

УДК 574.3:582.542.11(470.54)

doi: 10.17223/19988591/31/4

Е.Н. Подгаевская, Н.В. Золотарева

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия

Особенности произрастания и состояние популяций *Stipa pennata* L. на северной границе распространения (Свердловская область)

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ
и Правительства Свердловской области, проект № 13-04-96057.

Изучены три популяции *Stipa pennata* L. в экстразональных местообитаниях на северной границе ареала, расположенные в широтном градиенте, который охватывает две природные зоны (лесостепную и бореальную). Выявлено, что в своих северных местонахождениях на территории Урала ковыль перистый сохраняет ценотическую роль доминанта. При этом в северном направлении уменьшается видовое богатство фитоценозов с его участием и возрастает доля видов степного и лесостепного флористического комплекса в суммарном проективном покрытии сообщества, что объясняется агрегацией ксерофильных петрофитно-степных видов на наиболее инсолируемых скалистых участках, неблагоприятных для развития зональной растительности. Отмечено, что при продвижении к северу происходит уменьшение значений основных признаков как вегетативной, так и генеративной сферы средневозрастных особей ковыля – основной группы, обеспечивающей воспроизведение популяции. Онтогенетические спектры изученных популяций нормальные полночленные, имеют существенные отличия от базового возрастного спектра *S. pennata* в основной части ареала. Представлены два варианта развития: в южных популяциях наблюдается слабая дезинтеграция постгенеративных растений при одновременном активном семенном возобновлении, что приводит к формированию левостороннего возрастного спектра; в северной популяции отмечают быструю дезинтеграцию субсекулярных особей и соответственно накопление старых партикул при слабом семенном возобновлении и формирование правостороннего возрастного спектра.

Ключевые слова: *Stipa pennata* L.; северная граница ареала; периферийные популяции; Средний Урал; Свердловская область.

Введение

Популяции видов, существующие в значительном отрыве от основного ареала, как правило, обладают уникальным генофондом, возникшим в связи с малыми размерами популяции и длительной пространственной изоляцией зачастую в экстремальных условиях, не соответствующих экологическому оптимуму вида. Исследования генетической структуры *Stipa pennata* L.

от центра к периферии ареала указывают на то, что в краевых популяциях уменьшается генетическое разнообразие и увеличивается число редких генетических форм; это определяет генетическую уникальность краевых популяций и делает их ценными объектами, требующими сохранения [1]. Ковыль перистый – редкий вид, включенный в Красную книгу РФ [2], в области основного распространения подвергающийся уничтожению в связи с распашкой степных участков и неумеренным выпасом. Все это определяет важность изучения популяций вида в условиях его экстразональных местообитаний. В пределах бореальной зоны на территории Свердловской области вид находится на значительном удалении от своего ареала и является реликтом.

Существует ряд работ, посвященных различным аспектам биологии и экологии ковыля перистого. В частности, подробное изучение популяционной изменчивости ковыля проведено М.В. Олоновой и П.Д. Шавровой [3], что представляет интерес прежде всего с точки зрения систематики вида. Имеются работы, затрагивающие анатомическое строение ковылей [4, 5], изучены онтогенез [6, 7] и ценотическая приуроченность *S. pennata* [8, 9]. Однако работы, посвященные изучению популяционной структуры вида, малочисленны, наиболее известные из них проведены Л.Б. Заугольной [10–12] в песчаных степях Наурзумского заповедника (Казахстан) и европейской части России.

Stipa pennata – широко распространенный степной вид, встречающийся от Средней Европы до Восточной Сибири, наиболее обилен в луговых степях лесостепной зоны, встречается также во всех подзонах степной зоны, отмечен в пустынной зоне [13, 14]. Ранее наиболее северные местонахождения ковыля перистого на Урале, по данным Л.М. Носовой [13], находились в Красноуфимском и Кунгурском районах, в настоящее время наиболее северное местонахождение известно на территории Свердловской области – Новожиловская гора по р. Тагил, 58°20' с.ш. [15].

