Трансформация экосистем
Ecosystem Transformation

ISSN 2619-094X Print
ISSN 2619-0931 Online
www.ecosysttrans.com

Научная статья

К характеристике ценопопуляций *Stipa pennata* L. в Южно-Уральском заповеднике

О.В. Юсупова[1]*, Л.М. Абрамова[2], Ю.П. Горичев[1]

[1] *Южно-Уральский государственный природный заповедник, 453560, Россия, Республика Башкортостан, Белорецкий р-н, д. Реветь, ул. Центральная усадьба*

[2] *Южно-Уральский ботанический сад-институт, 450080, Россия, г. Уфа, ул. Менделеева, д. 195, корп. 3.*

**yusupova_ov@mail.ru*

Поступила в редакцию: 12.05.2022
Доработана: 01.06.2022
Принята к печати: 22.06.2022
Опубликована онлайн: 29.12.2022

DOI: 10.23859/estr-220512
УДК 58.009

Аннотация. Приведена популяционная характеристика редкого для Южно-Уральского заповедника степного вида *Stipa pennata*. Проанализированы две ценопопуляции, произрастающие в западной части заповедника. Выявлено более высокое в процентном отношении воздействие условий экотопа на линейные параметры растений. Влияние фактора погодных условий года в значительной степени отмечено для высоты генеративного побега с метелкой и длины листа. Максимальные значения линейных параметров отмечены для ЦП-2, расположенной на относительно затененном участке с более высоким проективным покрытием травянистого и кустарникового ярусов. Высокие значения количественных параметров отмечены в ЦП-1, занимающей более сухой участок. Показано влияние погодных условий на фенологические ритмы растений: ускорение роста и развитие в засушливые годы и замедление этих процессов в дождливый период. Охарактеризована онтогенетическая структура ценопопуляций и приведены их демографические показатели. Возрастная структура ценопопуляций *S. pennata* имеет правосторонний одновершинный тип спектра с преобладанием средневозрастных растений. Общая плотность варьирует от 4.1 до 6.4 экз./м^2. Оценка возрастности и эффективности обеих популяций показала, что они являются молодыми.

Ключевые слова: горный Урал, ковыль перистый, остепненные сообщества, многолетняя динамика, демографическая структура, плотность

Для цитирования. Юсупова, О.В. и др., 2023. К характеристике ценопопуляций *Stipa pennata* L. в Южно-Уральском заповеднике. *Трансформация экосистем* **6** (1), 121–134. https://doi.org/10.23859/estr-220512

Article

Characteristics of coenopopulations of European feather grass *Stipa pennata* L. in the South Ural State Nature Reserve

Oksana V. Yusupova[1]*, Larisa M. Abramova[2], Yury P. Gorichev[1]

[1] *South Ural State Nature Reserve, ul. Centralnaya Usadba, Revet' settlement, Beloretsk District, Republic of Bashkortostan, 453560 Russia*

[2] *South-Ural Botanical Garden-Institute, ul. Mendeleeva 195-3, Ufa, 450080 Russia*

**yusupova_ov@mail.ru*

Received: 12.05.2022
Revised: 01.06.2022
Accepted: 22.06.2022
Published online: 29.12.2022

DOI: 10.23859/estr-220512
UDC 58.009

Translated by D.M. Martynova

Abstract. The population characteristic of the steppe species *Stipa pennata*, rare for the South Ural State Nature Reserve, is given. Two coenopopulations (CP) of European feather grass have been analyzed in the western part of the reserve. The ecotope conditions affected the linear parameters of plants significantly. The weather conditions of the year predetermined the height of the generative shoot with a panicle and the leaf length. The maximum linear parameters have been noted for the plants of CP-2, located in a relatively shaded area with a higher projective cover of the herbaceous and shrub layers. High values of quantitative parameters have been noted in CP-1, which occupied more arid area. The influence of weather conditions on the phenological rhythms of plants are obvious: the acceleration of growth and development in dry years and the slowdown of these processes in the rainy period. The ontogenetic structure of coenopopulations and their demographic indicators are analyzed and presented. Age structure of coenopopulations of S. pennata has a right-shifted unimodal spectrum with a predominance of middle-aged plants. The total population density varies from 4.1 to 6.4 ind./m^2. The age and effectiveness of both populations testify they are young.

Key words: mountainous Urals, European feather grass, steppe communities, long-term dynamics, demographic structure, population density

To cite this article. Yusupova, O.V. et al., 2023. Characteristics of coenopopulations of European feather grass *Stipa pennata* L. in the South Ural State Nature Reserve. *Ecosystem Transformation* **6** (1), 121–134. https://doi.org/10.23859/estr-220512

Введение

Исследование распространения редких видов растений и характеристика современного состояния их популяций являются основополагающими этапами изучения разнообразия растительного мира ключевых территорий, поскольку именно популяции представляют собой естественно-историческую и эволюционную единицу существования вида, а также служат важным критерием , учитываемым при планировании природоохранной деятельности человека (Тимофеев-Ресовский и др., 1973). В западной части Южно-Уральского заповедника,на обрывистых каменистых склонах вдоль рек встречаются экстразональные ксерофитные сообщества, в составе которых произрастает *Stipa pennata* L. (ковыль перистый). На протяжении ряда лет ведутся наблюдения за состоянием двух ценопопуляций, расположенных на западной границе заповедника (Юсупова и Абрамова, 2016).

Ковыль перистый *Stipa pennata* L. (*Poaceae*) – степной плотнодерновинный злак, травянистый поликарпик, обладающий декоративными свойствами (в фазе плодоношения), высотой 30–100 см, ксерофит, мезотроф, гелиофит с интравагинальными побегами (Рис. 1). Ковыль имеет листья шириной 0.5–2 мм, свернутые вдоль, реже плоские, на верхушке короткозаостренные, у молодых листьев – с кисточкой из волосков длиной до 3 мм; язычок длиной 0.7–3 мм; влагалища голые или реснитчатые. Соцветие – метелка длиной 3–5 см, сжатое, из 6–20 колосков. Колоски беловатые; колосковые чешуи длиной 3–5 см, длиннозаостренные; цветковые чешуи длиной (15)16–17(21) мм, внизу сплошь, а выше с 7 рядами волосков, с остью длиной 25–35 см, ость коленчато-согнутая, в нижней скрученной части каштанового цвета голая, выше перистая, с волосками длиной около 5 мм. Цветет в апреле–мае, плодоносит в мае–июне. Плоды – зерновки, ими размножается. Дает самосев. Устойчив в культуре (Ломоносова, 1990; Серикова и др., 2013).

S. pennata – европейско-среднесибирско-древнесредиземноморский вид. В России распространен на юге европейской части и на юге Сибири. Растет по степям, на остепненных лугах и полянах, по обнажениям мела и известняка. На территории Республики Башкортостан произрастает в основном в степной и лесостепной зонах, в горно-лесной зоне крайне редок (Кучеров и др., 1987; Определитель..., 1988). В горно-лесной зоне Ю. Урала *S. pennata*, вероятно, является реликтом одной из эпох послеледниковья, когда степная растительность имела широкое распространение. В настоящее время площади его естественного произрастания в регионе неуклонно сокращаются. *S. pennata* занесен в Красную книгу РФ (2008), а также в Красные книги субъектов России, в том числе Республики Башкортостан (2021) и Челябинской области (2017).

Цель данной работы – выявить современное состояние ценопопуляций *S. pennata* в Южно-Уральском заповеднике на основании анализа морфометрических признаков и особенностей демографической структуры популяций в разные годы.

