянок під кореневищно-злаковими і різнотравними ценозами, заміні домінуючих ксерофітних видів, у тому числі степових едифікаторів, що може призвести до їх повного зникнення із складу степових рослинних угруповань. Режим заповідання (або подібні умови) в цілому

сприяє таким перетворенням. В умовах абсолютного заповідання накопичення гумусу та дрібнозёму на щербенистих ґрунтах з часом починає переважати над процесами вивітрювання і змиву, що може сприяти сприятливому розвитку едафотопів [БОРОВИК, 2004; ТКАЧЕНКО, 2004; ГАВРИЛЕНКО, 2007, 2007 А; ДЕРКАЧ, 2007]. Накопичення сухого рослинного опаду сприяє також зміні гідротермічного режиму. Мезофітні види, у тому числі довгокореневищні злаки, отримують перевагу перед ксерофітними степовими видами, вони дуже швидко захоплюють пологі схили, плато. Після послаблення або повного виключення антропогенного впливу на рослинний покрив довгокореневищні злаки швидко збільшують свою роль у степових фітоценозах, тому що за умови абсолютно заповідного режиму експлерентні якості надають їм ряд переваг і забезпечують високе ценотичне значення. На північних схилах подібні рослинні угруповання зустрічаються вже у середній їх частині, а то і раніше; на плато тяжіють до мікродепресій рельєфу, а в умовах подібних до абсолютно заповідного режиму (території, які не охороняються, але через складність рельєфу (складна яружно-балочна система) не отримують достатнього антропогенного навантаження) повністю гублять це закріплення і зустрічаються усюди. А це є свідченням не тільки поступового зникнення *S. dasyphylla* із складу фітоценозів, але і їхньої трансформації в цілому із степових у лугово-степові та лучні. Положення субдомінантів у фітоценозах на цій стадії резерватогенної сукцесії займають мезоксерофітні, ксеромезофітні степові види: *Filipendula vulgaris*, *Fragaria viridis*, *Vicia tenuifolia* Roth., *Thalictrum minus* L. Із злаків домінують *Bromopsis inermis*, *Elytrigia repens*, *Poa angustifolia* L., іноді *Calamagrostis epigeios*. За таких умов у дещо кращому положенні перебувають ті ксеромезофіти і мезоксерофіти, які здатні до активного вегетативного розмноження: при низькій ефективності насінневого відновлення не порушується регулярність заміщення поколінь, тому що інтенсифікація вегетативного розмноження до певного моменту компенсує відсутність особин насінневого походження, сприяє збереженню відновлення ценопопуляцій, їхньої структури, життєздатності. Загальне проективне покриття збільшується до 90 – 100 %. Таким чином, у рослинних угрупованнях на даній стадії розвитку суттєву роль починають відігравати «доповнюючі ценопопуляції» [ЖИЛЯЕВ, 2005].

Для таких фітоценозів характерним є присутність інших степових злаків щільнодерновинної групи, які вже не відіграють такої ролі, як у попередніх фітоценозах через меншу щільність ценопопуляцій. У даному випадку тенденції розвитку ценопопуляції *S. dasyphylla* ведуть до переходу у стан, який перешкоджає їх самовідновленню, що може призвести до втрати життєздатності, а, відповідно, до загибелі.

Злаково-різнотравна (IV) стадія резерватогенної сукцесії.

Фітоценози перетворюються у різнотравні полідомінантні рослинні угруповання. У таких фітоценозах ценопопуляції *S. dasyphylla* наближаються до регресивних. Вони, як правило, старі неповночленні, у віковому складі присутня незначна кількість найчастіше лише середньовікових і старих генеративних рослин, особини постгенеративних онтогенетичних груп (рис. 1). З молодих вегетативних рослин зрідка можуть бути присутні віргінільні. Щільність ценопопуляцій низька ($2,4 \pm 1,5$ особин / м²). Загальне проективне покриття складає 100 %. Розміщення особин ценопопуляцій даного виду у просторі носить контагіозний характер: $\frac{\sigma^2}{m} > 2,1$.

Чагарникова (V) стадія резерватогенної сукцесії.

У попередніх рослинних угрупованнях один із домінантів чагарникових угруповань *Caragana frutex* іноді зустрічається невеликими рідкими плямами і не відіграє значної ролі. Суттєво збільшувалася рясність цього виду у ценозах на кореневищно-злаковій і злаково-різнотравній стадіях, але це ще не дозволяло їх віднести до фітоценозів чагарникового степу. У місцезростаннях, які характеризуються

кращим зволоженням в умовах абсолютного заповідного режиму, активно захоплює нові території *S. frutex*, з часом формуються угруповання чагарникового степу, як правило, у верхній частині схилів або у місцях їхнього переходу у приплакорну частину на еродованих ґрунтах.

Ценопопуляції *S. dasyphylla* у ценозах формації *Caraganeta fruticis* належать до нормальних неповночленних (як правило, відсутні групи молодих вегетативних рослин у віковому складі). Віталітетний склад досліджуваних ценопопуляцій даного виду характеризується значною перевагою особин, які складають третій віталітетний клас. Особини розміщені розрідженими групами на досить значній відстані одна від одної ($\frac{\sigma^2}{\bar{m}} > 2,9$), інколи це тільки поодинокі рослини, щільність яких дуже незначна ($1,8 \pm 0,6$ особин / м²).