В результате исследования распространения вида на территории Свердловской области выявлено, что основные местонахождения сосредоточены в пределах лесостепной зоны, которая представлена двумя фрагментами – западным (Красноуфимская лесостепь) и восточным (фрагмент лесостепи Зауралья); ковыль перистый встречается также в подзонах предлесостепных сосново-березовых лесов и подзоне южной тайги. Местонахождения ковыля сконцентрированы в горной и предгорной частях Уральского хребта, где он произрастает на склонах южных экспозиций по сопкам и крутым берегам рек, сложенным карбонатными, основными и ультраосновными горными породами. На основании анализа 112 геоботанических описаний, выполненных в пределах Свердловской области, выявлена ценотическая приуроченность ковыля перистого (66 описаний выполнено в лесостепной зоне и 46 – в бореальной). Как в лесостепной, так и в лесной зоне *S. pennata* отмечен в широком спектре фитоценозов: в петрофитных вариантах луговых степей, из которых наиболее обычны типчаково-мордовниковая, петрофитноразно-

травно-типчаковая, в разнотравно-пустынноовсецовых, разнотравно-клубничных остепненных лугах и зарослях степных кустарников с доминированием ракитника русского, вишни степной, спиреи городчатой; в качестве доминанта ковыль перистый выступает в разнотравно-перистоковыльных и клубнично-таволгово-перистоковыльных степях.

Цель наших исследований – изучить возрастную структуру и выявить закономерности изменений морфометрических признаков в краевых популяциях *S. pennata* на Урале.

Материалы и методики исследования

Геоботанические описания фитоценозов выполнялись по стандартной методике в естественных границах, экологическая характеристика местообитаний ковыля определялась с помощью экологических шкал [16] с использованием программы IBIS 6.0 [17]. Сравнение данных осуществляли с помощью критерия Манна–Уитни. Статистическую обработку первичных данных производили при помощи пакетов «Microsoft Excel 2007» и StatSoft STATISTICA 6.0. Для каждого среднего арифметического значения определяли ошибку и коэффициент вариации (CV , %). Уровни варьирования признаков приняты по С.А. Мамаеву [18]. Популяционные исследования во всех точках проведены в 2012 г. для обеспечения сравнимости данных (табл. 1). В каждой популяции у 10 особей средневозрастного генеративного состояния измеряли длину листа и соцветия, высоту генеративного побега, диаметр дерновины, подсчитывали число генеративных побегов, цветковых чешуй (табл. 2). При исследовании популяций вида использованы общепринятые методические разработки [19, 20]. При выделении возрастных состояний ковыля перистого учитывали классификацию, разработанную О.А. Бедановой и др. [6, 19]. Для изучения плотности и онтогенетической структуры популяции *S. pennata* в сообществах закладывались трансекты, разделенные на площадки размером 1 м². На площадках подсчитывались общее число особей для определения плотности популяции и число особей разных возрастных групп для определения онтогенетических спектров. Подсчитаны основные популяционные параметры: плотность (M , число особей на м²), индексы: возрастности (Δ , дельта) и эффективности (ω , омега) [21–22], восстановления (I_v), замещения (I_z) и старения (I_c) [20, 23]. При учете численности основной счетной единицей служила особь, у постгенеративных особей – партикулы. Тип возрастного спектра определяли по классификации «дельта–омега». Для оценки жизненности популяций рассчитывали индекс виталитета (IVC) по размерному спектру особей [24].

Результаты исследования и обсуждение

Нами исследованы 3 популяции ковыля перистого, самая южная из которых находится в Красноуфимской лесостепи у с. Новый Златоуст (Златоустовская),

самая северная – в северной части южной тайги у д. Новые Кривки по правому берегу р. Нейва ниже устья р. Большая Леневка (Леневская), а занимающая между ними промежуточное географическое положение – в южной части южной тайги, в окр. г. Екатеринбурга, на Уктусских горах (Уктусская) (см. табл. 1). Таким образом, исследованы популяции ковыля перистого в широтном градиенте, охватывающем две природные зоны, крайние популяции удалены друг от друга на 160 км в меридиональном направлении и на 240 км в направлении с юго-запада на северо-восток. Местонахождение *S. pennata* у д. Новые Кривки можно рассматривать как наиболее северное для Урала, где ковыль перистый еще играет роль доминанта в сообществах, сложенных степными видами, и произрастает на относительно большой площади, занимая верхние и средние части крутых щебнистых склонов. В местонахождении по р. Тагил, удаленном еще на 60 км к северу, вид становится ценофобным, отмечен в виде малочисленной группы особей не на склоне, а у его подножия, так как именно в этом локальном экотопе создаются благоприятные условия в отношении минерального питания и зимовки (устное сообщение М.С. Князева, 2011).