Материалы и методы

Исследования проводились в западной части Южно-Уральского заповедника (кварталы 112 и 113 Ямаштинского участкового лесничества), относящейся к району широколиственно-темнохвойных лесов Ю. Урала (Горичев, 2016). Рельеф района низкогорный с широкими продольными и узкими поперечными долинами горных рек. Климат умеренно континентальный. По данным ближайшей Инзерской метеостанции, среднегодовая температура воздуха составляет 1.2 °C, среднемесячная температура января равна −15.8 °C, июля – +17.0 °C; годовая сумма осадков находится на уровне 667 мм, продолжительность вегетационного периода составляет 164 дня, безморозного периода – 107 дней; сумма температур выше 10 °C достигает 1800 °C (Горичев, 2008). В целом климат района значительно более влажный и прохладный, чем климат степной зоны, где находится основной ареал исследуемого вида. Однако имеются отдельные локальные экотопы (скалы и крутые южные склоны долин рек), где экстремальные мезоклиматические и эдафические условия способствуют выживанию ковыля перистого в условиях слабой конкуренции со стороны других видов.

Наблюдения проводились на протяжении 5 лет (в 2015–2018 гг. и 2021 г.) за двумя ценопопуляциями (ЦП). ЦП-1 произрастает на скалах правого берега р. М. Инзер (кв. 112), известных местному населению под названием Башкирская скала (Рис. 1**А**); ЦП-2 – на каменистом склоне отрога хр. М. Ямантау, обращенного к долине р. М. Инзер (кв. 113) (Рис. 1**В**).

Влияние погодных условий на раннецветущие растения сильнее отражается в период их активного роста и цветения, преимущественно в мае–июне. По нашим наблюдениям, цветение *S. pennata* отмечалось ежегодно в разные сроки в зависимости от погодных условий. Даты наступления фенологических фаз и некоторые метеорологические показатели 2015–2021 гг. представлены в Табл. 1.

Сравнение метеорологических условий вегетационных сезонов позволило выявить ряд особенностей. По количеству дней с осадками наиболее дождливыми были сезоны 2015 г., 2017 г. и 2018 г.; наиболее влажными по количеству осадков в мае

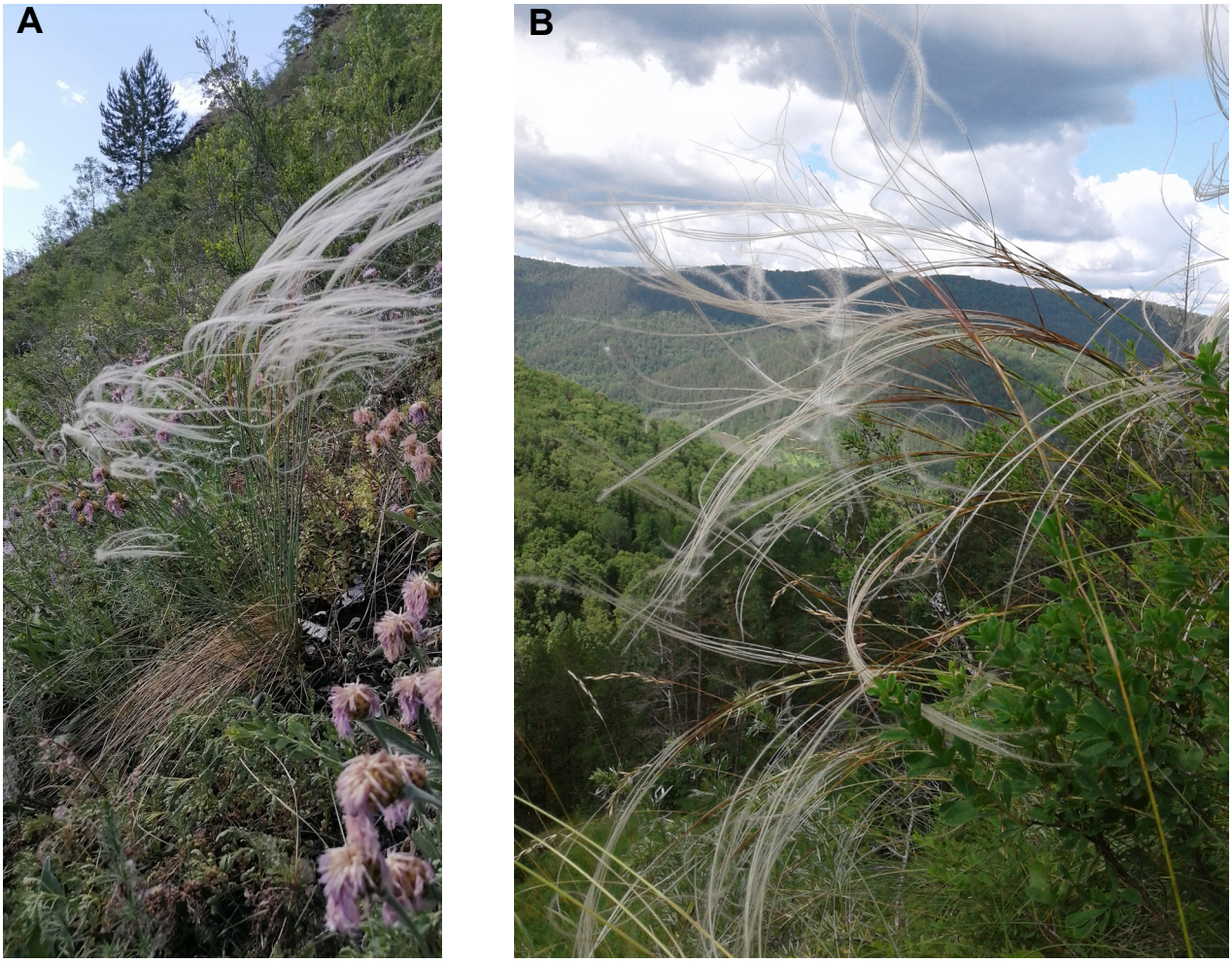


Рис. 1. Общий вид *S. pennata* в ценопопуляциях Малый Ямантау (**A**) и Башкирская скала (**B**).

отмечались 2015 г. и 2017 г. Относительно теплым и сухим выдался сезон 2016 г., наименее теплым – 2017 г. Май 2021 г. был жарким и сухим, при этом осадки отсутствовали на протяжении всего периода вегетации. Наибольшее число дней с заморозком в течение вегетационного периода отмечено в 2017 г., наименьшее – в 2015 г. и 2021 г.

Изучение морфометрии в природных условиях проводилось согласно методу В.Н. Голубева (1962) на 25 средневозрастных особях в каждой ценопопуляции *S. pennata*. Наблюдения и измерения выполнялись ежегодно в фазе завершающегося цветения, в период достижения остями соцветий максимальной длины и хорошо различимой перистости. Наступление цветения наблюдалось в конце мая – начале июня. Для оценки влияния метеорологических показателей года и эдафических условий экотопа ценопопуляции на морфометрические параметры *S. pennata* применялся двухфакторный дисперсионный анализ. Дополнительным инструментом для выявления прямой взаимосвязи между параметрами растений и погодными условиями был выбран корреляционный анализ. Для малых выборок совместно применены линейный коэффициент корреляции Пирсона ($r_{x, y}$) и ранговый коэффициент корреляции Спирмена, реализованный в пакете программ Microsoft Excel 2016.

