

МОРФОЛОГИЯ И АНАТОМИЯ

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

СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ МОДЕЛЬНОГО ВИДА *THALICTRUM MINUS* L. КАК ИНДИКАТОР ДИНАМИКИ ИСКУССТВЕННЫХ И ПРИРОДНЫХ СТЕПНЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ

© Ю.В. Ибатулина

Государственное учреждение «Донецкий ботанический сад», Донецк, Украина
E-mail: j.ibatulina@yandex.ru

Исследованы базовые характеристики (возрастная структура, плотность) интродукционных и природных популяций *Thalictrum minus* L. в условиях экспериментальной степи и в фитоценозах разнотравно-типчаково-ковыльной степи на смытых чернозёмах в условиях недостаточной антропогенной нагрузки. Установлено, что структурно-функциональные параметры популяций *T. minus* для растительных сообществ, составляющих ряд резерватогенной сукцессии степной растительности, имеют индикаторное значение. Их особенности могут быть использованы как био-маркеры для каждой конкретной стадии сукцессии в условиях заповедного режима.

Ключевые слова: интродукционная популяция, фитоценоз, плотность, возрастной состав, сукцессия

Введение

Создание агростепей обеспечивает не только охрану, активное воспроизводство популяций раритетных видов растений в экологически адаптированной среде, которая отвечает их потребностям и является максимально приближенной к естественным параметрам сохраняемой флоры, но и сохранение всего биоразнообразия фрагментов зональной (поясной) растительности. В составе искусственных сообществ также можно создавать экспериментальные модели интродукционных популяций для отработки методики реинтродукции, усовершенствования организации мониторинговых наблюдений состояния растительных сообществ, которые подвергаются различным режимам природопользования (Остапко, Хархота, 1994). Поскольку восстановление, сохранение и регулирование развития степных растительных сообществ возможно при организации мониторинга, на первый план выходит необходимость в систематическом контроле состояния популяций видов растений как их составляющих (Заугольнова, 1994; Емельянов, Емельянова, Песков, 2007; Ибатулина, 2013). Учёт особенностей структурно-функциональной организации популяций даёт достаточно полное представление не только о процессах, которые происходят в экосистеме, но и позволяет прогнозировать её состояние в будущем (Заугольнова, Денисова, Никитина, 1993; Остапко, Ибатулина, 2008; Приходько, Ибатулина, Остапко, 2013). Использование популяционно-индикаторных подходов для мониторинговых исследований имеет важное значение в аспекте изучения процессов трансформации растительного покрова, в частности, в условиях заповедных территорий, имеющих различный статус (Ткаченко, 2004; Боровик, Боровик, 2006). Поиск модельных видов для индикации состояния экосистем осуществляется с учетом уровня чувствительности индикатора (желательно высо-

кого), наличия флорогенетической связи с исследуемым флорокомплексом, продолжительности жизни индикатора, наличия большого количества объектов, легкости и идентификации в природе, в том числе наличие четкой счетной единицы, достаточно широкой экологической амплитудой (например, *Thalictrum minus* L.) Подобные исследования могут обеспечить создание научной основы для своевременного вмешательства с целью коррекции направления развития степных растительных сообществ и разработку более эффективного режима поддержания степных экосистем, что будет способствовать целенаправленному восстановлению травянистого покрова.

Цель – определить состояние интродукционных и природных популяций *Thalictrum minus* в степных сообществах, выявить индикаторные особенности их эколого-демографической структуры, которые могут отражать состояние не только смоделированных степных фитоценозов, но и природных на разных стадиях резерватогенной сукцессии разнотравно-типчаково-ковыльной степи на развитых (плакор) и смытых чернозёмах (степные склоны).

Материал и методика

Объект исследования – интродукционные и природные популяции *T. minus*. Вид характеризуется очень широкой экологической амплитудой: встречается на остепненных лугах, в луговых степях, на степных склонах, полянах и опушках, в зарослях кустарников. *T. minus* распространен на Дальнем Востоке и в Сибири, на Кавказе, в Средней Азии (горные районы), Монголии, Китае, Корейском полуострове, в Японии, Северной Америке, почти по всей Европе (Флора, 1953; Похабова, 1992).

Характеристика объекта исследований приведена согласно классификации, разработанной С.Н. Зиман (Зиман, 1976).

Тип – травянистые растения.

Класс – поликарпики.

Подкласс – безрозеточные.

Группа – кистекорневые.

Секция – длиннокорневищные.

Форма – «василистник малый».

В условиях степных фитоценозов Донбасса приводят следующие характеристики растений *T. minus*. Корневище – короткое, восходящее или ортотропное диаметром 4–10 мм, длиной 5–15 см. Вниз отходит пучок шнуровидных корней (диаметр 1–2 мм), негусто обветвленных тонкими боковыми корешками. Корневище находится на глубине 2–3 см, оно многолетнее. Кроме того, преимущественно летом и весной прослеживается несколько тонких корне-

виц (длина 5–15 см) без корней, с чешуевидными листьями – катафиллами, служащими для вегетативного размножения и расселения. В течение года эти корневища отмирают (Зиман, 1976). В зависимости от условий произрастания образуются две формы (короткорневищная и длиннокорневищная). Короткорневищные растения вегетативно малоподвижны, самоподдержание популяций осуществляется за счет семенного размножения, вегетативное размножение происходит в результате неспециализированной нормальной партикуляции особей в средневозрастном и старом генеративном состоянии (новая особь чаще всего находится в том же возрастном состоянии, что и материнская, иногда возможно омоложение потомства до молодого генеративного состояния). Длиннокорневищные растения являются вегетативно подвижными, вегетативное размножение становится более значимым, возможно омоложение вегетативно возникшего потомства до виргинильного состояния (Зиман, 1976; Похабова, 1992).

Наземные побеги, в основном одиночные, ветвятся в нижней части. Вегетация наблюдается с середины апреля до второй половины октября. Цветение с двадцатых чисел мая на протяжении трех недель. Генерация побегов единственная, осенняя, развивается во второй половине сентября. Внешние листья этих побегов в октябре гибнут, а внутренние зимуют в почве, защищенные расширенными основаниями черешков отмерших листьев. Весной побеги продолжают свое развитие и отмирают в сентябре. Их высота составляет в октябре 10–15 мм, в марте – 20–25 мм. *T. minus* – мезотроф, ксеромезофит, приурочен к дренированным сухим или умеренно влажным, достаточно богатым почвам, хорошо переносит скашивание, но на пастбищах чаще всего отсутствует. Часто встречается в природных слабо трансформированных сообществах разнотравно-типчаково-ковыльной настоящей степи как ассектатор 2–3-го рангов (Зиман, 1976; Тарасов, 2012).