Все исследованные популяции ковыля располагаются на крутых склонах южной экспозиции, в бореальной зоне это определяется экстразональными условиями, создающимися в таких экотопах, а на территории Красноуфимской лесостепи – высокой степенью трансформации растительного покрова. На основании анализа площади 112 фитоценозов, включающих ковыль перистый, на территории Свердловской области можно отметить значимое уменьшение этого параметра в северном направлении: в лесостепной зоне среднее значение площади таких фитоценозов составляет 151,9 м², в бореальной – 81,8 м² (значение критерия Манна–Уитни 654,5, $p < 0,01$). Фитоценозы, в которых изучались ценопопуляции ковыля перистого, демонстрируют те же закономерности, что и весь массив данных: наблюдается сокращение их площади при продвижении к северу, а также увеличение крутизны склона, на котором существует ковыль в окр. д. Новые Кривки (см. табл. 1). По шкале богатства–засоленности все фитоценозы характеризуются как довольно богатые, а по шкале увлажнения – соответствуют влажностепной ступени, однако северное местообитание ковыля в лесной зоне более сухое по сравнению с остальными. В северном направлении уменьшается видовое богатство фитоценоза, при этом возрастает доля видов степного и лесостепного флористического комплекса в суммарном проективном покрытии сообщества, что объясняется сокращением экотопического разнообразия местообитаний степной растительности в лесной зоне и агрегацией ксерофильных петрофитно-степных видов на наиболее инсолируемых скалистых участках, неблагоприятных для развития зональной растительности. В северном местонахождении сокращается проективное покрытие *S. pennata*, но индекс доминирования существенно не изменяется, что свидетельствует о сохранении видом своей ценотической роли. Группа видов, сохраняющих позицию эдификатора на границе ареала, а тем более в островных местообитаниях,

значительно удаленных от нее, немногочисленна [25], ковыль перистый является характерным представителем этой группы.

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

**Основные экотопические и фитоценотические параметры местонахождений
изученных популяций *Stipa pennata* на территории Свердловской области**
[Basic ecotopic and phytocenosis parameters (characteristics) of the studied
Stipa pennata populations occurrence in Sverdlovsk region]

Параметры [Parameters]	Златоустовская [Zlatoustovskaya]	Уктусская [Uktusskaya]	Леневская [Lenevskaya]
Координаты [Position]	56°13' с.ш. 58°26' в.д.	56°44' с.ш. 60°37' в.д.	57°41' с.ш. 61°24' в.д.
Крутизна склона, град [Slope gradient, degree]	20	20	38
Экспозиция, град [Exposition, degree]	135	210	140
Увлажнение [Humidification]	51,7	52,9	49,8
Богатство–засоленность [Abundance-salinity]	12,9	12,7	13,1
Площадь фитоценоза, м ² [Area of phytocenosis, m ²]	225	100	70
Проективное покрытие (пп) травяно-кустарничкового яруса, % [Projective cover (pc) of herb-semifrutex layer,%]	55	75	55
Видовое богатство [Species abundance]	52	50	30
Количество видов степного и лесостепного флористического комплекса в фитоценозе / доля пп видов этой группы в суммарном пп фитоценоза, % [Number of steppe and forest-steppe floristic complex species in a phytocenosis / projective cover (pc) part of steppe and forest-steppe floristic complex species in the cumulative pc of phytocenosis, %]	27 / 73	31 / 88	24 / 94
Проективное покрытие <i>Stipa pennata</i> , % / индекс доминирования <i>S. pennata</i> [<i>S. pennata</i> projective cover, % / <i>S. pennata</i> dominance index]	30 / 0,29	35 / 0,21	15 / 0,21

В результате проведенных исследований выявлено уменьшение основных размерных и количественных признаков зрелых генеративных особей ковыля в широтном градиенте (см. табл. 2). Все рассматриваемые популяции значимо ($p < 0,01$) отличаются друг от друга по таким параметрам, как диаметр дерновины и длина листа, при этом по первому признаку крайние популяции в ряду различаются на 6,9 см, по второму – на 11 см. Таким образом, при продвижении к северу происходит уменьшение мощности наиболее развитых особей популяции, обеспечивающих ее воспроизведение. Как и у

