

## ДИНАМИКА СООБЩЕСТВ И ПОПУЛЯЦИЙ ДОМИНИРУЮЩИХ ВИДОВ ЭКСТРАЗОНАЛЬНЫХ СТЕПЕЙ ЮЖНОГО УРАЛА

### *Dynamics of plant communities and populations of dominant species in extra-zonal steppe of the Southern Urals*

Н.В. Золотарева, Е.Н. Подгаевская  
*N.V. Zolotareva, E.N. Podgaevskaya*

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, Россия, [nvp@ipae.uran.ru](mailto:nvp@ipae.uran.ru)

Изучение динамики растительных сообществ представляет значительный интерес на фоне происходящих климатических изменений – в настоящее время накоплено достаточное количество информации, свидетельствующей о возрастании среднегодовой температуры и количества осадков на территории Южного Урала с конца 1960-х годов. Особую ценность для анализа различных форм динамики имеют данные прямых и длительных наблюдений на постоянных пробных площадях в условиях заповедного режима [8], где фактор антропогенного воздействия не вносит искажения в полученные результаты. Удобными объектами для изучения различных аспектов динамики являются фитоценозы, существующие в условиях, близких к экстремальным, когда влияние абиотических факторов проявляется наиболее рельефно [4]. В бореальной зоне Южного Урала к таковым относятся экстразональные степи, сформировавшиеся в экстремальных для древесной растительности почвенно-климатических условиях. В последние десятилетия стало очевидным сокращение площадей степной растительности в пределах бореальной зоны вследствие зарастания степных участков сосной обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) [1; 6].

Цель проведенного исследования – выявление изменений видового состава и структуры экстразональных степей, а также состояния популяций доминирующих в них видов произошедших за последние 15 лет на примере петрофитных степных фитоценозов в пределах Ильменского государственного заповедника.

Район исследования находится на восточном макросклоне Южного Урала, в бореально-лесной зоне на границе с лесостепью. Основной массив горных степей расположен в восточных предгорьях Ильменского хребта – на Демидовских сопках, северные склоны которых покрыты лиственнично-сосновыми и сосново-лиственничными редколесьями с остепненным травяным покровом, а южные и юго-западные – комплексом степных фитоценозов. Наиболее крутые, сухие и прогреваемые верхние части склонов заняты петрофитными степями с доминированием петрофитно-степных и степных видов: *Artemisia commutata* Bess., *A. frigida* Willd., *Centaurea sibirica* L., *Echinops crispus* S.Majorov, *Dianthus acicularis* Fisch. ex Ledeb., *Festuca valesiaca* Gaudin. Именно эти фитоценозы были выбраны нами для проведения фитомониторинга.

В 1999 г., а затем в 2009 и 2014 гг. для каждого из 3 исследованных сообществ составлялось геоботаническое описание, на 24 пробных площадках размером 50×50 см, заложенных рандомизированно, выявлен флористический состав, проективное покрытие (ПП) каждого вида, определен коэффициент участия (КУ) вида в растительном сообществе, который представляет произведение встречаемости на относительное ПП вида [10]. Для снижения субъективности глазомерной оценки ПП при проведении сравнений использовалось относительное ПП вида. Значимость отличий исследованных параметров по годам определялась с помощью *U*-критерия Манна-Уитни. Гомогенность фитоценоза оценивали коэффициентом пестроты сложения [15]. Сходство фитоценозов выявляли коэффициентом Серенсена для качественных данных –  $C_S$  и количественного коэффициента Серенсена –  $C_N$  [9], рассчитанного исходя из КУ видов

В 1999 г. первично, а в 2014 г. повторно во всех 3-х сообществах исследованы ценопопуляции 4 видов, доминирующих в петрофитных степях: *Artemisia frigida*, *Centaurea sibirica*, *Echinops crispus*, *Dianthus acicularis*. Ценопопуляционные исследования выполнены по общепринятым методикам [11; 13; 14]. Выделены возрастные состояния и определен тип возрастного спектра, подсчитаны основные популяционные параметры: плотность (М, число особей на м<sup>2</sup>), индексы возрастности (дельта) [12] и эффективности (омега) [5]. Тип возрастного спектра определяли по классификации «дельта–омега» [5]. При учете численности основной счетной единицей служила особь.