Исследования были начаты в условиях экспериментальной степи, поскольку она максимально подобна природным степным растительным сообществам и для неё характерны аналогичные процессы развития (Кондратюк, Чуприна, 1992; Купрюшина, Остапко, 2011; Назаренко, 2012). С 2008 по 2015 гг. дальнейшей базой для проведения эксперимента служили природные растительные сообщества разнотравно-типчаково-ковыльной степи в пределах Донецкой области.

Выделение возрастных групп, изучение возрастной структуры осуществляли по общепринятым методикам (Уранов, Смирнова, 1969; Заугольнова, Денисова, Никитина, 1993; Заугольнова, 1994). При обозначении онтогенетических групп использовали индексацию, предложенную А.А. Урановым (Уранов, 1975): р1 – всходы, j – ювенильные особи, im – имматурные, v – виргинильные, g₁ – молодые генеративные, g₂ – зрелые генеративные, g₃ – старые генеративные, ss – субсенильные, s – сенильные. Базовые возрастные спектры представляют собой статистические обобщения возрастных спектров многих ценопопуляций степных видов из растительных сообществ, которые находятся на соответствующих стадиях сукцессии. В качестве счётной единицы использовали парциальный побег. Выбор определен принадлежностью вида к определенной жизненной форме (Зиман, 1976; Ценопопуляции..., 1988; Заугольнова, Денисова, Никитина, 1993; Заугольнова, 1994). Фитоценологическую позицию устанавливали как доминант (по обилию и проективному покрытию) или ассектатор (Зиман, 1976; Гиляров, 1990). Геоботанические и популяционные исследования проводили методом закладки трансект и пробных площадей (случайный отбор

пробных площадей) (Гиляров, 1990; Заугольнова, Денисова, Никитина, 1993).

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

Результаты и их обсуждение

Искусственные степные фитоценозы в ботаническом саду создавались с 1968 года Е.Н. Кондратюком, С.Н. Зиман, Д.С. Ивашиным, Т.Т. Чуприной (Кондратюк, Чуприна, 1992). Первый экспериментальный участок (0,04 га) заложен пересадкой 360 дернин размером 30х30 см в 1968 г. Растительные сообщества второго экспериментального участка (0,07 га) создавались с 1972 года на базе питомника размножения степного разнотравья (посев 1968 г.) и видов рода *Stipa* L. (посев 1971 г.) комбинированным способом: высадкой дернин, отдельных особей и подсевом семян степных видов растений. Создавались не копии, а только модели разнотравно-типчаково-ковыльных степей, которые включали основные ценообразователи, доминанты и аспектабельные виды. Экспериментальные участки расположены на водоразделе балки Богодуховская. Увлажнялись только атмосферными осадками. Почвы – обыкновенные чернозёмы на лессовидном карбонатном суглинке. Существующие в настоящем искусственные степные растительные сообщества подобны природным фитоценозам зональной степи:

1) по составу ценообразователей (эдификаторы), отвечающих за организацию растительных сообществ, и доминантов (отмечается сохранность в сформированной модели исходного сообщества доминирующих в ценозодоноре позиций злаков, таких как *Koeleria cristata* (L.) Pers.), *Festuca valesiaca* Gaudin, *F. rupicola* Neuff., видов из рода *Stipa* и др.;

2) по максимальной возможной для зонального (поясного) типа сообщества флористической полнотности (численность видов составляет 11–18 на I экспериментальном участке, на II – 13–26 на 1 м², что соответствует разнотравно-типчаково-ковыльным степям Донбасса); флористическое богатство сообществ на I экспериментальном степном участке составляет 103 вида, II – 236 видов; ведущее место по количеству видов занимают семейства Asteraceae, Poaceae, Fabaceae, Lamiaceae, Rosaceae, Brassicaceae, Caryophyllaceae, что характерно для природных степей;

3) по минимальной представленности видов сорной флоры (обилие не выше «sol-un», растения встречаются редко или единично);

4) по вертикальному сложению травостоя (2-3-ярусная структура);

5) по высокому разнообразию видов бобовых — важных источников азотного питания растений в формирующемся фитоценозе (например, *Medicago romanica* Prod., видов родов *Trifolium* L., *Onobrychis* Mill. и др.);

6) по наличию видов степного разнотравья, на долю которых в ценозах-донорах приходится до 70–80 % от общего видового объема флоры (виды, которые являются естественными спутниками злаков и бобовых в сложном степном сообществе, как уплотнители экологических ячеек-ниш: чем больше и обильнее представлены все группы растений, тем модель будет более защищенной от проникновения в нее многочисленных малолетних сорняков, которые довольно слабы в конкурентном отношении);

7) общему проективному покрытию фитоценозов;

8) аспектности, которая является ярким выражением сезонной изменчивости растительного сообщества (для искусственных фитоценозов отмечена 7-кратная смена аспектов, что соответствует природе).

По биоморфологической, экологической и фенологической структуре искусственные степные растительные сообщества подобны природным слабо нарушенным фитоценозам, что является одним из достоверных показателей их сформированности, признаком устойчивой организации, так как в их состав входят виды, которые характеризуются широкой экологической амплитудой. В искусственных степных фитоценозах преобладают длительно вегетирующие виды – 62,1 %; средневегетирующих – 31,0 %, коротковегетирующих – 6,9 %. Выделено 7 феноритмотипов: преобладают раннелетние (28,3 %) и среднелетние виды растений (40,8 %), что не отличается от эталонных степных фитоценозов. По жизненным формам доминируют многолетники – 65 %; двулетников – 12,0 %, однолетников – 12,0 %, кустарничков и полукустарничков – 7,8 %, кустарников и полукустарников – 3,2%. Преобладают безрозеточные (55,0 %) и полурозеточные (22,5 %) растения; по типам подземных побегов – каудексовые (35,8 %). Во всех искусственных фитоценозах слабо представлены луковичные геофиты. По типам корневых систем преобладают стержнекорневые (38,9 %) и кистеконовые (2,8 %) растения. Сформированные фитоценозы характеризуются разнообразием экологических типов: мезоксерофиты – 36,0 %, ксеромезофиты – 31,4 %, эвксерофиты – 15,6 %, мезофиты – 12,8 %, сорные – 4,2 %. В искусственных фитоценозах на данном этапе развития отмечено отражение реально существующих в природных фитоценозах связей между видами, что отображено в соблюдении соотношения их обилия и проективного покрытия, а также структуры их популяций. Этот факт важен для создания репрезентативного искусственного сообщества. В сформированных растительных сообществах осуществляются процессы вегетативного и семенного возобновления, что является необходимой предпосылкой для формирования устойчивых интродукционных популяций видов растений и обеспечивает длительное существование искусственных фитоценозов в целом.