Характеристика онтогенетических состояний ковыля перистого приведена в онтогенетическом атласе (Серикова и др., 2013). Анализ онтогенетической структуры выполнен по общеизвестной методике (Заугольнова и др., 1988). В ходе работы определялись ведущие популяционные характеристики: общая плотность особей, возрастной состав. Согласно стандартным критериям, учитывались следующие возрастные состояния: проростки (p), ювенильные (j), имматурные (im), виргинильные (v), молодые генеративные (g_1), средние генеративные (g_2). Для характеристики онтогенетической структуры ценопопуляций были установлены такие демографические показатели,

Табл. 1. Даты наступления фенологических стадий для *S. pennata* в ценопопуляциях Южно-Уральского заповедника (Горичев, 2015–2021). M – средняя многолетняя фенодата, m – ошибка средней.

	Фенофазы					Метеопоказатели			
Годы	Колошение	Цветение	Начало плодоношения	Зрелые зерновки	Осыпание зерновок	Сумма среднесуточных температур за май, °С	Число дней с осадками	Сумма осадков за май, мм	Число дней с заморозком
2015	29.05	03.06	10.06	17.06	25.06	399.5	68	84.6	2
2016	07.05	02.05	27.05	01.06	17.06	407.4	55	23.5	6
2017	09.06	15.06	24.06	30.06	05.07	309.6	70	68.9	8
2018	05.06	08.06	1505	28.06	03.07	328.7	77	38.0	7
2021	03.05	11.5	19.05	25.05	30.06	525.5	26	11.0	2
M	**23.05**	**30.05**	**06.06**	**14.06**	**21.06**	**394.14**	**15.6**	**45.2**	**5**
m	**4.71**	**3.06**	**3.05**	**5.28**	**5.33**	**38.00**	**3.3**	**13.79**	1.26

как индекс восстановления (Iв) (Жукова, 1995), индекс старения (Iс) (Глотов, 1998). Для оценки состояния ЦП применялся критерий «дельта-омега» Л.А. Животовского (2001). При изучении динамики возрастных состояний в каждой ценопопуляции ежегодно в случайном порядке закладывалось 30 площадок, где на 1 м^2 подсчитывали число особей всех возрастных групп.

Результаты и обсуждение

В синтаксономическом отношении исследуемые ценопопуляции произрастают в ассоциации остепненных сосновых лесов с подлеском из степных кустарников **Ceraso fruticis – Pinetum sylvestris** Solomeshch et al. 2002 союза ***C*aragano fruticis – Pinion sylvestris** Solomeshch et al. 2002 класса **Brachypodio pinnatae – Betuletea pendulae** Ermakov, Korolyuk et Lashchinsky 1991, приуроченных к крутым обрывистым склонам южных экспозиций вдоль долин рек, сложенных известняками и доломитами на высотах 400–600 м н.у.м. (Мартыненко и др., 2008). Сообщества формируются на щебнистых дерновых перегнойно-карбонатных горно-лесных слаборазвитых почвах. Подробная ботаническая характеристика сообществ ценопопуляций приведена нами в работе, опубликованной ранее (Юсупова и Абрамова, 2016).

Дисперсионный анализ влияния комплекса условий экотопов (положения в мезорельефе, высоты над уровнем моря, эдафических факторов) и погодных условий вегетационного периода, а также их совместного воздействия на морфометрические параметры растений *S. pennata* показал, что характеристики экотопа в большей степени влияют на линейные параметры растений: длину язычка листа генеративного побега, длину язычка интравагинального листа, длину метелки, длину голой скрученной части ости (32.44–83.53%) (Табл. 2). Относительно количественных признаков воздействие фактора экотопа выражено для числа остей в соцветии (26.76%). Влияние погодного фактора в значительной степени свойственно показателям высоты генеративного побега с метелкой (44.12%) и длины 2-го интравагинального листа (41.70%). Дисперсионный анализ позволил установить зависимость параметров растений ковыля перистого прежде всего от эдафических условий экотопа. ЦП-1 занимает открытые крутые, почти отвесные береговые скалы южной экспозиции, обращенные к р. М. Инзер, покрытые разреженной петрофитной растительностью. ЦП-2 располагается на южном склоне крутого увала, реже скалистых склонах, обращенных к долине ручья, в окружении соснового бора с примесью широколиственных пород. Противоположный склон долины занимает темнохвойный лес. Данный экотоп отличается более влажным воздухом, аккумулирующимся в узкой сырой долине ручья, а также густым кустарниковым пологом.

Совместное воздействие обоих указанных факторов в слабой степени выражено для высоты растений (29.09%). Максимальными значениями средних по многим из параметров характеризуется ЦП-2, расположенная на затененном участке с относительно высоким проективным покрытием трав и зарослей степных кустарников. Растения данной ценопопуляции обладают наибольшими габитуальными параметрами. Вероятно, причиной тому служит плотная сомкнутость степных кустарников, среди которых произрастает ко-

Табл. 2. Оценка влияния комплекса экологических факторов на морфометрические параметры растений *S. pennata* в ценопопуляциях ЮУГПЗ: A – погодные условия года вегетации; B – условия экотопа ценопопуляции; AB – совместное воздействие этих факторов. Жирным шрифтом выделены максимальные значения параметров; курсивом выделены минимальные значения. «*» – влияние фактора достоверно при уровне значимости $p < 0.001$; «**» – влияние фактора достоверно при уровне значимости $p < 0.01$; «***» – влияние фактора достоверно при уровне значимости $p < 0.05$.

Параметры	Генеральные средние по годам									
	A	B	AB	2015	2016	2017	2018	2021	ЦП-1	ЦП-2
Число генеративных побегов, шт.	17.29**	9.64	8.11	6.10	6.36	**12.08**	*4.56*	9.44	**8.64**	6.76
Число вегетативных побегов, шт.	4.25	19.40	11.45	20.10	20.42	*18.26*	**25.66**	22.98	**24.82**	18.14
Высота генеративного побега с метелкой, см	**44.12****	3.49	**29.09****	81.15	81.37	**89.89**	88.66	*71.07*	83.73	**85.53**
Длина вегетативного побега с интравагинальным листом, см	23.57**	4.19	16.64**	41.76	42.33	*31.02*	**51.49**	39.33	40.09	**42.29**
Длина метелки (соцветия), см	7.92	40.31*	8.03	43.09	**43.41**	41.61	43.21	*39.95*	40.31	**44.21**
Число остей в соцветии, шт.	8.25	26.76**	3.43	**8.02**	7.86	7.66	6.78	*7.44*	**8.01**	7.09
Длина наибольшей ости, см	5.18	9.56	2.94	33.61	34.11	32.73	**36.00**	*32.09*	32.72	**34.69**
Длина голой скрученной части ости, см	10.33	**57.85***	15.09	*6.33*	6.37	7.87	**8.01**	6.67	**8.38**	5.72
Длина волосков перистой части ости, см	3.98	1.09	3.11	0.46	0.46	0.44	*0.41*	**0.48**	0.45	0.45
Длина нижней цветковой чешуи, см	6.07	1.40	6.12	1.72	1.76	**1.82**	*1.67*	1.68	1.65	**1.73**
Длина колосковой чешуи, см	1.04	3.73	2.70	5.22	5.24	*5.09*	5.23	**5.27**	4.94	**5.48**
Длина листа генеративного побега, см	16.30*	18.66*	10.60*	**10.81**	6.63	6.23	7.34	*5.26*	6.22	**8.29**
Ширина листа генеративного побега, см	12.49**	4.26	13.41**	*0.17*	0.22	0.19	0.19	**0.24**	0.20	**0.21**
Длина 2-го интравагинального листа, см	**41.70****	3.45	18.41**	19.76	20.02	32.27	**44.33**	*17.98*	25.91	**27.83**
Ширина 2-го вдоль сложенного интравагинального листа, см	16.89*	**83.53***	17.43*	0.16	0.17	**0.21**	0.16	0.16	0.12	**0.22**
Диаметр соломины генеративного побега, см	8.70	3.41	9.81	**0.25**	**0.25**	0.24	*0.20*	0.24	0.23	**0.24**
Длина язычка листа генеративного побега, см	10.61*	32.44*	13.86*	**0.28**	**0.28**	0.20	0.20	0.22	0.20	0.27
Длина язычка интравагинального листа, см	9.26	32.58**	3.86	**0.17**	**0.17**	0.14	*0.11*	0.14	0.12	**0.17**
Количество узлов на генеративном побеге, шт.	1.60	1.12	1.19	2.16	2.20	**2.22**	2.14	*2.12*	2.16	**2.17**
Длина кисточки интравагинального листа, см	2.97	1.11	1.18	**0.22**	0.20	0.21	0.21	*0.20*	0.21	0.21