За прошедший период выявлено изменение видового состава всех исследованных фитоценозов, значения  $C_S$  уменьшаются – но при этом остаются высокими (более 0.77). Количественное же соотношение некоторых видов в сообществах существенно изменилось: значения  $C_N$  уменьшаются, и к 2014 г. не превышают 0.55.

Таблица 1 – Краткая характеристика исследованных фитоценозов петрофитных степей Ильменского заповедника

№	Экспозиция, град. / крутизна склона, град., глубина почвы, см	Год	Видовое богатство / видовая насыщенность / гомогенность	Доля видов с низкой / средней и высокой встречаемостью*	Сходство по годам $C_N / C_S$
6	170 / 17 5.9	1999	36 / 10.5 / 0.29	72.2 / 27.8	1999–2009 – 0.59 / 0.90
		2009	33 / 12.6 / 0.38	54.5 / 45.5	2009–2014 – 0.60 / 0.81
		2014	26 / 11.9 / 0.46	42.3 / 57.7	1999–2014 – 0.46 / 0.77
4	195 / 15 7.1	1999	41 / 12.7 / 0.31	68.3 / 31.7	1999–2009 – 0.71 / 0.90
		2009	37 / 15.1 / 0.41	54.1 / 45.9	2009–2014 – 0.50 / 0.84
		2014	32 / 12.4 / 0.39	56.3 / 43.8	1999–2014 – 0.41 / 0.79
7	210 / 23 6.8	1999	37 / 10.0 / 0.27	73 / 27	1999–2009 – 0.60 / 0.89
		2009	33 / 13.3 / 0.40	54.5 / 45.5	2009–2014 – 0.65 / 0.83
		2014	27 / 11.0 / 0.41	55.6 / 44.4	1999–2014 – 0.55 / 0.84

Примечание: \* виды с низкой встречаемостью (I и II класс встречаемости – до 40 %), виды со средней и высокой встречаемостью (III–V класс встречаемости от 40 до 100 %).

В каждом из фитоценозов как в 2009 г., так и в 2014 г. произошла смена одного или двух содоминантов (табл. 2). Однако если в 1999 г. и в 2009 г. содоминантами были характерные виды петрофитных степей, такие как *Alyssum obovatum* (С.А. Mey.) Turcz., *Artemisia commutata*, *A. frigida*, *Centaurea sibirica*, *Echinops crispus*, *Dianthus acicularis*, *Festuca valesiaca*, то в 2014 г. большая часть этих видов утратила доминирующие позиции, а на их место вышли степные и лугово-степные виды *Stipa capillata* L., *S. pennata* L., *Medicago falcata* L., *Phleum phleoides* (L.) Karst. Изменения в составе доминирующих видов в период 1999-2009 гг. укладываются в рамки флуктуаций – представители одной ценотической группы временно замещают друг друга [7]. Однако уже в 2014 г. значительно сократилось ПП доминировавших ранее петрофитно-степных видов (табл. 2), также как и значения их КУ. Признаки сукцессионных смен проявляются в постепенном значимом увеличении ПП и КУ видов лугово-степной и степной групп: за 15-летний период в сообществе № 6 КУ *Medicago falcata* вырос в 7 раз, в 153 раза для *Phleum phleoides*, в сообществе № 4 в 82 раза увеличился этот показатель для *S. pennata*, а в сообществе № 7 в 41 раз для *Stipa capillata*.

Видовое богатство исследованных фитоценозов за 15 лет сократилось на 22-27.8%. Сокращение происходило постепенно за счет малообильных видов с низкой встречаемостью. Видовая насыщенность фитоценозов возросла в 2009 г., но в 2014 г. снизилась и вернулась к показателям 1999 г., что также укладывается в рамки флуктуаций. Однако при этом во всех сообществах за 15-летний период отмечено возрастание гомогенности в среднем в 1.5 раза, что при одновременном снижении видового богатства и видовой насыщенности связано с

произошедшим перераспределением видов по классам встречаемости (доля видов с низкой встречаемостью в среднем уменьшилась в 1.4 раза, а со средней и высокой встречаемостью – увеличилась в 1.7 раза), и может рассматриваться как признак сукцессионных смен.