В настоящее время на первом экспериментальном степном участке существуют два степных растительных сообщества, которые относятся к ассоциациям *Festucetum (valesiacaе) stiposum (lessingianaе)*, *Festucetum (valesiacaе) bromopsiosum (ripariaе)*, на втором – к ассоциациям *Festucetum (valesiacaе) elytrigosum (repentis)* и *Festucetum (valesiacaе) viciosum (tenuifoliaе)*. В *Festucetum (valesiacaе) stiposum (lessingianaе)* созидификатором и субдоминантом является эвксерофит *Stipa lessingiana* Trin. & Rupr. (проективное покрытие 20 %), обилие которого в ассоциации *Festucetum (valesiacaе) bromopsiosum (ripariaе)* значительно снижается (покрытие 5 %). Длиннокорневищные злаки играют небольшую фитоценологическую роль (аспектаторы второго-третьего рангов). Среди разнотравья доминируют *Salvia nutans* L., *Galatella dracunculoides* (Lam.) Ness, *Thalictrum minus*. Подобная ситуация наблюдалась и во втором фитоценозе. Видовая насыщенность на 1 м² составляет 13–18. Общее проективное покрытие составляет 80 %. В ассоциациях *Festucetum (valesiacaе) elytrigosum (repentis)* и *Festucetum (valesiacaе) viciosum (tenuifoliaе)* виды разнотравья составляют смешанный травостой, среди них доминирующими являются *Trifolium ambiguum* M. Bieb., *T. montanum* L., *Plantago lanceolata* L., *P. urvillei* Opiz, *G. dracunculoides*, *T. minus*, *Fragaria viridis* Duchesne, *Vicia tenuifolia* L. В очень малом обилии представлены

Stipa capillata L., *S. grafiana* Steven, *S. lessingiana*. Видовая насыщенность на 1 м² в ассоциации *Festucetum (valesiacaе) elytrigosum (repentis)* – 15–29, на 1 м² в ассоциации *Festucetum (valesiacaе) viciosum (tenuifoliaе)* – 11–22. Общее проективное покрытие составляет 95–100%. В ассоциации *Festucetum (valesiacaе) elytrigosum (repentis)* доминируют короткокорневищные растения, в *Festucetum (valesiacaе) viciosum (tenuifoliaе)* – длинокорневищные. Это может быть обусловлено большей мезофитизацией второго сообщества.

Фитоценозы *Festucetum (valesiacaе) elytrigosum (repentis)* и *Festucetum (valesiacaе) viciosum (tenuifoliaе)* в результате высокого обилия длинокорневищных луговых эвримезофитов – *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub (проективное покрытие 20–10 %), степно-лугового ксеромезофита *Poa angustifolia* L. (покрытие 5 %) и короткокорневищного элемента – *Bromopsis riparia* (Rehmann) Holub (покрытие 10–20 %), выполняющих роль субэдикаторов, могут быть звеньями резерватогенной сукцессии, следствием мезофитизации степной растительности, которая направлена в сторону формирования луговых сообществ в результате повышенного увлажнения. Различия в эколого-фитоцентрических условиях, установившиеся в различных сообществах искусственной степи, привели к формированию двух типов биоморф у *Galium ruthenicum* Willd и *T. minus*. Подобное явление осуществляется и в природных условиях, что также доказывает приближение искусственных фитоценозов к их природным «прототипам»: в настоящих степных сообществах отмечали преобладание компактной формы. В фитоценозах, в которых отмечены процессы олуговения, преобладает длинокорневищная форма. Фитоценозы второго участка характеризуются гораздо большей степенью мезофитизации. Они приближаются к разнотравно-длиннокорневищно-злаковым сообществам, которые приходят на смену разнотравно-типчакково-ковыльным и типчакково-ковыльным сообществам при абсолютно заповедном режиме, недостаточной антропогенной нагрузке. Тем не менее, эти фитоценозы в настоящем остаются устойчивыми, что подтверждает и структура популяций видов растений (не только эдикаторов, но и сопутствующих видов (Купрюшина, Остапко, 2011; Назаренко, 2012; Приходько, Ибатулина, Остапко, 2013).

При создании устойчивого искусственного сообщества не следует пренебрегать ролью видов разнотравья, которая не ограничивается их кормовой значимостью. Эти виды являются спутниками эдикаторов степных сообществ и среди них существенное значение имеют растения, характеризующиеся широкой экологической амплитудой, что повышает устойчивость планируемой натурной модели степного фитоценоза. В их состав входит и *T. minus*. Широкое распространение делает удобным использование его популяционных параметров для индикации состояния растительных сообществ. В качестве примера определения стадии резерватогенной сукцессии степной растительности приводим изменения эколого-демографической структуры ценопопуляций *T. minus*, которые присутствуют во многих фитоценозах на всех стадиях сукцессии, а не только на определённом моменте их развития. Большое обилие этого вида в искусственных и природных степных растительных сообществах может быть следствием изменения в комплексе эколого-ценотических условий, что вызывает вспышку размножения и расселение вида по участку. Изменения плотности, возрастного состава популяций *T. minus* могут быть индикаторными признаками смены видового состава фитоценозов: преобразования степной

растительности в лугово-степные и луговые растительные сообщества.

В последнее десятилетие отмечено довольно активное изменение соотношения между типично степными видами, в частности, плотнoderновинными эдификаторами, и корневищными ксеромезофитными и мезоксерофитными видами, составляющими разнотравье, в искусственных растительных сообществах на I и II экспериментальных участках независимо от условий природопользования: I участок – ежегодный укос, II – ежегодный укос с периодичным выжиганием (с 2004 г. проводится пал раз в 2 года). Это может быть связано с очередным изменением эколого-фитоценологических условий вследствие мезофитизации степных растительных сообществ из-за недостаточной антропогенной нагрузки (вероятно, установленных режимов не достаточно для поддержания ксерофитности условий существования, ведущим фактором в этом направлении остается регулируемый выпас). Происходит постепенная замена доминантов, возрастает фитоценологическая роль мезофитных видов. Это можно считать начальным звеном резерватогенных преобразований степного растительного покрова: дерновинные злаки замещаются вегетативно подвижными корневищными видами, особенно быстро занимают положение доминантов виды, способные к активному вегетативному размножению. Причина быстрого захвата участков длиннокорневищными видами заключается в том, что для них складываются более благоприятные условия существования, чем для типичных степных ксерофитных. В этом случае существенно возрастает роль вегетативного размножения, осуществляется захват территории лугово-степными и луговыми корневищными видами и вытеснение ими ксерофитных степных видов (Рослинність УРСР, 1973; Ткаченко, 2004; Боровик, Боровик, 2006).