выль. Для эффективного усиления репродукции растения увеличивают габитус и укрупняют метелки, используя собственные ресурсы и более благоприятные эдафические условия, чем в ЦП-1. Возможно также, что *Stipa pennata* в ЦП-2 адаптируются к условиям произрастания среди разросшихся кустарников путем увеличения листовой пластинки генеративного и вегетативного побегов для более эффективного фотосинтеза. В ЦП-1 растения превалируют в количестве побегов генеративной и вегетативной сфер. Образованию плотных дерновин с повышенным числом побегов способствуют условия открытого каменистого обветриваемого склона с интенсивной солнечной радиацией; таким образом происходит адаптация растений к сухим условиям произрастания.

Как показали исследования, погодные условия, в частности термический режим и атмосферные осадки, влияют на фенологические ритмы растений. Так, цветение растений в ЮУГПЗ в 2016 и 2021 гг. наступило раньше обычного срока (Табл. 1). Воздействие погодных условий на морфометрические параметры можно оценить, сравнивая показатели растений по годам с количеством поступившего тепла (термических ресурсов) и суммой выпавших осадков методом корреляционного анализа (Рис. 2). Коэффициенты Пирсона и Спирмена рассчитывались для параметров растений, наиболее подверженных влиянию погодных условий по данным дисперсионного анализа: высоты генеративного побега и длины 2-го интравагинального листа.

Значение коэффициента корреляции Пирсона между высотой генеративного побега и количеством выпавших осадков составило 0.53, что соответствует средней тесноте связи. Данный показатель является статистически не значимым ($t_р < t_{крит.}$). Между суммой температур и параметрами растений прослеживается отрицательная корреляция с широким доверительным интервалом от−0.98 до 0.38 для длины интравагинального листа и от −0.97 до −0.99 для высоты побега. Однако критерий Спирмена отображает положительную заметную и высокую корреляцию между параметрами и погодными факторами (0.42–0.95) (Табл. 3). Корреляционная связь между морфометрическим параметрами растений и суммой осадков является статистически значимой ($t_р > t_{крит.}$).

Положительная корреляция линейных параметров растений и суммы осадков связана с дефицитом влаги, возникающим по причине того, что большая часть выпадающих осадков в условиях скалистых склонов стекает и испаряется, не достигая корней. Результаты наших исследований подтверждают данный тезис. Наибольшие значения по 5–6 из 20 проанализированных параметров выявлены в 2015, 2017 и 2018 гг., которые отличались дождливым, но относительно теплым весенним периодом во время цветения растений. Минимальные значения факториальных средних

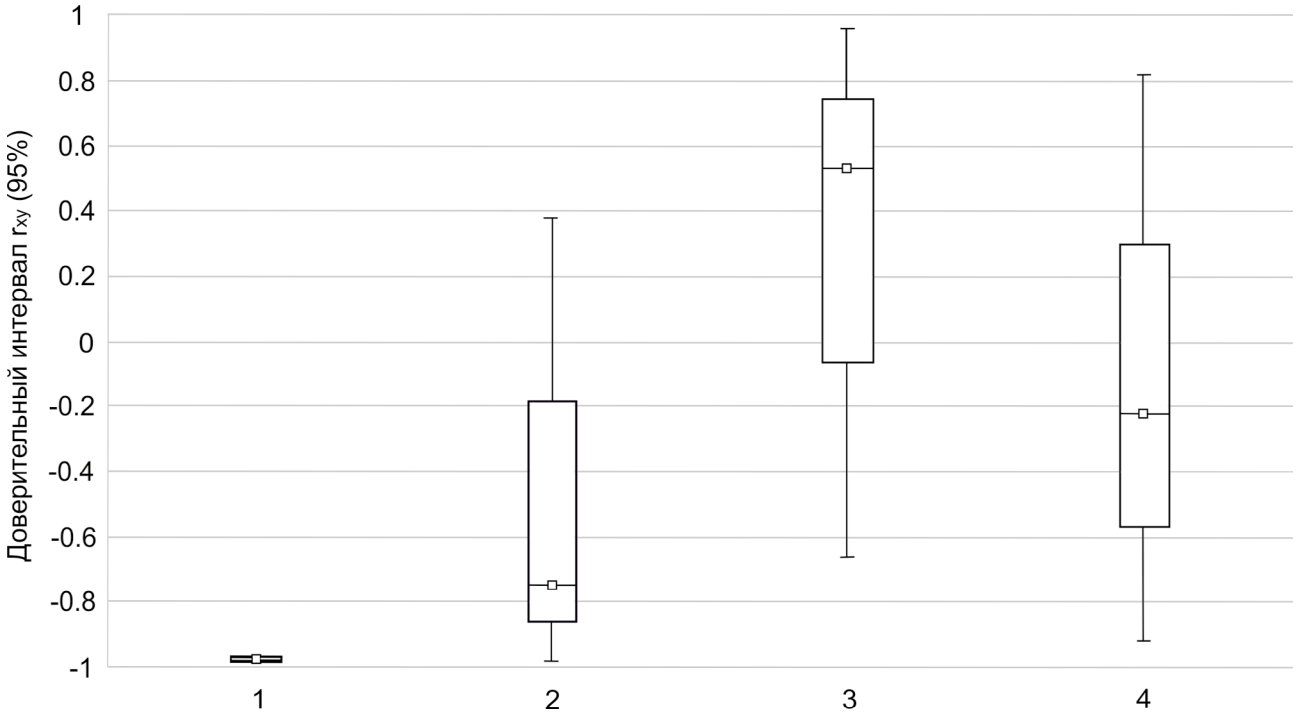


Рис. 2. Корреляционная связь факторов погоды и параметров растений по Пирсону: 1 – зависимость высоты генеративного побега от суммы температур; 2 – зависимость длины 2-го интравагинального листа от суммы температур; 3 – зависимость высоты генеративного побега от суммы выпавших осадков; 4 – зависимость длины 2-го интравагинального листа от суммы выпавших осадков.

Табл. 3. Показатели корреляции по Пирсону и Спирмену для учитываемых факторов и параметров: $r_{x,y}$ – линейный коэффициент корреляции Пирсона; r_s – ранговый коэффициент корреляции Спирмена; n – выборка; z – критерий Фишера; se_z – стандартная ошибка z; c_y – квантиль стандартного нормального распределения; z_l – нижняя граница z; z_u – верхняя граница z; r_l – нижняя граница r; r_u – верхняя граница r; t_p – значение t-критерия Стьюдента при p = 0.05 для коэффициента Пирсона; t_s – значение t-критерия Стьюдента при p = 0.05 для коэффициента Спирмена.