Таблица 2 – Основные характеристики участия доминирующих видов в сложении исследованных фитоценозов

№	Содоминанты	Коэффициент участия по годам <sup>1</sup> 1999/2009/2014	Средние значения относительного ПП по годам 1999/2009/2014	U для изменения относительного ПП за 1999–2014 гг.
6	<i>Artemisia frigida</i>	<b>21.0</b> /5.1/8.1	0.25/0.08/0.11	102**
	<i>Centaurea sibirica</i>	0.46/0.64/0.15	0.02/0.02/0.02	226
	<i>Dianthus acicularis</i>	9.4/ <b>22.8</b> /0.6	0.10/0.17/0.02	60**
	<i>Echinops crispus</i>	<b>30.9</b> / <b>23.9</b> / <b>14.6</b>	0.26/0.20/0.13	111**
	<i>Medicago falcata</i>	2.6/7.1/ <b>18.3</b>	0.04/0.09/0.16	93**
	<i>Phleum phleoides</i>	0.1/9.6/ <b>15.3</b>	0.005/0.11/0.14	21**
4	<i>Alyssum obovatum</i>	<b>10.7</b> /2.4/0.1	0.12/0.03/0.01	52.5**
	<i>Artemisia frigida</i>	<b>9.0</b> /7.3/ <b>16.1</b>	0.13/0.08/0.16	189
	<i>Centaurea sibirica</i>	<b>15.1</b> / <b>16.1</b> / <b>7.5</b>	0.15/0.16/0.10	199.5
	<i>Dianthus acicularis</i>	9.4/ <b>9.6</b> /2.6	0.12/0.10/0.04	103**
	<i>Echinops crispus</i>	3.2/2.0/1.8	0.04/0.03/0.04	246
	<i>Festuca valesiaca</i>	8.6/ <b>6.4</b> /3.4	0.12/0.07/0.04	123**
	<i>Stipa pennata</i>	0.3/5.9/ <b>24.5</b>	0.02/0.10/0.23	22**
7	<i>Artemisia commutata</i>	<b>19.4</b> /8.0/ <b>10.0</b>	0.20/0.08/0.12	104.5**
	<i>Artemisia frigida</i>	<b>7.6</b> / <b>9.6</b> / <b>11.7</b>	0.08/0.10/0.15	143.5*
	<i>Centaurea sibirica</i>	6.0/5.1/4.7	0.15/0.16/0.10	199.5
	<i>Dianthus acicularis</i>	17.6/ <b>12.4</b> /5.2	0.18/0.14/0.07	111*
	<i>Echinops crispus</i>	<b>17.5</b> /4.6/4.9	0.19/0.07/0.08	140.5*
	<i>Festuca valesiaca</i>	1.2/ <b>14.9</b> /3.0	0.02/0.14/0.04	145*
	<i>Stipa capillata</i>	0.3/1.2/ <b>12.3</b>	0.01/0.03/0.16	42**

Примечание: <sup>1</sup> для содоминантов значения выделены полужирным шрифтом; U – коэффициент Манна&Уитни; уровень значимости – \* P ≤ 0.05; \*\* P ≤ 0.001.

Полученные результаты свидетельствуют, что за прошедший период наибольшие изменения видового состава и структуры произошли в сообществе № 6. Изначально фитоценоз № 6 находится в более мезофильных условиях, чем остальные: он занимает короткий склон небольшой сопки, испытывая влияние близко расположенной лесной растительности как в верхней, так и в нижней частях склона. За период наблюдений именно в этом фитоценозе произошло однонаправленное изменение в соотношении экологических и ценотических групп видов: совокупный КУ ксерофитов и мезоксерофитов сократился в 1.9 раз, а ксеромезофитов увеличился в 1.6 раза, совокупный КУ петрофитно-степных видов уменьшился 2.6 раза, а лугово-степных и лесо-луговых вырос в 5.5 раз. В наиболее ксерофильных условиях существует фитоценоз № 7 – занимает верхнюю, самую крутую часть протяженного степного склона высокой сопки. Изменения, отмеченные в видовом составе этого фитоценоза и соотношении экологических и ценотических групп видов, менее выражены: C<sub>s</sub> за 1999-2014 гг. имеет наибольшее значение из всех исследованных фитоценозов (табл. 1), совокупный КУ ксерофитов и мезоксерофитов не изменился, а совокупный КУ петрофитно-степных видов уменьшился в 1.4 раза.