На протяжении значительного периода существования искусственных ценозов *T. minus* был представлен как ассектатор 2–3 рангов. Интродукционные популяции *T. minus* при условии недостаточной антропогенной нагрузки за последние десять лет получили возможность увеличить свою плотность из-за изменившихся эколого-фитоценологических условий, что, возможно, и спровоцировало выход растительных сообществ из равновесного состояния и преобразование в их организации, которое выражается в изменении соотношения видов между собой. В связи с этим *T. minus* постепенно увеличивает свое обилие в искусственных степных фитоценозах.

Наблюдения за динамикой развития интродукционных популяций *T. minus* в искусственных степных фитоценозах, начиная с 2005 года, показали, что их возрастные спектры остаются левосторонними. В последующие два года отмечались небольшие изменения в плотности и возрастном составе этих популяций, которые носили флуктуационный характер. Это может быть и результатом того, что популяции *T. minus* являлись дефинитивными. Ценопопуляция любого вида, являясь динамической, по природе своей системой развивающейся, не всегда меняется быстро и однонаправлено. Напротив, популяции многих видов растений, в первую очередь эдификаторов, остаются практически неизменными на протяжении длительных временных промежутков и составляют устойчивую основу растительных сообществ. Равновесное состояние, при котором число вновь возникающих и отмирающих особей балансируется не только в популяции в целом, но и в каждой возрастной группе в отдельности, может быть достигнуто в первую очередь нормальными – в одних условиях более старого, в других – более молодого состава. Такими

сбалансированными популяции остаются вплоть до изменения условий существования в том или ином месте практически неизменными, в отличие от сукцессивных популяций, которые довольно быстро меняют характер возрастного спектра вследствие неустановившихся отношений с экотопом.

Исследованные популяции *T. minus* в 2005 году относились к молодым, нормальным, неполночленным вследствие отсутствия части молодых возрастных групп, старых генеративных, субсенильных и сенильных (табл. 1).

Все исследованные интродукционные популяции характеризовались подавляющим господством молодых особей. Такой характер возрастных спектров можно объяснить, с одной стороны, влиянием неблагоприятных факторов, в первую очередь экзогенных, которые сводят к минимуму активность генеративного размножения и способствуют активизации вегетативного, с другой – возможным замедлением хода онтогенетического развития. При этом отсутствие возрастных групп правой части спектра может быть связанным с развитием популяции во времени, с прохождением онтогенетического развития особями не до конца. Их появления можно ожидать по мере старения более молодых растений. Неполночленность возрастного состава этих популяций обусловлена так же гибелью особей, когда они заканчивают свой жизненный цикл на более ранних этапах развития из-за более жестких условий существования, отклоняющихся от требований этого вида.

Отсутствие ранних групп молодых вегетативных растений является результатом нарушения семенного размножения, что могло бы привести к снижению устойчивости самих популяций: длительные перерывы в цикличности семенного возобновления приводят к нарушению их саморегуляции. Тем не менее, несмотря на невысокую плотность, эти интродукционные популяции на тот период исследований (до 2008 г.) занимали прочное положение в сложившихся искусственных сообществах, являлись саморегулирующимися системами и не зависели от заноса диаспор.

Плотность же популяций в искусственных степных растительных сообществах была подвержена некоторым колебаниям, но поддерживалась практически на одном уровне. Следует отметить, что во всех исследованных интродукционных популяциях *T. minus* семенное размножение с 2002 по 2007 год практически отсутствовало, что вызвано, возможно, низким урожаем семян, отсутствием благоприятных условий для прорастания и приживания подраста. Вегетативное же размножение, роль которого возрастает по мере подавления семенного, способствовало длительному поддержанию стабильности возрастной структуры и плотности популяций, удержанию уже освоенных участков. Причём важна не столько сама интенсивность, сколько разнообразие его форм: глубокое и неглубокое омоложение, размножение неомоложенным потомством, размножение, сопровождающееся старением дочерних особей (Зиман, 1976; Похабова, 1992). Вегетативное размножение обеспечивало пополнение молодыми растениями (было отмечено омоложение потомства до виргинильного, молодого генеративного и появление особей, относящихся к тому же возрастному состоянию, что и материнское растение) и стабилизировало структуру популяций как по возрастному составу, так и по жизненности особей, несмотря на ослабление семенного пополнения.

Впоследствии, с изменением условий существования, роль вегетативного размножения возросла. С 2008 года в организации исследованных популяций отмечались медленные, но однонаправленные изменения. Возрастной со-

став интродукционных популяций *T. minus* к 2015 году претерпел некоторые преобразования: изменилось соотношение возрастных групп, появились некоторые ранее отсутствующие онтогенетические группы. Но в целом это не повлияло на характер возрастного спектра: он остался левосторонним. Существенная часть особей в популяциях при максимуме, приходящемся на группу молодых генеративных растений, как и раньше, относится к молодой фракции (имматурные, виргинильные, молодые генеративные), но благодаря интенсификации вегетативного размножения сильно возросла их численность. Пополнение групп генеративных особей осуществляется не только за счет появления молодых растений, но и благодаря более быстрому их переходу в последующее возрастное состояние (развитие потомства, появившегося в результате вегетативного размножения, осуществляется быстрее, чем семенного). Возрастной состав популяций стал более разнообразным в результате ускоренного прохождения растениями онтогенетического развития: отмечено появление особей постгенеративных групп. Популяции *T. minus* заняли более прочное положение в растительных степных сообществах. Наименее устойчива популяция *T. minus* в ассоциации *Festucetum (valesiacaе) viciosum (tenuifoliae)*, которая в ее составе появилась в 2007 г. и к 2010 г. прошла развитие от инвазионной до молодой, нормальной, неполноценной. Такие неустойчивые популяции не оказывают сильного влияния на фитоценоотическое ядро и в значительной степени зависят от случайных факторов. В целом процессы, происходящие в связи с инвазией, усиливают структурную энтропию сообщества и указывают на неполную занятость экологических ниш (Паньків, 2008). Но в искусственных степных фитоценозах не наблюдалось стремительного расселения растений этого вида, что может быть связано с плотным задеренением и не очень высокой конкурентоспособностью *T. minus* по сравнению с злаками. Снижение вегетативной подвижности, с одной стороны, уменьшает устойчивость популяций в связи с низкой активностью захвата новых территорий, однако, с другой, – концентрация элементарных источников фито-

генного поля в виде компактных клонов приводит к резкой напряженности всего фитогенного поля этих образований и позволяет виду длительно удерживать за собой захваченную территорию, а увеличение пятен, их постепенное сближение и слияние ещё больше укрепляют положение популяций в сообществах. Также отмечено заметное увеличение плотности интродукционных популяций *T. minus* (табл. 1).