Показатели	Сумма среднесуточных температур воздуха, °C		Сумма осадков, мм	
	Высота генеративного побега	Длина 2-го интравагинального листа	Высота генеративного побега	Длина 2-го интравагинального листа
$r_{x,y}$	−0.99	−0.75	0.53	−0.22
t_p	−17.28	−1.99	1.08	−0.39
r_s	**0.42**	**0.64**	**0.95**	**0.94**
t_s	0.80	1.44	**5.49**	**4.68**
n	5	5	5	5
z	−3.44	−0.98	0.59	−0.22
se_z	0.71	0.71	0.71	0.71
c_y	1.96	1.96	1.96	1.96
z_l	−4.83	−2.37	−0.79	−1.61
z_u	−2.06	0.40	1.98	1.16
r_l	−0.99	−0.98	−0.67	−0.92
r_u	−0.97	0.38	0.96	0.82

Табл. 4. Усредненная онтогенетическая структура и демографические показатели ЦП *S. pennata*.

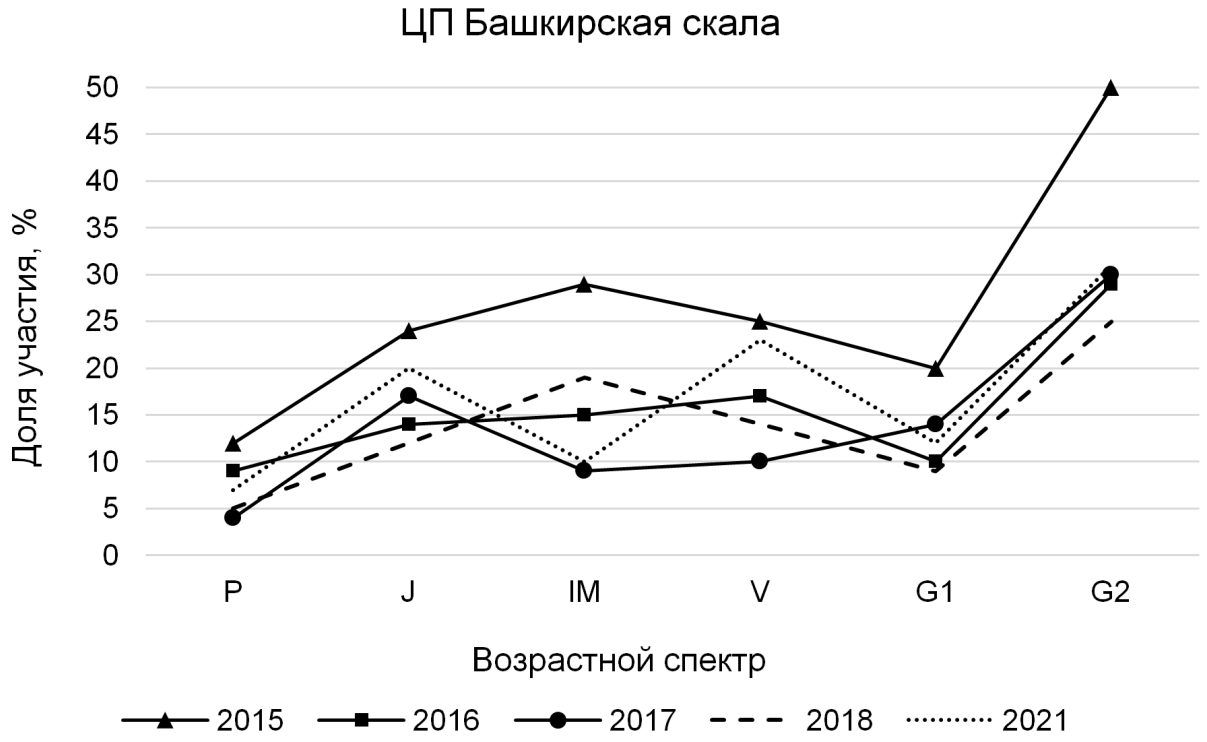
№ ЦП	Плотность, экз./м^2	Онтогенетическое состояние, %						Демографические показатели				
		p	j	im	v	g_1	g_2	Δ	ω	Тип ЦП	$I_в$	$I_{ст}$
1	6.4	7.4	17.4	16.4	17.8	13	33	0.22	0.52	Молодая	2.58	0.00
2	4.1	12.2	13	11.6	15.8	16	24	0.21	0.51	Молодая	2.46	0.00

по 6 параметрам наблюдались в 2021 г. с самыми засушливыми погодными условиями; высота растений и длина соцветий в этом сезоне были заметно меньше по сравнению с остальными годами. Таким образом, можно заключить, что количество выпавших осадков и сопутствующий термический режим оказывают прямое воздействие на рассматриваемые показатели растений, тем самым ускоряя или замедляя их фенологическое развитие. В засушливые годы растения ускоряют рост и развитие, сокращая при этом габитуальные параметры, и напротив, в дождливый период растения замедляют фенологические ритмы, сохраняя оптимальные пропорции.

Полный онтогенез растения – это закономерная последовательность всех этапов развития одного поколения или ряда поколений особей (бионтов) от возникновения диаспоры до естественной смерти в результате старения. Каждый бионт имеет свой частный онтогенез (Жукова, 1983). Анализ онтогенетической структуры растений дает представление о ступенях развития популяции в определенный отрезок времени. Сведения об онтогенетической структуре и демографических показателях изученных популяций ковыля представлены в Табл. 4.

Общая плотность в ЦП *S. pennata* варьирует от 4.1 до 6.4 экз./м^2. Уровень плотности растений в ЦП-1 свидетельствует о более благоприятных условиях произрастания ковыля перистого, чем в ЦП-2, где проявляется высокий уровень межвидовой конкуренции. Возможно, на состоянии ЦП-1 также положительно сказывается отсутствие степных кустарников.

По классификации А.А. Уранова и О.В. Смирновой (1969), изученные нами ЦП *S. pennata* отно-