Отже, особливості популяційних параметрів ценопопуляцій *S. dasyphylla* у фітоценозах різнотравно-типчакково-ковилового степу на змитих чорноземах на різних стадіях резерватогенної сукцесії можуть мати індикаторне значення, відображати процеси перетворень степових рослинних угруповань в інші типи рослинності. Як показали отримані дані, не слід повністю відмовлятися від впливу антропогенного фактору (регульоване випасання, пали тощо), який сприяє стабілізації рослинних угруповань через закріплення у їхньому складі ценопопуляцій степових ксерофітних видів (антропогенне навантаження сприяє ксерофітизації рослинного покриву, а у зв'язку з цим і процвітанню ценопопуляцій степових видів рослин), особливо едифікаторів, які утворюють основу.

Список літератури

- БАНДУРКО В.В., САФОНОВ А.І. Еколого-демографічний аналіз видів роду *Stipa* L. на моніторингових ділянках РЛП «Клебан-бик» // Вісник ДНУ, Сер. А: Природничі науки. – 2009, вип. 2. – С. 249-253.
- БОРИСОВА И.В., ПОПОВА Т.А. Возрастные этапы формирования дерновины степных злаков // Ботан. журн. – 1971. – Т. 56, № 5. – С. 619-626.
- БОРОВИК Л.П. Влияние пирогенного фактора на популяции дерновинных злаков // Матер. наук.-практ. конф. "Збереження біорізноманітності на південному сході України" (14 вересня 2004 р., м. Донецьк). – Донецьк: ТОВ "Лебідь", 2004. – С. 17-18.
- БОРОВИК Л.П. Проблема режима сохранения степи в заповедниках: пример Стрельцовой степи. / Л.П. Боровик, Е.Н. Боровик // Степной бюллетень. – 2006. – № 20. – С. 29-33.
- ГАВРИЛЕНКО В.С. Абсолютно заповедный режим и пожары в степных заповедниках: непривычное решение. // Степной бюллетень. – 2007. – № 23 – 24. – С. 25-26.
- ГАВРИЛЕНКО В.С. Некоторые итоги заповедного степоведения: чего хотели, что получили, что может быть // Матер. міжнарод. наук. конф.: Заповідні степи України. Стан та перспективи їх збереження (Асканія-Нова, 18 – 22 вересня 2007 р.). – Армянськ: ПП Андреев О.В., 2007. – С. 16-19.
- ГЕОБОТАНІЧНЕ РАЙОНУВАННЯ Української РСР / Під ред. А.І. Барбарича – К.: Наук. думка, 1977. – 304 с.
- ГИЛЯРОВ А.М. Популяционная экология. – М.: Изд-во Москов. гос. ун-та, 1990. – 191 с.
- ГНАТЮК Н.Ю. Феноритмологическая структура флоры регионального ландшафтного парка «Донецкий кряж» // Матер. міжнарод. наук. конф.: Відновлення порушених природних екосистем, (Донецьк, 7 – 9 жовтня 2008 р.). – Донецьк, 2008. – С. 132-134.
- ДЕРКАЧ Д.Ф. Особливості експансії *Prunus spinosa* L. в лучному заповідному степу "Михайлівська цілина" // Матер. міжнарод. наук. конф.: Заповідні степи України. Стан та перспективи їх збереження (Асканія-Нова, 18 – 22 вересня 2007 р.). – Армянськ: ПП Андреев О.В., 2007. – С. 34-40.
- ЕМЕЛЬЯНОВ И.Г., ЕМЕЛЬЯНОВА Л.В., ПЕСКОВ В.Н. Популяция как объект экологического мониторинга // Матер. міжнарод. наук. конф.: Заповідні степи України. Стан та перспективи їх збереження (Асканія-Нова, 18 – 22 вересня 2007 р.). – Армянськ: ПП Андреев О.В., 2007. – С. 49-51.
- ЖИЛЯЕВ Г.Г. Жизнеспособность популяций растений / Г.Г. Жилиев. – Львов: Б.и., 2005. – 304 с.
- ЖИЛЯЕВ Г.Г. Некоторые механизмы регуляции состава популяций травянистых растений // Динамика ценопопуляций травянистых растений. – Киев: Наук. думка, 1987. – С. 79-87.
- ЖУКОВА Л.А., ЗАУГОЛЬНОВА Л.Б., МИЧУРИН В.Г. и др. Программа и методические подходы к популяционному мониторингу растений // Биологические науки. – 1989. – № 12. – С. 65-75.