большинства травянистых растений, признаки генеративной сферы ковыля менее изменчивы, чем вегетативной, поэтому популяции из Красноуфимской лесостепи и южной части южной тайги не имеют значимых отличий по таким признакам, как длина генеративного побега и соцветия, число генеративных побегов и цветковых чешуй. Очевидно, отсутствие значимых отличий по генеративным признакам между южными популяциями определяется достаточно мягким микроклиматом на склонах в окр. г. Екатеринбурга, что подтверждается значениями экологических шкал, свидетельствующих о сходстве условий в этих местонахождениях. Леновская популяция по всем признакам генеративной сферы статистически значимо ($p < 0,01$) отличается от двух более южных, демонстрируя уменьшение значений как линейных, так и счетных признаков. Так, длина генеративного побега в Леновской популяции на 13 см меньше, чем в Екатеринбургской, на 16 см – по сравнению со Златоустовской. Особого внимания заслуживает число генеративных побегов на 1 особь: по сравнению с двумя другими популяциями в Леновской оно уменьшается в 9–10 раз.

Т а б л и ц а 2 [Table 2]

Морфометрическая характеристика исследованных популяций *Stipa pennata* L.
[Morphometric characteristic of the studied *Stipa pennata* populations]

Признак [Parameter (characteristic)]		Популяции [Populations]		
		Леновская [Lenevskaya]	Уктусская [Uktusskaya]	Златоустовская [Zlatoustovskaya]
Длина листа, см [Leaf length, cm]	M±m	56,7±1,1	61,4±1,88	67,8±0,86
	min–max	43–74	41–75	59–80
	CV, %	6,2	9,7	4
Длина генеративного побега, см [Reproductive shoot length, cm]	M±m	54,8±1,98	67,7±1,05	70,7±1,34
	min–max	40–68	58–78	58–84
	CV, %	11,5	4,9	6
Длина соцветия, мм [Inflorescence length, mm]	M±m	83,4±2,44	98,6±1,88	99,3±1,95
	min–max	63–118	71,5–146,9	69,9–134,1
		9,3	6	6,2
Число цветковых чешуй [Number of flower glume (floral glume)]	M±m	6,5±0,21	7,9±0,16	8,2±0,18
	min–max	5–9	5–12	6–11
	C _v , %	10,1	6,3	7,2
Число генеративных побегов, шт./особь [Number of reproductive shoots, pieces/ individual]	M±m	4,7±1,32	47,4±5,3	42,7±5,12
	min–max	1–14	20–66	19–65
	CV, %	88,6	35,4	37,9
Диаметр дерновины, см [Bunch diameter, cm]	M±m	15,9±0,5	18,2±0,39	22,8±0,85
	min–max	13–18	16–20	19–26
	CV, %	10	6,8	11,8

Примечание. M±m – средняя арифметическая ± ошибка средней; CV, % – коэффициент вариации.

[Note. M±m - mean value ± error of mean; CV, % - coefficient of variation].

Анализируя изменчивость исследованных морфометрических признаков, необходимо отметить, что все признаки в популяциях, кроме числа генеративных побегов, отличаются очень низким и низким уровнями изменчивости (CV не превышает 12%). В то же время, по имеющимся литературным данным, популяции, существующие на северном пределе распространения, например таких видов, как *Silene nutans* L., *Adonis sibirica* Patrin ex Ledeb., *Dianthus fischeri* Spreng. [26], в основном характеризуются высоким и повышенным уровнем изменчивости признаков вегетативной и генеративной сфер.

Исследованные популяции нормальные полночленные. По классификации «дельта–омега» [22] Златоустовская и Уктусская популяции относятся к молодым, с высокой долей подроста, индексы восстановления и замещения высокие, сочетаются с низким индексом старения (табл. 3). Леновская популяция старая, с бимодальным возрастным спектром, имеет абсолютный максимум на субсенильных особях, низкие индексы восстановления и замещения и высокий индекс старения.