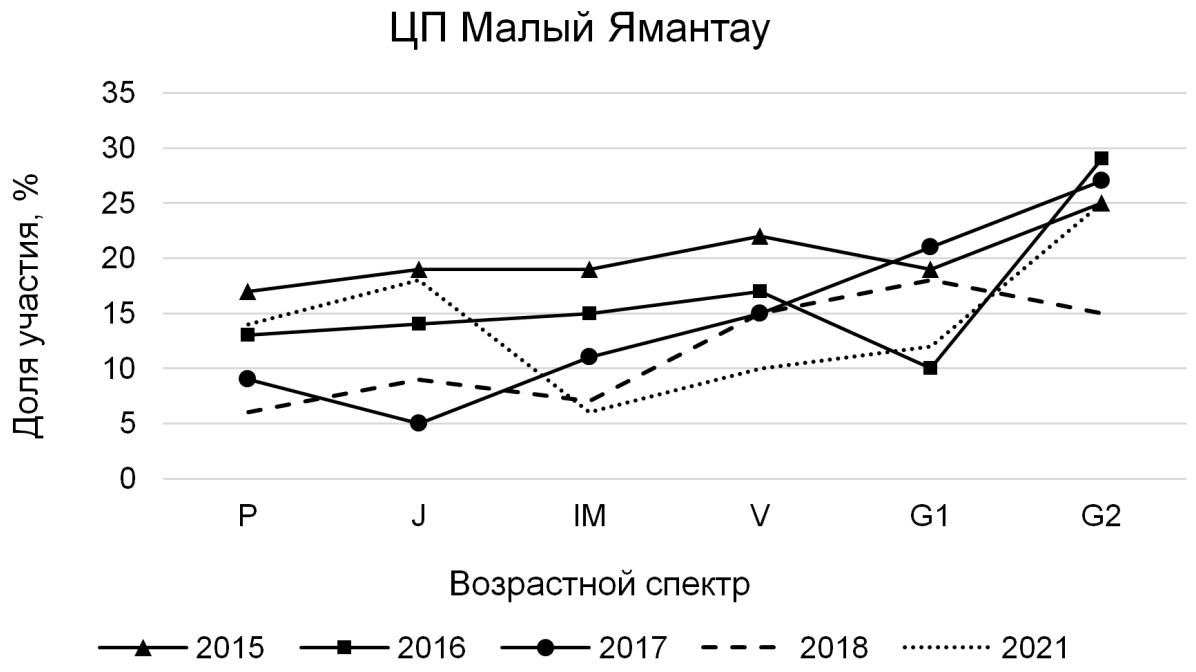


Рис. 3. Онтогенетический спектр в ценопопуляциях *S. pennata.*

сятся к нормальным неполночленным. В спектрах представлены растения большинства возрастных состояний, кроме старых генеративных и сенильных экземпляров (Рис. 3). Возрастная структура ЦП имеет правосторонний одновершинный тип спектра с преобладанием средневозрастных растений (29–50%). Ковыль перистый возобновляется семенным путем, следовательно, самоподдержание ценопопуляций осуществляется за счет генеративных растений. В ЦП-2 доля проростков почти в 2 раза выше, чем в в ЦП-1. Относительно высокое проективное покрытие трав и кустарников создает полог, за счет которого на почве дольше задерживается влага и отмечается затенение, что благоприятствует появлению всходов.

Наибольших показателей онтогенетические состояния растений достигли в 2015 г. с теплым дождливым весенним периодом.

Среди демографических показателей оценка возрастности Δ (дельта) и эффективности ω (омега) показала, что молодыми являются обе ценопопуляции (Δ = 0.21–0.22; ω = 0.51–0.52). Индекс восстановления колеблется от 2.46 до 2.58, что свидетельствует о хорошем пополнении молодыми особями и преобладании прегенеративной фракции. Индекс старения равен нулю. Вероятно, это связано с молодым возрастом ценопопуляций или с интенсивным отмиранием особей в старом генеративном состоянии.

Растительные сообщества, в состав которых входит *S. pennata*, представляют собой переходный тип растительности: каменистые степи – настоящие степи – луговые степи – заросли степных кустарников. Щебнистость и сухость субстрата, эрозия скелетных почв, своеобразный микроклимат создают неблагоприятные условия для произрастания деревьев и способствуют поддержанию каменистых степей, в результате чего увеличивается конкурентоспособность петрофитно-степных группировок. По всему периметру обследуемых скал ценотически ковыли встречаются преимущественно в настоящих степях и редко выполняют роль доминантов и эдификаторов сообществ, как в степях Ильменского заповедника или в типичных ковыльных степях, к примеру, Саратовской и Курской областей (Золотарева, 2000; Золотухин и др., 2017; Полянская и Сулейманова, 2019; Филатова, 2010). К тому же происходит процесс зарастания настоящих степей на пологих склонах конкурентоспособными травами и степными кустарниками по причине скопления мелкозема на данных участках. Как отмечалось многими авторами, присутствие кустарников в сообществах служит индикатором увеличения мощности слоя мелкозема и улучшения влагоснабжения почв (Ромахина, 1965; Сочава, 1945). По мнению П.Л. Горчаковского (1969, 2000), появление ковылей в островных горных степях Южного Урала связано с термическим максимумом второй половины среднего голоцена, что привело к инвазии и доминированию в фитоценозах степных растений, имеющих широкий ареал в степях Евразии. За счет образования плотных дерновин на слаборазвитых маломощных почвах ковыль перистый выдерживает конкуренцию со стороны вегетативно подвижных видов.

Заключение

Ковыль перистый крайне редко встречается на территории Южно-Уральского заповедника. В условиях лесных ландшафтов растения *Stipa pennata* селятся на скалистых и крутых склонах с маломощными слаборазвитыми почвами, занимаемых петрофитно-степными группировками.

В настоящее время выявлены всего два местообитания вида. Мезоклиматические условия экотопов, занимаемых *S. pennata,* максимально приближены к условиям степной зоны. В двух исследованных ценопопуляциях *S. pennata* фенотипические показатели растений имеют сходные значения с небольшим расхождением по габитуальным и количественным параметрам. Растения ЦП-2 выше и крупнее, что отражает более благоприятные эдафические условия. Растения ЦП-1 в условиях более сухого экотопа отличаются повышенным числом генеративных и вегетативных побегов. Возможно, за счет дерновин растения обеспечивают свою высокую конкурентоспособность с вегетативно подвижными видами. Дисперсионный анализ динамики параметров растений за 5 лет свидетельствует о высокой взаимосвязи состояния ценопопуляций и условий экотопа, прежде всего эдафических. В меньшей степени проявляется взаимосвязь отдельных параметров растений с погодными условиями. Дополнительный корреляционный анализ среди метеофакторов выявил зависимость линейных параметров растений в ценопопуляциях от количества поступающих атмосферных осадков. Чем засушливее вегетационный период, тем меньше учитываемые параметры растений и тем раньше отмечается их цветение, что подтверждается разногодичными наблюдениями. Напротив, наибольших значений морфометрические параметры растений достигают в дождливые периоды со смещением сроков цветения на более позднее время.

Плотность и возрастной спектр растений отражают довольно высокие популяционные показатели ковыля перистого в обеих ценопопуляциях. Высокая встречаемость всходов и молодых вегетативных растений в обеих ЦП обеспечивает их самоподдержание на хорошем уровне. Низкая

доля старых генеративных и сенильных растений подтверждает молодое возрастное состояние ценопопуляций. ЦП-2 имеет более высокие показатели прорастания и всхожести семян, что говорит о более благоприятных эдафических условиях экотопа. В ЦП-1 наблюдается высокая плотность особей (без учета проростков). Ксероморфные черты строения ковылей как типично степных видов, в особенности их узкие, вдоль сложенные вегетативные листья способствуют снижению транспирации в условиях хорошо прогреваемого склона в период активной вегетации. За счет высокого уровня адаптации растений к контрастным условиям, имеющим место на скалах, ковыль перистый выдерживает экстремальные мезоклиматические и эдафические условия данных экотопов.

Таким образом, на основе проведенного анализа фенотипических и демографических показателей *S. pennata* за 5-летний период можно констатировать, что изученные ценопопуляции являются молодыми, а условия экотопов, занимаемых ими, благоприятны для произрастания вида.

Однако в целом состояние *S. pennata* на территории заповедника можно оценить как критическое. Ценопопуляции вида малочисленны, разрозненны (изоляты), разделены значительными расстояниями; кроме того, они занимают узкий спектр экотопов. Это экстремально сухие и теплые экотопы – скалистые склоны с разреженной петрофитной растительностью. По мере зарастания кустарниками состояние ЦП неуклонно ухудшается.

Финансирование

Работа выполнена по теме ЮУГПЗ «Летопись природы» в рамках государственного задания на 2022 г. № 051-00084-22-00 и по теме ЮУБСИ УФИЦ РАН «Биоразнообразие природных систем и растительные ресурсы России: оценка состояния и мониторинг динамики, проблемы сохранения, воспроизводства, увеличения и рационального использования» в рамках государственного задания на 2022 г. УФИЦ РАН №075-03-2022-001.

ORCID

О.В. Юсупова 0000-0001-7202-2944
Л.М. Абрамова 0000-0002-3196-2080

Список литературы

Глотов, Н.В., 1998. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений. *Жизнь популяций в гетерогенной среде* **1**, 146–149.