Таким образом, популяционные характеристики интродукционных популяций модельного вида *T. minus* можно применять для прогнозирования динамики растительного покрова на плакорных участках (хорошо развитые почвы), в частности, использовать данные об изменении плотности и возрастного состава как индикатор смены степной растительности лугово-степными и луговыми фитоценозами. Мониторинг с использованием этих параметров может быть одним из инструментов прогнозирования трансформации экосистем в результате недостаточного антропогенного воздействия на территории природно-заповедного фонда.

Анализ результатов исследования показал, что ежегодное выкашивание не является сильным сдерживающим фактором. А на определенном этапе развития искусственных фитоценозов и такой перспективный фактор, как пирогенный, оказывающий положительное влияние на развитие популяций эдификаторов степных растительных сообществ и некоторых типичных степных длинно- и короткостебельных видов, вероятно, уже снижает эффективность своего влияния на динамику растительного покрова в целом вследствие того, что его мезофитизация зашла уже достаточно далеко и вернуть характеристики, присущие степной растительности уже, будет сложно (развитие интродукционных популяций плотнодерновинных ценозообразователей из родов *Festuca* L. и *Stipa* осуществляется гораздо медленнее, чем развитие популяций корневищных ксеромезофитных и мезоксерофитных видов растений, в том числе и *T. minus*). Поэтому поддержание эколого-фитоценоотических условий, которые отвечают требованиям степных видов растений, нуждается не толь-

Таблица 1.
Возрастной состав и плотность интродукционных популяций в искусственных степных фитоценозах в Государственном учреждении «Донецкий ботанический сад» (состояние на август)

Ассоциация	Год	Плотность, особи/м ²	Участие онтогенетических групп, % от общего числа особей							
			pl	j	im	v	g ₁	g ₂	g ₃	ss
<i>Festucetum (valesiacaе) stiposum (lessingianaе)</i>	2005	1,1 ± 0,7	–	–	–	40,9	31,8	27,3	–	–
	2010	2,4 ± 0,6	–	–	7,8	24,3	30,5	28,5	8,9	–
	2015	2,9 ± 0,6	–	–	11,0	24,3	26,5	22,9	14,1	1,2
<i>Festucetum (valesiacaе) bromopsiosum (ripariaе)</i>	2005	4,9 ± 1,2	–	–	–	67,6	19,1	13,3	–	–
	2010	6,9 ± 1,0	–	–	6,8	29,5	34,2	21,9	7,6	–
	2015	7,8 ± 1,0	–	–	9,7	21,9	25,7	22,7	17,6	2,4
<i>Festucetum (valesiacaе) elytrigiosum (repentis)</i>	2005	4,0 ± 0,8	–	–	9,7	66,2	18,7	3,6	–	–
	2010	7,9 ± 0,6	–	–	14,2	19,1	31,7	23,4	11,6	–
	2015	8,5 ± 0,6	–	–	13,1	17,4	22,7	23,4	19,8	3,6
<i>Festucetum (valesiacaе) viciosum (tenuifoliae)</i>	2005	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	2010	1,5 ± 0,8	–	–	26,8	41,5	24,3	7,4	–	–
	2015	2,2 ± 0,7	–	–	15,4	30,1	27,8	17,3	9,4	–

ко в постоянном применении комплекса агротехнических мероприятий, но и в его усовершенствовании. Повышению эффективности сохранения организации фитоценозов может способствовать введение мониторингового контроля состояния растительного покрова степных участков с целью обеспечения научной основы для определения периода своевременного вмешательства в развитие растительных сообществ для коррекции их направления. Несвоевременность применения мероприятий, призванных поддерживать ксерофитность условий существования, может сделать их малоэффективными и они будут вызывать недостаточно быстрые необходимые изменения.

Полное же исключение воздействия на степной растительный покров факторов антропогенного характера способствует более интенсивному изменению экологических условий и ускорению деструктивных резерватогенных преобразований, что отражается в увеличении скорости сокращения площади дерновинно-злаковых сообществ, расширении участков под корневищно-злаковыми и разнотравными ценозами, замене доминирующих ксерофитных видов, в том числе эдификаторов степных фитоценозов. Это приводит к быстрому исчезновению зональных сообществ с доминированием видов родов *Stipa* и *Festuca* и формированию «нетипичных» корневищных фитоценозов (Боровик, Боровик, 2006). Поэтому проблема сохранения биоразнообразия на территориях природно-заповедного фонда остаётся актуальной.

С 2008 по 2015 гг. базой для исследований перспективности использования популяционных характеристик *T. minus* служили природные растительные сообщества разнотравно-типчаково-ковыльной степи в пределах Донецкой области, в том числе на территории охраняемых объектов с 2008 по 2013 гг.