Результаты ценопопуляционных исследований выявили различную реакцию доминирующих видов на изменения, произошедшие в исследованных фитоценозах за 15 лет. В наибольшей степени подверглись изменениями ценопопуляции исследуемых видов в

сообществе № 6. Для всех видов, за исключением *Centaurea sibirica* к 2014 г. в этом сообществе отмечено значимое снижение относительного ПП (табл. 1), уменьшается также и КУ, почти в 2 раза снижается плотность ценопопуляции (табл. 3). Несмотря на сокращение численности и смену типа по критерию дельта-омега ценопопуляции трех видов *Artemisia frigida*, *Centaurea sibirica*, *Echinops crispus* являются нормальными и сохраняют способность к возобновлению. Однако ценопопуляция *Dianthus acicularis* за прошедшие 15 лет из нормальной превратилась в регрессивную – максимум в возрастном спектре сместился на постгенеративную группу, а возобновление популяции практически прекратилось. Учитывая, что кругооборот поколений в популяциях гвоздики иглолистной осуществляется по одним данным в течение 14–15 лет [3], а по другим – менее чем за 10 лет [2], в рассматриваемом нами случае очевиден регресс ценопопуляции. В двух других исследованных сообществах плотность ценопопуляций *Dianthus acicularis* за истекший период также значительно сократилась, максимум в возрастных спектрах сместился с прегенеративной части на генеративную, а именно на старовозрастные генеративные особи, однако эти ценопопуляции не потеряли способность к возобновлению и относятся к нормальным. Ценопопуляции *Artemisia frigida*, *Centaurea sibirica*, исследованные в сообществах № 4 и № 7 не претерпели существенных изменений, а в ценопопуляциях *Echinops crispus* отмечено снижение плотности более чем в 2 раза и возрастание в 2014 г. доли особей в постгенеративной части возрастного спектра (табл. 3).

Таблица 3 – Ценопопуляционные параметры доминирующих видов петрофитных степей за 1999–2014 гг.

Вид	№	Год	Плотность, число особей/м <sup>2</sup>	Соотношение прегенеративной/генеративной/постгенеративной частей популяции, %	Тип ценопопуляции / дельта–омега
<i>Artemisia frigida</i>	6	1999	17.7	44.7/27.0/28.3	переходная / 0.44-0.51
		2014	10.4	44.7/23.4/31.9	переходная / 0.47-0.42
	4	1999	10.7	53.1/31.3/15.6	переходная / 0.36-0.53
		2014	11.0	25.3/46.5/28.3	старая / 0.56-0.56
	7	1999	11.2	37.6/46.5/15.8	переходная / 0.43-0.59
		2014	8.0	37.5/30.6/31.9	переходная / 0.48-0.50
<i>Centaurea sibirica</i>	6	1999	4.2	84.2/13.2/2.6	молодая / 0.19-0.41
		2014	2.0	38.9/55.6/5.6	переходная / 0.36-0.61
	4	1999	21.6	57.2/46.1/7.7	молодая / 0.34-0.50
		2014	22.6	64.0/25.6/10.3	молодая / 0.27-0.35
	7	1999	8.9	46.9/50.6/2.5	молодая / 0.34-0.55
		2014	28.7	66.7/22.9/10.5	молодая / 0.25-0.32
<i>Dianthus acicularis</i>	6	1999	19.2	23.7/68.8/7.5	переходная / 0.44-0.67
		2014	6.9	3.2/29.0/67.7	старая / 0.84-0.44
	4	1999	22.8	55.6/43.4/1.0	молодая / 0.28-0.46
		2014	8.7	23.1/65.4/11.5	переходная / 0.53-0.66
	7	1999	50.1	70.7/25.9/3.3	молодая / 0.32-0.40
		2014	9.1	32.9/57.3/9.8	переходная / 0.38-0.63
<i>Echinops crispus</i>	6	1999	22.5	68.1/21.3/10.6	молодая / 0.34-0.43
		2014	13.9	48.2/26.6/25.2	переходная / 0.41-0.51
	4	1999	9.6	66.3/32.6/1.2	молодая / 0.22-0.41
		2014	3.7	60.6/27.3/12.1	молодая / 0.35-0.49
	7	1999	13.8	76.6/17.7/5.6	молодая / 0.18-0.32
		2014	4.1	51.4/27.0/21.6	переходная / 0.43-0.51