Т а б л и ц а 3 [Table 3]

**Демографическая характеристика популяций *Stipa pennata*
на территории Свердловской области**

[Demographic characteristic of the studied *Stipa pennata* populations in Sverdlovsk region]

Популяция [Population]	Преген / ген / постген [pregenerative / generative / postgenerative], %	Максимум абс./доп. [max absolute/ additional]	Плот- ность, шт./м ² [Density, piece/m ²]	Ив	Из	Ис	Тип по- пуляции [Type of population (Δ ; ω)]
Златоустовская [Zlatoustovskaya]	58,7 / 32,2 / 9,1	j / g ₁	14,3	0,65	1,42	0,09	Молодая [young] (0,32; 0,40)
Уктусская [Uktuskaya]	71,4 / 17,4 / 11,2	j / v	16,1	0,8	2,5	0,11	Молодая [young] (0,23; 0,28)
Леновская [Lenevskaya]	22,4 / 41,8 / 35,8	ss / g ₁ ,g ₂	6,7	0,35	0,29	0,36	Старая [old] (0,55; 0,54)

Ранее нами определен базовый онтогенетический спектр (БОС) ковыля перистого для популяций Среднего Урала на северной границе ареала [27]. БОС уральских популяций левосторонний, с подъемом на ювенильных и виргинильных особях, он отражает особенности произрастания вида на границе ареала и существенно отличается от бимодального для европейских популяций (рис. 1). БОС европейских популяций, где вид произрастает в центре ареала, двувёршинный, максимумы приходятся на старые генера-

тивные и виргинильные группы [12]. Возрастные спектры всех изученных нами популяций отличаются от БОС европейских популяций, но в разной степени. Онтогенетические спектры Златоустовской и Уктусской популяций левостороннего типа с преобладанием особей прегенеративной группы и абсолютным максимумом на ювенильных растениях, дополнительный максимум приходится на виргинильные и молодые генеративные особи. Для этих популяций характерны преобладание в возрастном спектре молодых особей и низкая доля постгенеративной фракции (см. табл. 3). Характерная особенность возрастного спектра Леновской популяции – высокая доля постгенеративной группы. Такой тип возрастного спектра отличается как от БОС европейских популяций, так и от БОС уральских, что отражает существование популяции в экстремальных условиях. Леновская популяция как наиболее северная находится в условиях, когда происходит накопление старых партикул за счет быстрой дезинтеграции постгенеративных особей и одновременно недостаточное пополнение молодыми особями.

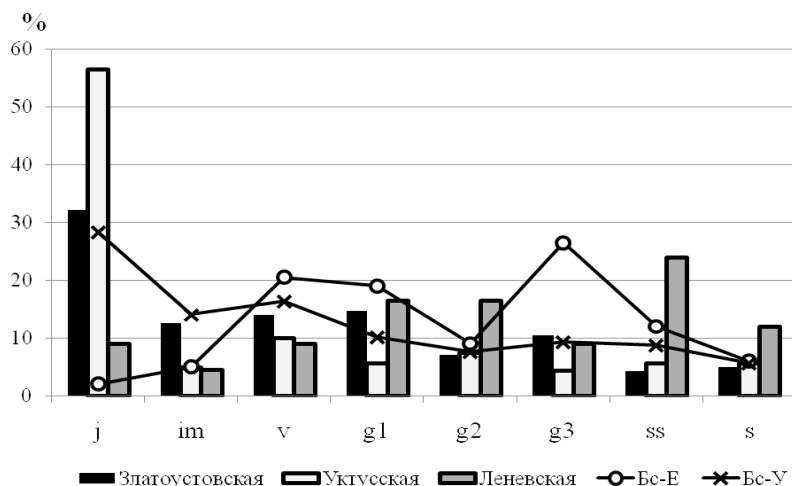


Рис. 1. Возрастная структура популяций *Stipa pennata*:

Бс-Е – базовый спектр европейских популяций по Л.Б. Заугольной (1994);

Бс-У – базовый спектр уральских популяций (Свердловская обл.)

[Fig. 1. Age structure of *Stipa pennata* populations: Бс-Е - basic age structure of Russian European populations according to L.B. Zaugolnova [12];

Бс-У – basic age structure of the Urals populations in Sverdlovsk region]

Оценка жизненности по размерному спектру особей показала, что градиент ухудшения условий роста для *S. pennata* по уменьшению *IVC* следующий: Златоустовская ($IVC = 7,75$) – Уктусская ($IVC = 2,12$) – Леновская ($IVC = 0,93$) соответствует широтному «юг–север». Индекс размерной пластичности в этой выборке популяций – 1,496. В этом ряду наблюдается также изменение основных демографических показателей (см. табл. 3), однако

здесь мы не наблюдаем последовательного уменьшения демографических показателей с юга на север. Для крайних популяций (Златоустовская и Леновская) можно отметить уменьшение плотности, а также индексов восстановления и замещения и одновременно увеличение индекса старения. Уктусская популяция, занимая географически срединное положение, тем не менее имеет наиболее высокие демографические показатели, что связано с высокой долей прегенеративной фракции в возрастной структуре.