Ковыльная стадия развития растительных сообществ (умеренная пастбищная нагрузка). Ценопопуляции *T. minus* являются саморегулирующимися системами, то есть не зависят от заноса зачатков извне. На этой стадии развития фитоценозов они относятся к неполночленным, нормальным, стареющим, в возрастном составе преобладают старые генеративные особи. Отмечено малое участие в возрастном составе особей, находящихся на ранних этапах онтогенетического развития, несмотря на способность к вегетативному размножению (см. табл. 2). Их незначительная доля связана с тем, что возобновление в этих условиях существования угнетено и особи, возникшие в результате вегетативного размножения, характеризуются более быстрыми темпами прохождения онтогенетического развития, чем генеты, и они быстро пополняют следующую возрастную группу. Так как вегетативно образованные растения характеризуются меньшей смертностью, то цикличность смены поколений не очень эффективно, но осуществляется. Невысокая плотность ценопопуляций данного вида-ассектатора (табл. 2), а также неполночленность их возрастного состава являются следствием невысокой конкурентоспособности *T. minus*. В результате влияния плотнодерновинных эдификаторов степных фитоценозов (виды родов *Stipa* и *Festuca*), характеризующихся существенным обилием и образующих плотное задернение, ценопопуляции *T. minus* не в состоянии успешно осуществлять пополнение популяций молодыми растениями. В степных растительных сообществах, в которых ценопопуляции *T. minus* обладают такими характеристиками, доминируют ксерофитные степные ценообразователи, которые представлены в большом разнообразии. Ценопопуляции таких эдификаторов степных фитоценозов, как *Festuca rupicola*, *F. valesiaca*, *Stipa capillata* L., *S.*

dasyphylla (Czern. ex Lindem.) Trautv., *S. joannis* Čelak. относятся к полночленным, нормальным зрелым или стареющим, в возрастном составе которых преобладают средневозрастные или старые генеративные растения. Сложность возрастного состава ценопопуляций степных видов является выражением их приспособления к изменчивым условиям среды и сосуществованию с другими видами. При условии регулируемой умеренной пастбищной нагрузки ценопопуляции типичных степных видов занимают прочное положение в составе сообществ, что является основанием для прогнозирования дальнейшего сохранения их структурно-функциональной организации, а следовательно, и сообществ в целом. Растительные сообщества, подвергающиеся регулированному выпасу, относятся к мало нарушенным. Сегодня они занимают небольшие плакорные участки и пологие склоны холмов и относятся к следующим формациям: *Stipeta lessingiana petrophytae*, *Stipeta ucrainicae petrophytae*, *Stipeta capillatae petrophytae*, *Stipeta dasyphyllae petrophytae*, *Stipeta joannis petrophytae*, *Festuceta valesiaca petrophytae*. Видовая насыщенность на 100 м² составляет 50–80 видов, проективное покрытие может достигать 90 %, чаще всего 50–70 %. В составе сообществ на этой стадии в малом обилии отмечены *Vicia tenuifolia*, *Trifolium montanum*, *T. alpestre* L., *Medicago romanica*, *Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. ex Woloszcz.) Klaskova., *Festuca vulgaris*, *F. viridis*, *Euphorbia stepposa* Zoz, *Chrysocyathus wolgensis* Steven, *Astragalus pubiflorus* DC. и др. Из злаков преобладают *Koeleria cristata*, *Stipa lessingiana*, *Festuca valesiaca*. Обилие длиннокорневищных злаков и осок незначительно. Фоновыми растениями здесь также являются *Jurinea brachycephala* Klokov, *Salvia nutans*, *Linum czerniaevii* Klokov. Однолетних растений в составе травостоя этих степей немного, из эфемеров и эфемероидов *Androsace elongata* L., *Erophila verna* (L.) Besser, *Gagea bulbifera* (Pall.) Salisb., *G. ucrainica* Klokov, *Hyacinthella pallasiana* (Steven) Losinsk., *Tulipa ophiophylla* Klokov et Zoz, *Ornithogalum gussonii* Ten., *Valerianella costata* (Steven) Betcke, *Viola kitaibeliana* Schult. и др. Из кустарников могут иногда встречаться в незначительном количестве *Amygdalus nana* L., *Caragana frutex* (L.) C. Koch. Часто встречаются такие ксерофитные кустарнички и полукустарнички, как *Thymus dimorphus* Klokov et Des.-Shost., *Teucrium polium* L., *Alyssum tortuosum* Waldst. et Kit. ex Willd. Характерными являются *Aurinia saxatilis* (L.) Desv., *Thymus graniticus* Klokov et Des.-Shost., *Thymus pseudograniticus* Klokov et Des.-Shost. и др.

Типчаковая стадия резерватогенной сукцессии (недостаточная антропогенная нагрузка). Ценопопуляции *T. minus* являются полночленными, нормальными, зрелыми, возрастной состав характеризуется возросшим участием особей групп, составляющих левую часть возрастного спектра, максимум приходится на группу средневозрастных генеративных растений (табл. 2). Возрастает плотность ценопопуляций данного вида по сравнению с ценопопуляциями в фитоценозах на ковыльной стадии развития. Растительные сообщества мало чем отличаются по своему флористическому, биоморфологическому, экологическому составу от фитоценозов на ковыльной стадии развития. Несколько меняется соотношение между видами, их обилие: виды рода *Stipa* уже занимают положение субдоминантов, а доминирование переходит к *F. valesiaca*. Общее проективное покрытие колеблется от 70 до 100 %, чаще всего составляет 70–80 %. Уже необходимо пересматривать существующие режимы использования территории, где отмечены степные растительные сообщества, в которых намечаются преобразования резерватогенного характера.

Корневищно-злаковая стадия резерватогенной сукцессии. Ценопопуляции *T. minus* – полночленные, нормальные, зрелые. Их возрастной состав характеризуется ещё большим увеличением доли молодых вегетативных растений, в нём всё ещё доминируют средневозрастные генеративные растения (табл. 2).

Плотность ценопопуляций *T. minus* возрастает (табл. 2), что свидетельствует о том, что этот вид занимает всё более прочное положение в фитоценозах. Вид, являясь более активным в меняющихся в его пользу условиях, постепенно захватывает новые территории наряду с некоторыми другими длиннокорневищными видами (*Vicia tenuifolia*, *Bromopsis inermis*, *Elytrigia repens* и т.д.). И если позволить усилиться резерватогенным процессам, ведущим к ухудшению условий местообитания для типичных степных ксерофитных видов, это приведёт не только к исчезновению некоторых конкретных видов растений, но и к полной замене эдификаторов-доминантов, которые образуют среду существования для других степных видов-ассектаторов, осуществляются изменения организации фитоценозов, трудно поддающиеся коррекции, и формирование лугово-степных и луговых растительных сообществ.

Накопление мёртвого растительного опада вызывает изменение гидротермического режима. Недостаточная антропогенная нагрузка способствует накоплению гумуса и мелкозёма на каменистых грунтах, которое со временем начинает преобладать над процессами выветривания и смыва (осуществляется благоприятное развитие эдафотопов) (Ткаченко, 2004). Ценопопуляции плотнoderновинных ксерофитных степных эдификаторов в фитоценозах на этой стадии развития уже не играют значительной роли. Возрастает фитоценотическая роль мезоксерофитных, ксеромезофитных, мезофитных видов, преимущественное развитие получают виды, способные к активному вегетативному размножению. Преобладают *Festuca vulgaris*, *F. viridis*, *Vicia tenuifolia*, *Thalictrum minus*, из злаков – *Bromopsis inermis*, *Elytrigia repens*, *Poa angustifolia*, иногда *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth. Общее проективное покрытие возрастает до 90–100 %.