Многолетние наблюдения на постоянных пробных площадях в условиях происходящих климатических изменений позволили выявить и проследить взаимосвязь таких форм динамики растительности как флуктуации и сукцессии. Изменения, отмеченные нами в видовом составе и структуре петрофитных степных фитоценозов за первые 10 лет наблюдений, укладывались в рамки флуктуаций – наряду с сокращением видового богатства и возрастанием гомогенности фитоценозов доминантами в них оставались петрофитно-степные виды. Еще через 5 лет стало очевидным, что большинство отмеченных изменений носит направленный характер – продолжилось сокращение видового богатства, существенно изменилось количественное соотношение видов: характерные для данных сообществ петрофитно-степные виды сократили свое участие и на доминирующие позиции вышли степные и лугово-степные элементы, что можно рассматривать как признаки сукцессионных смен. Изменения, отмеченные в структуре ценопопуляций доминирующих видов, представлены популяционными волнами и соответствуют флуктуационной динамике, но постепенное уменьшение проективного покрытия и плотности ценопопуляций *Dianthus acicularis* во всех исследованных сообществах свидетельствует о происходящих сукцессионных сменах.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 15-04-04186.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Баландин С.В. Динамика степной растительности Уктусских гор (Средний Урал) // Бот. журн. – 2001– Т. 86. – № 5. – С. 103–110.
2. Верещак Е.В., Ишмуратова М.М. Оценка состояния ценопопуляций *Dianthus acicularis* Fisch. ex Ledeb в ходе мониторинговых исследований на Южном Урале // Вестник ОГУ – 2009. – № 6. – С. 103–105.
3. Горчаковский П.Л., Степанова А.В. Уральский скально-горностепной субэндемик *Dianthus acicularis* Fisch. ex Ldb.: онтогенез и динамика популяций // Экология. – 1994. – № 5/6. (№ 6). – С. 3–11.
4. Елумеева Т.Г., Онопченко В.Г. Естественная динамика пестроовсянищевого луга Тебердинского заповедника // Бюл. МОИП. Отд. Биол. – 2006. – Т. 111, вып. 2. – С. 62–71.
5. Животовский Л.А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. – 2001. № 1. С. 3–7.
6. Золотарева Н.В. Золотарев М.П. Феномен облесения степных участков на Среднем Урале и его вероятные причины // Экология. – 2016. – № 6. – С. 414–425.
7. Золотарева Н.В. Некоторые аспекты динамики экстразональных степей Южного Урала // Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы: материалы всеросс. конф. СПб, 2011. – Т. 2. – С. 84–87.
8. Маслов А.А. Флуктуации и сукцессии в лесных сообществах на фоне изменения климата // Изв. Самарского научного центра РАН. – 2012. – Т. 14. – № 1 (5). – С.1316–1319.
9. Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. – М.: Мир, 1992. – 184 с.
10. Понятовская М.Н. Учет обилия и особенности размещения видов в естественных растительных сообществах // Полевая геоботаника. Т. 3. – Л.: Изд-во: Наука, 1964. – С. 209–299.
11. Работнов Т.А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Проблемы ботаники. – М.-Л., 1950. – Т. 1. – С. 465–483.
12. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. – 1975. № 2. С. 7–33.
13. Ценопопуляции растений: (основные понятия и структура). – М., 1976. – 217 с.
14. Ценопопуляции растений: (очерки популяционной биологии). – М., 1988. – 182 с.
15. Шенников А.П. Введение в геоботанику. – Л.: Изд-во ЛГУ. – 1964. – 447 с.