Голубев, В.Н., 1962. Основы биоморфологии травянистых растений центральной лесостепи. Издательство Воронежского университета, Воронеж, СССР, 511 с.

Горичев, Ю.П., 2008. Общая характеристика природного комплекса. В: Миркин, Б.М. (ред.), *Флора и растительность Южно-Уральского государственного природного заповедника*. Гилем, Уфа, Россия, 11–70.

Горичев, Ю.П., 2016. Район широколиственно-темнохвойных лесов Южного Урала. *Материалы II Всероссийской научно-практической конференции «Актуальные вопросы современного естествознания Южного Урала»*. Челябинск, Россия, 23–31.

Горичев, Ю.П., 2015–2021. Метеорологическая характеристика сезонов года. В: Горичев, Ю.П. (ред.), *Летопись природы Южно-Уральского государственного природного заповедника.* Белорецкая типография, Белорецк, Россия, 30–34.

Горчаковский, П.Л., 1969. Основные проблемы исторической фитогеографии Урала. УФАН СССР, Свердловск, СССР, 285 с.

Горчаковский, П.Л., 2000. Каменистые степи: особенности, происхождение и синтаксономческий статус. *Материалы международного симпозиума «Степи Евразии»*. Оренбург, Россия, 61–62.

Животовский, Л.А., 2001. Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация популяций. *Экология* **1**, 3–7.

Жукова, Л.А., 1983. Онтогенез и циклы воспроизведения растений. *Журнал общей биологии* **3**, 361–373.

Жукова, Л.А., 1995. Популяционная жизнь луговых растений. Ланар, Йошкар-Ола, Россия, 224 с.

Заугольнова, Л.Б., Жукова, А.А., Комаров, А.С., Смирнова, О.В., 1988. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). Наука, Москва, СССР, 184 с.

Золотарева, Н.В., 2000. О степных сообществах Ильменского заповедника. *Материалы конференции «Современные проблемы ботанической географии, картографии, геоботаники, экологии».* Санкт-Петербург, Россия, 141–143.

Золотухин, Н.И., Золотухина, И.Б., Филатова, Т.Д., Рыжков, О.В., Полуянов, А.В., Золотухин, А.Н., Дорофеева, П.А., 2017. Численность, проективное покрытие перистых ковылей и

некоторые характеристики луговых степей Центрально-Черноземного заповедника. Мечта, Курск, Россия, 108 с.

Красная книга Российской Федерации (растения и грибы), 2008. Товарищество научных изданий КМК, Москва, Россия, 856 с.

Красная книга Республики Башкортостан. Растения и грибы, 2021. Студия онлайн, Москва, Россия, 392 с.

Красная книга Челябинской области. Животные, растения, грибы, 2017. Реарт, Москва, Россия, 504 с.

Кучеров, Е.В., Мулдашев, А.А., Галеева, А.Х., 1987. Охрана редких видов растений на Южном Урале. Наука, Москва, СССР, 204 с.

Ломоносова, М.Н., 1990. Ковыль. В: Малышев, Л.И. (ред.), *Флора Сибири. Т. 2.* Наука (Сибирское отделение), Новосибирск, СССР, 222–229.

Мартыненко, В.Б., Широких, П.С., Мулдашев, А.А., 2008. Синтаксономия лесной растительности. В: Миркин, Б.М. (ред.), *Флора и растительность Южно-Уральского государственного природного заповедника*. Гилем, Уфа, Россия, 189–192.

Определитель высших растений Башкирской АССР, 1988. В: Кучеров, Е.В., Мулдашев, А.А. (ред.). Наука, Москва, СССР, 316 с.

Полянская, Т.А., Сулейманова, Г.Ф., 2019. Экологическая характеристика местообитаний ковыля перистого (*Stipa pennata* L.) в разных частях ареала. *Известия Саратовского университета* **19**, 112–119.

Ромахина, Н.П, 1965. О сезонной динамике горностепных растительных сообществ хр. Ирендык (Южный Урал). *Материалы конференции «География и динамика растительного покрова».* Свердловск, СССР, 33–49.

Серикова, В.И., Лепешкина, Л.А., Воронин, А.А., Кузнецов, Б.И., 2013. Онтогенез ковыля перистого (*Stipa pennata* L.). В: Жукова, Л.А. (ред.), *Онтогенетический атлас растений*. Марийский государственный университет, Йошкар-Ола, Россия, 260–264.

Сочава, В.Б., 1945. Фрагменты горной степи на Среднем Урале. *Современная ботаника* **13**, 28–37.

Тимофеев-Ресовский, Н.В., Яблоков, А.В., Глотов, Н.В., 1973. Очерк учения о популяции. Наука, Москва, СССР, 278 с.

Уранов, А.А., Смирнова, О.В., 1969. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений. *Бюллютень МОИП* **79**, 119–135.

Филатова, Т.Д., 2010. Роль ковыля перистого в аспектах Стрелецкой степи. *Материалы конференции «Проблемы изучения и восстановления ландшафтов лесостепной зоны»*. Тула, Россия, 219–224.

Юсупова, О.В., Абрамова, Л.М., 2016. К характеристике некоторых редких степных растений на территории Южно-Уральского государственного природного заповедника. *Вестник Академии Наук Республики Башкортостан* **21**, 5–9.

Funding

The work has been carried out within the State Task for South Ural State Nature Reserve, no. 051-00084-22-00 (“Chronicle of Nature”), and the State Task for South-Ural Botanical Garden-Institute, Ufa Federal Research Center, no. 075-03-2022-001 (“Biodiversity of Natural Systems and Plant Resources of Russia: Assessment of the State and Monitoring of Dynamics, Problems of Conservation, Reproduction, Increase and Rational Use”.

References

Glotov, N.V., 1998. Ob otsenke parametrov vozrastnoj struktury populyacij rastenij [On the assessment of the parameters of the age structure of plant populations]. *Zhizn’ populyacij v geterogennoj srede [Life of populations in a heterogeneous environment]* **1**, 146–149. (In Russian).

Golubev, V.N., 1962. Osnovy biomorphologii travyanistykh rastenij central’noj lesostepi [Fundamentals of biomorphology of herbaceous plants of the central forest-steppe]. Publishing House of Voronezh Universitety, Voronezh, USSR, 511 p. (In Russian).

Gorichev, Yu.P., 2008. Rajon shirokolistvenno-temnohvojnykh lesov Yuzhnogo Urala [Area

of broad-leaved-dark-coniferous forests of the Southern Urals]. *Materialy II Vserossijskoj nauchno-prakticheskoj konferentsii "Aktual'nye voprosy sovremennogo estestvoznaniya Yuzhnogo Urala" [Matherials of the 2nd All-Russian scientific and practical conference "Actual issues of contemporary natural science in the Southern Urals"].* Chelyabinsk, Russia, 23–31. (In Russian).

Gorichev, Yu.P., 2016. Obshchaya kharakteristika prirodnogo kompleksa [General characteristics of the natural complex]. In: Mirkin, B.M. (ed.), *Flora i rastitel'nost' Yuzhno-Ural'skogo gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika [Flora and vegetation of the South Ural State Nature Reserve].* Gilem, Ufa, Russia, 11–70. (In Russian).

Gorichev, Yu.P., 2015–2021. Meteorologicheskaya kharakteristika sezonov goda [Meteorological characteristics of the seasons of the year]. In: Gorichev, Yu.P. (ed.), *Letopis' prirody Yuzhno-Ural'skogo gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika [Annals of nature of the South Ural State Nature Reserve].* Beloretsk typography, Beloretsk, Russia, 30–34. (In Russian).