Злаково-разнотравная стадия резерватогенной сукцессии. Ценопопуляции *T. minus* – полночленные, молодые, нормальные, в возрастном составе преобладают молодые генеративные растения, резко увеличивается доля молодых вегетативных особей (табл. 2). Последовательное и неуклонное смещение максимума в возрастных спектрах ценопопуляций *T. minus* на более молодые группы расте-

ний может рассматриваться как свидетельство отрицательных тенденций в изменении организации степных растительных сообществ на смытых и развитых чернозёмах.

Осуществляется существенное повышение плотности ценопопуляций *T. minus* (табл. 2) и формирование особями близкорасположенных в пространстве крупных, плотных пятен. Активизацией вегетативного и семенного размножения может быть обусловлены и полночленный возрастной состав исследованных ценопопуляций *T. minus* (нет выпадения онтогенетических групп левой части спектра в результате длительных перерывов семенного возобновления), и резкое в нём доминирование молодых вегетативных растений. Это может рассматриваться как подтверждение того, что ценопопуляции *T. minus* при усиливающихся тенденциях мезофитизации растительных сообществ занимают в них более прочное положение по сравнению с ксерофитными степными эдификаторами.

Лугово-степные и луговые виды, в том числе длиннокорневищные злаки, в изменившихся эколого-фитоценологических условиях получают преимущество перед ксерофитными степными. После ослабления или полного исключения антропогенного влияния на растительный покров *Elytrigia repens* быстро увеличивает свою роль в степных фитоценозах, в таких условиях его эксплерентные свойства дают ему ряд преимуществ и обеспечивают высокое ценоценотическое значение в резерватогенных сукцессиях. Подобные качества есть и у *Bromopsis inermis*. Такие растительные сообщества на северных и восточных склонах начинают встречаться чаще всего в средней их части, на плато они приурочены к микродепрессиям рельефа, а в условиях, подобных абсолютно заповедному режиму, полностью теряют это закрепление и встречаются везде. Накопление мёртвых растительных остатков способствует не только изменению условий существования для ксерофитных степных видов в худшую сторону, но и препятствует прорастанию семян. Ценопопуляции плотнoderновинных ксерофитных степных эдификаторов в фитоценозах на этой стадии развития уже не играют значительной роли. В большинстве случаев ценопопуляции относятся к старым, неполночленным. Они, в лучшем случае, могут сохранять разнообразие возрастного состава ценопопуляций (средняя часть крутого склона южной экспозиции), но плотность уже низкая (не более $3,6 \pm 1,3$ особей/м²) и особи в таких сообществах размещены преимущественно контагиозно, что свидетельствует об ухудшении условий существования. Это является свидетельством не

Таблица 2.

Возрастной состав и плотность ценопопуляций *Thalictrum minus*. в фитоценозах на различных стадиях резерватогенной сукцессии разнотравно-типчачково-ковыльной степи

Стадия	Плотность, особи/м ²	Участие онтогенетических групп, % от общего числа особей								
		pl	j	im	v	g ₁	g ₂	g ₃	ss	s
ковыльная	1,50 ± 0,70	–	–	5,4	7,0	15,0	21,3	39,1	8,6	3,6
типчачовая	2,30 ± 0,80	1,2	2,1	5,0	9,0	23,6	31,6	18,0	7,0	2,5
корневищно-злаковая	5,10 ± 1,00	1,3	5,0	14	16,6	18,7	24,0	13,0	6,5	1,4
злаково-разнотравная	9,40 ± 1,30	1,0	7,0	17,2	20,9	28,0	14,3	6,9	3,3	1,4
кустарниково-вая (форма-ция <i>Caraganeta fruticis</i>)	18,10 ± 2,60	2,1	8,3	20,0	25,0	18,7	12,6	9	2,8	1,4

только постепенного исчезновения данных видов из состава фитоценозов, но и трансформации их в целом из степных в лугово-степные и луговые. Воздействия, изменяющие состояние популяций эдификаторов степных фитоценозов, неминуемо провоцируют изменения параметров жизнеспособности всех остальных ценопопуляций сопутствующих видов, среду обитания которых они определяют и оказывают существенное воздействие на формирование их структуры (Жиляев, 2005).

В таких растительных сообществах преобладают *Festuca vulgaris*, *Fragaria viridis*, *Vicia tenuifolia*, *Thalictrum minus*, из злаков – *Bromopsis inermis*, *Elytrigia repens*, *Poa angustifolia*, иногда *Calamagrostis epigeios*. Общее проективное покрытие возрастает до 90–100 %. Существенно возрастает фитоценотическая роль ксеромезофитов и мезоксерофитов, преимущественное развитие получают виды, способные к активному вегетативному размножению: при низкой эффективности семенного возобновления не нарушается регулярность замещения поколений, так как интенсификация вегетативного размножения до определённого момента компенсирует отсутствие особей семенного происхождения, способствует сохранению возобновления ценопопуляций, их структуры, а, следовательно, и их жизнеспособности. Неудивительно, что плотнодерновинные злаки в такой ситуации оказываются в проигрыше, поскольку способны только к семенному размножению (Заугольнова, 1994; Приходько и др., 2013).