- ЗАУГОЛЬНОВА Л.Б. Пространственная структура и взаимоотношения ценопопуляций некоторых степных злаков // Бюл. Моск. об-ва испытат. природы. Отд. биологии. – 1982. – Т. 87, Вып. 2. – С. 68-81.
- ЗАУГОЛЬНОВА Л.Б. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Санкт-Петербург, 1994. – 70 с.
- ЗИМАН С.Н. Жизненные формы и биология степных растений Донбасса. – Киев: Наук. думка, 1976. – 191 с.
- ЗЛОБИН Ю.А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1989. – 146 с.
- КАГАЛО О.О., ЦАРИК Й.В., ДОРОШЕНКО К.В. Структурно-функціональні параметри популяцій як біомаркери стану екосистем у сучасних умовах трансформації середовища – постановка проблеми. // Матер. V міжнарод. наук. конф.: Промислова ботаніка: стан та перспективи розвитку (Донецьк, 24 – 26 вересня 2007 р.). – Донецьк, 2007. – С. 181-190.
- КАНДАЛОВА Г.Т. Влияние степных пожаров на настоящие и луговые степи заповедника «Хакасский» // Степной бюллетень. – 2007. – № 23 – 24. – С. 19-24.
- КОВАЛЬЧУК Ю.Г., ЛАРИНА Т.Г. О воздействии вытаптывания на растительность и почвенный покров // Бюл. Гос. Никит. ботан. сада. – 1981. – Вып. 3 (46). – С. 20-21.
- ОСИЧНЮК В.В. Зміни рослинного покриву степу // Рослинність УРСР. Степи, кам'янисті відслонення, піски. – К.: Наук. думка, 1973. – С. 249-315.
- ОСТАПКО В.М., НАЗАРЕНКО А.С., ГНАТЮК Н.Ю. и др. Редкие и исчезающие виды флоры регионального ландшафтного парка «Донецкий кряж» / Промышленная ботаника. – 2005. – Вып. 5. – С. 233-238.
- ОСТАПКО В.М., ГНАТЮК Н.Ю. Биоморфологическая структура флоры регионального ландшафтного парка «Донецкий кряж» / Промышленная ботаника. – 2006. – Вып. 6. – С. 174-180.
- ПАНЬКІВ Н.Є. Структура популяцій в'язілу увінчаного (*Coronilla coronata* L., Fabaceae) на північно-східній межі ареалу та її індикаційне значення : автореф. дис. ... канд. біол. наук. Дніпропетровськ, 2008. – 21 с.
- РАБОТНОВ Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах / Т.А. Работнов // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. – Сер. 3. Геоботаника. – 1950. – Вып. 6. – С. 5-197.
- САВЧЕНКО И.В. Изменение ковыльных пастбищ Забайкалья под влиянием выпаса // Ботан. журн. – 1972. – Т. 57, № 9. – С. 122-127.
- ТІМОШЕНКОВА В.В. Стан популяції тюльпанів у заповіднику "Хомутовський степ" // Матер. наук.-практ. конф. "Збереження біорізноманітності на південному сході України" (14 вересня 2004 р., м. Донецьк). – Донецьк: ТОВ "Лебідь", 2004. – С. 78-80.
- ТИТОВ Ю.В., ШЕРЕМЕТЬЕВ С.Н. Пространственное размещение растений в ценопопуляциях некоторых видов // Бюл. Моск. об-ва испытат. природы. Отд. биологии. – 1984. – Т. 89, Вып. 6. – С. 40-51.
- ТКАЧЕНКО В.С. Фітоценологічний моніторинг резерватних сукцесій в Українському степовому природному заповіднику / В.С. Ткаченко. – К.: Фітосоціоцентр, 2004. – 184 с.
- УРАНОВ А.А., СМІРНОВА О.В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюл. Моск. об-ва испытат. природы. Отд. биологии. – 1969. – Т. 74, Вып. 1. – С. 119-134.
- ФЛОРА УРСР: в 12 т. – Київ: Вид-во АН УРСР, 1940. – Т. 2. – С. 217-218.
- ЦАРИК И.В. Анализ популяционного состава фитоценозов как индикаторный метод определения функционирования экосистем // Популяционные исследования растений в заповедниках – М.: Наука, 1989. – С. 5-9.
- ЧЕРВОНА КНИГА ДОНЕЦЬКОЇ ОБЛАСТІ: Рослинний світ (рослини, що підлягають охороні в Донецькій області) / під заг. ред. В.М. Остапка – Донецьк: Вид-во «Новая печать», 2010. – 432 с.
- ЧЕРВОНА КНИГА УКРАЇНИ. Рослинний світ / за ред. Я.П. Дідуха – Київ: Глобалконсалтинг, 2009. – 900 с.
- ЮНУСБАЕВ У.Б., МУСИНА Л.Б., СУЮНДУКОВ Я.Т. Динамика степной растительности под влиянием выпаса разных сельскохозяйственных животных // Экология. – 2003. – № 1. – С. 46-50.

Рекомендує до друку
І.І. Мойсієнко

Отримано 15.12.2010 р.

Адреса авторів:

Ю.В. Ібатуліна
Донецький ботанічний сад
пр-т Ілліча, 110,
Донецьк, 83059
Україна
E-mail: donetsk-sad@mail.ru

Authors' address:

Yu. V. Ibatulina
Donetsky Botanical Garden
Illich's Avenue, 110
Donetsk, 83059,
Ukraine,
E-mail: donetsk-sad@mail.ru