Gorchakovsky, P.L., 1969. Osnovnye problemy istoricheskoj fitogeografii Urala [The main problems of the historical phytogeography of the Urals]. Ural Branch of USSR Academy of Sciences, Sverdlovsk, USSR, 285 p. (In Russian).

Gorchakovsky, P.L., 2000. Kamenistye stepi: osobennosti, proiskhozhdenie i sintaksonomcheskij status [Stony steppes: features, origin and syntaxonomic status]. *Materialy mezhdunarodnogo simpoziuma 'Step Evrazii' [Materials of the international symposium "Steppes of Eurasia"].* Orenburg, Russia, 61–62 p. (In Russian).

Filatova, T.D., 2010. Rol' kovylya peristogo v aspektakh Streletskoj stepi [The role of European feather grass in aspects of the Strelcy steppe]. *Materialy konferentsii "Problemy izucheniya i vosstanovleniya landshaftov lesostepnoj zony" [Materials of the conference "Problems of studying and restoring landscapes of the forest-steppe zone"].* Tula, Russia, 219–224. (In Russian).

Krasnaya Kniga Rossiiskoi Federatsii (rasteniya i griby) [Red Data Book of the Russian Federation (plants and fungi)], 2008. KMC Scientific Publishing House, Moscow, Russia, 856 p. (In Russian).

Krasnaya Kniga Respubliki Bashkortostan. Rasteniya i griby [Red Data Book of the Republic of Bashkortostan. Plants and fungi], 2021. Studiya Online, Moscow, Russia, 392 p. (In Russian).

Krasnaya Kniga Chelyabinskoj oblasti. Zhivotnye, rasteniya, griby [Red Data Book of the Chelyabinsk Region. Animals, plants, fungi], 2017. Reart, Moscow, Russia, 504 p. (In Russian).

Kucherov, E.V., Muldashev, A.A., Galeeva, A.Kh., 1987. Okhrana redkikh vidov rastenij na Yuzhnom Urale [Protection of rare plant species in the Southern Urals]. Nauka, Moscow, USSR, 204 p. (In Russian).

Lomonosova, M.N., 1990. Kovyl' [European feather grass]. In: Malyshev, L.I. (ed.) *Flora Sibiri. T. 2 [Siberian flora. V. 2].* Novosibirsk, USSR, 222–229. (In Russian).

Martynenko, V.B., Shirokikh, P.S., Muldashev, A.A., 2008. Sintaksonomiya lesnoj rastitel'nosti [Syntaxonomy of forest vegetation]. In: Mirkin, B.M. (ed.), *Flora i rastitel'nost' Yuzhno-Ural'skogo gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika [Flora and vegetation of the South Ural State Nature Reserve].* Gilem, Ufa, Russia, 189–192. (In Russian).

Opredelitel' vysshikh rastenij Bashkirskoj ASSR [Taxonomic key of higher plants of the Bashkir ASSR], 1988. In: Kucherov, E.V., Muldashev, A.A. (eds.). Nauka, Moscow, USSR, 316 p. (In Russian).

Polyanskaya, T.A., Suleimanova, G.F., 2019. Ekologicheskaya kharakteristika mestoobitanij kovylya peristogo (*Stipa pennata* L.) v raznykh chastyakh areala [Ecological characteristics of the habitats of European feather grass (*Stipa pennata* L.) in different parts of the range]. *Izvestiya Saratovskogo universiteta [Bulletin of the Saratov University]* **19**, 112–119. (In Russian).

Romakhina, N.P., 1965. O sezonnoj dinamike gornostepnykh rastitel'nykh soobshchestv khr. Irendyk (Yuzhnyj Ural) [On the seasonal dynamics of mountain-steppe plant communities in Mt. Irendyk (South Ural)]. *Materialy konferentsii "Geografiya i dinamika rastitel'nogo pokrova" [Materials of the conference* "*Geography and dynamics of vegetation*"*].* Sverdlovsk, USSR, 33–49. (In Russian).

Serikova, V.I., Lepeshkina, L.A., Voronin, A.A., Kuznetsov, B.I., 2013. Ontogenez kovylya peristogo (*Stipa pennata* L.) [Ontogeny of European feather grass (*Stipa pennata* L.)]. In: Zhukova, L.A. (ed.), *Ontogeneticheskij atlas rastenij [Ontogenetic Atlas of Plants].* Mari State University, Yoshkar-Ola, Russia, 260–264. (In Russian).

Sochava, V.B., 1945. Fragmenty gornoj stepi na Srednem Urale [Fragments of the mountain steppe in the Middle Urals]. *Sovremennaya botanika [Contemporary Botany]* **13**, 28–37. (In Russian).

Timofeev-Resovsky, N.V., Yablokov, A.V., Glotov, N.V., 1973. Ocherk ucheniya o populyacii [Outline of the population doctrine]. Nauka, Moscow, USSR, 278 p. (In Russian).

Uranov, A.A., Smirnova, O.V., 1969. Klassifikatsiya i osnovnye osobennosti razvitiya populyatsii odnoletnikh rastenii [Classification and main features of the development of populations of perennial plants]. *Byulleten' MOIP [Bulletin of Moscow Society of Naturalists]* **79**, 119–135. (In Russian).

Yusupova, O.V., Abramova, L.M., 2016. K kharakteristike nekotorykh redkikh stepnykh rastenii na territorii Yuzhno-Ural'skogo gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika [On the characteristics of some rare steppe plants in the territory of the South Ural State Nature Reserve]. *Vestnik Akademii Nauk Respubliki Bashkortostan [Bulletin of the Academy of Sciences of the Republic of Bashkortostan]* **21**, 5–9. (In Russian).

Zaugolnova, L.B., Zhukova, A.A., Komarov, A.S., Smirnova, O.V., 1988. Coenopopulyacii rastenij (Ocherki populyacionnoj biologii) [Coenopopulations of plants (Essays on population biology)]. Nauka, Moscow, USSR, 184 p. (In Russian).

Zhivotovsky, L.A., 2001. Ontogeneticheskoe sostoyanie, effektivnaya plotnost' I klassifikatsia populyatsii [Ontogenetic state, effective population density and classification of populations]. *Ekologiya [Ecology]* **1**, 3–7.

Zhukova, L.A., 1983. Ontogenez i tsikly vosproizvedeniya rastenij [Ontogeny and reproduction cycles of plants]. *Zhurnal obshchej biologii [Journal of General Biology]* **3**, 361–373. (In Russian).

Zhukova, L.A., 1995. Populyacionnaya zhizn' lugovykh rastenij [Population life of meadow plants]. Lanar, Yoshkar-Ola, Russia, 224 p. (In Russian).

Zolotareva, N.V., 2000. O stepnykh soobshchestvakh Il'menskogo zapovednika [On the steppe communities of the Ilmensky Reserve]. *Materialy konferentsii "Sovremennye problemy botanicheskoj geografii, kartografii, geobotaniki, ekologii" [Materials of the conference "Contemporary problems of botanical geography, cartography, geobotany, ecology"].* St. Petesrburg, Russia, 141–143. (In Russian).

Zolotukhin, N.I., Zolotukhina, I.B., Filatova, T.D., Ryzhkov, O.V., Poluyanov, A.V., Zolotukhin, A.N., Dorofeeva, P.A., 2017. Chislennost', proektivnoe pokrytie peristykh kovylej i nekotorye kharakteristiki lugovykh stepej [Adundance, projective cover of European feather grass, and some characteristics of the meadow steppes of the Central Chernozem Reserve]. Mechta, Kursk, Russia, 108 p. (In Russian).