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

Кустарниковая стадия резерватогенной сукцессии. В фитоценозах формации *Caraganeta fruticis*, расположенных в большинстве случаев в местах переходов плакорной части в склон и в верхней части более или менее пологих склонов на эродированных почвах, ценопопуляции *T. minus* относятся к полночленным, нормальным, молодым, в возрастном составе которых доминируют виргинильные особи (табл. 2). Отмечено увеличение их плотности. Общее проективное покрытие растительных сообществ может достигать 100 %, но чаще составляет 85–90 %. В их составе преобладают *Festuca vulgaris*, *F. viridis*, *Vicia tenuifolia*, *Thalictrum minus*, *Inula germanica* L., *Bromopsis inermis*, *Elytrigia repens*, *Poa angustifolia* и другие мезоксерофитные и ксеромезофитные виды. Значительно меньшим обилием обладают *Festuca valesiaca*, *Stipa capillata*, *Bromopsis riparia*. Ценопопуляции *Festuca valesiaca*, *Stipa capillata*, *S. dasyphylla* – старые, нормальные, неполночленные, находятся на стадии перехода в регрессивные или уже являются регрессивными. Численность очень низкая (особи единичны). *Stipa lessingiana*, *S. joannis*, *Festuca rupicola* также в растительных сообществах этой формации отсутствуют (Приходько и др., 2013). Возможность для эффективной инспермации у типично степных видов здесь полностью отсутствует, поскольку нет свободного места для прорастания и закрепления молодых растений в этих фитоценозах, дополнительное препятствие для про-

растания семян создает и плотный слой подстилки. Здесь может заметно усиливаться участие и кустарников *A. nana* и *Prunus stepposa* Kotov, видов рода *Rosa* L. Впоследствии зональные сообщества с доминированием видов родов *Stipa* и *Festuca* могут полностью исчезнуть.

Выводы

Таким образом, изменения популяционных параметров *Thalictrum minus* отражают процессы трансформации степных растительных сообществ. Особенности эколого-демографической структуры ценопопуляций *T. minus* могут иметь индикаторное значение для определения стадий резерватогенной сукцессии разнотравно-типчаково-ковыльной степи на хорошо развитых черноземах (плакорные участки) и на смытых чернозёмах (овражно-балочные степные участки), так как маркируют каждую конкретную стадию. Это можно использовать для определения момента, требующего вмешательства человека с целью коррекции направления развития степных растительных сообществ.

Л И Т Е Р А Т У Р А

- Боровик Л.П., Боровик Е.Н. Проблема режима сохранения степи в заповедниках: пример Стрельцовой степи // Степной бюллетень. 2006. – № 20. – С. 29–33.
- Гиляров А.М. Популяционная экология. – М., 1990. – 191 с.
- Глухов О.З., Шевчук О.М., Кохан Т.П. Наукові основи відновлення трав'яних фітоценозів в степовій зоні України. – Донецьк, 2008. – 198 с.
- Заугольнова Л.Б. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга: Автореф. дис... д.б.н., Санкт-Петербург, 1994. – 70 с.
- Заугольнова Л.Б., Денисова Л.Б., Никитина С.В. Подходы к оценке состояния ценопопуляций растений // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1993. – Т. 98. – Вып. 5. – С. 100–109.
- Зиман С.Н. Жизненные формы и биология степных растений Донбасса. – Киев, 1976. – 191 с.
- Емельянов И.Г., Емельянова Л.В., Песков В.Н. Популяция как объект экологического мониторинга // Заповідні степи України. Стан та перспективи їх збереження: матер. міжнарод. наук. конф. – Армянськ, 2007. – С. 49–51.
- Ибатулина Ю.В. Эколого-демографическая структура ценопопуляций эдификаторов степных фитоценозов как индикатор стадий резерватогенной сукцессии растительности // Система управления экологической безопасностью: сборник трудов VII заочной международной научно-практич. конф. – Екатеринбург: УрФУ, 2013. – С. 278–283.
- Курдюшина Л.В., Остапко В.М. Фітоценорізноманіття чагарникових степів на південному сході України та його моделювання в штучних фітоценозах // Современная биология растений: матер. Международ. науч. конф. посвящённой 65-летию основания ЮНЕСКО, 340-летию становления анатомии растений и 145-летию выхода работы основоположника генетики Г. Менделя «Опыты над растительными гибридами», 100-летию основания гербария Луганского НАУ. – Луганск, 2011. – С. 32–34.
- Кондратюк Е.Н., Чуприна Т.Т. Ковыльные степи Донбасса. – Киев, 1992. – 172 с.
- Назаренко Г.С. Створення експозицій едафічних варіантів степової рослинності в Донецькому ботанічному саду НАН України // Інтродукція рослин. 2012. – № 2. – С. 27–35.
- Остапко В.М., Хархота А.И. Интродукционная популяция как объект исследования // Интродукция и акклиматизация растений. 1994. – Вып. 22. – С. 9–14.
- Остапко В.М., Ибатулина Ю.В. Структура ценопопуляций степных видов на юго-востоке Украины. – Донецк, 2008. – 268 с.
- Паньків Н.С. Структура популяцій в'язілю увінчано-го (*Coronilla coronata* L., Fabaceae) на північно-східній

- межі ареалу та її індикаційне значення: Автореф. дис... к.б.н., Дніпропетровськ, 2008. – 21 с.
- Похабова О.А. Структура ценопопуляцій і морфологічні особливості *Thalictrum minus* L. різної еколого-фітоценологічної приуроченості в Южному Прибайкальї // Растительные ресурсы. 1992. – Т. 28. – Вып. 2. – С. 14–19.
- 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.
- Рослинність УРСР. Степи, кам'янисті відслонення, піски / Відп. ред. А.І. Барбарич. – К., 1973. – 427 с.
- Тарасов В.В. Флора Дніпропетровської і Запорізької областей. Видання друге. Доповнене та виправлене. – Д., 2012. – 296 с.
- Ткаченко В.С. Фітоценологічний моніторинг резерватних сукцесій в Українському степовому природному заповіднику. – К., 2004. – 184 с.
- Уранов А.А., Смирнова О.В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1969. – Т. 74. – Вып. 1. – С. 119–134.
- Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биологические науки. 1975. – № 2. – С. 7–33.
- Флора УРСР: в 12 т. / Під ред. М. В. Клокова, О.Д. Вісюліної. – К., 1953. – Т. 5.
- Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). – М., 1988. 84 с.

Статья поступила в редакцию 27 апреля 2016 г.

THE CONDITION OF POPULATIONS OF *THALICTRUM MINUS* L. (MODEL SPECIES) AS AN INDICATOR OF THE DYNAMICS OF MAN-MADE AND NATURAL STEPPE PHYTOCENOSES

Yu.V. Ibatulina

Public Institution «Donetsk Botanical Garden», Donetsk, Ukraine

In this work, we investigate basic characteristics (age structure, density) of introduced and natural populations of *Thalictrum minus* L. in experimental steppe plots and plant communities of mixed grass-fescue-feather grass on eroded black soil under insufficient human pressure. Changes of structural and functional parameters of *T. minus* populations proved to have indicative value for plant communities representing the series of steppe reservatogenic succession. These features may serve as biomarkers of every succession stage under protection.

Key words: introduced population, phytocenosis, density, age structure, succession

Tabl. 2. Bibl. 23.