Заключение

Наши исследования показывают, что на северной границе ареала популяции *S. pennata* находятся в стабильном состоянии. Изученные популяции нормальные полночленные. Возрастная структура уральских популяций *S. pennata* существенно отличается от онтогенетических спектров в основной части ареала и имеет два варианта развития: в первом случае в популяциях наблюдается слабая дезинтеграция постгенеративных растений при одновременном активном семенном возобновлении, что приводит к формированию левостороннего возрастного спектра; во втором – в популяции отмечается быстрая дезинтеграция субсенильных особей и соответственно накопление старых партикул при слабом семенном возобновлении и формирование правостороннего возрастного спектра.

Проведенные исследования показали, что в широтном градиенте происходит уменьшение основных счетных и линейных признаков зрелых генеративных особей ковыля, обеспечивающих воспроизведение, а следовательно, и существование его популяций. В наибольшей степени ухудшение условий произрастания проявляется в состоянии генеративной сферы, признаки которой в северной (Леновской) популяции по своим значениям существенно меньше, чем в остальных, а также в онтогенетической структуре популяции, которая характеризуется низкими индексами восстановления и замещения и более высоким индексом старения. Тем не менее даже в своих наиболее северных местонахождениях на территории Урала ковыль перистый сохраняет ценотическую роль доминанта.

Литература

1. Wagner V., Treiber J., Danihelka J., Ruprecht E., Wesche K., Hensen I. Declining genetic diversity and increasing genetic Isolation toward the Range Periphery of *Stipa pennata*, a Eurasian Feather Grass // International Journal of Plant Sciences. 2012. Vol. 173, № 7. P. 802–811.
2. Красная книга Российской Федерации (растения и грибы) / гл. ред. Ю.П. Трутнев и др. М. : КМК, 2008. 855 с.
3. Олонова М.В., Шаврова П.Д. Популяционная изменчивость ковылей (Poaceae) родства *Stipa pennata* L. горных районов юга Западной Сибири // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2009. № 2 (6). С. 19–28.

4. Гудкова П.Д., Олонова М.В. Микроморфологическое изучение абаксиальной эпидермы листовых пластинок сибирских видов рода *Stipa* L. // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2012. № 3 (19). С. 33–45.
5. Сперанская Н.Ю., Соломонова М.Ю., Силантьева М.М. Разнообразие фитолитов ковылей (*Stipa*) юга Западной Сибири // Известия Алтайского государственного университета. 2014. № 3–1 (83). С. 89–94.
6. Беданкова О.А., Воронцова Л.И., Михайлова Н.Ф. Некоторые особенности *Stipa pennata* L. в степях Наурзумского заповедника // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 1975. Т. 80, № 2. С. 77–91.
7. Серикова В.И., Лепешкина Л.А., Воронин А.А., Кузнецов Б.И. Онтогенез ковыля перистого (*Stipa pennata* L.) // Онтогенетический атлас растений. Йошкар-Ола, 2013. С. 260–264.
8. Ганнибал Б.К. Относительные эколого-фитоценоотические позиции ковылей *Stipa pennata* L. и *Stipa tirsia* Stev. в сообществах Ямской степи (Белгородская область) // Растительность России. 2011. № 19. С. 29–54.
9. Кирюхин И.В. О некоторых ценоотических особенностях ковыля перистого (*Stipa pennata* L., Graminaea) в Мордовии // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2011. Т. 13, № 5–1. С. 68–70.
10. Заугольнова Л.Б. Анализ ценопопуляций как метод изучения антропогенных воздействий на фитоценоз // Ботанический журнал. 1977. Т. 62, № 2. С. 1767–1779.
11. Заугольнова Л.Б. Понятие оптимумов у растений // Журнал общей биологии. 1985. Т. 46, № 4. С. 444–452.
12. Заугольнова Л.Б. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1994. 70 с.
13. Носова Л.М. Флоро-географический анализ северной степи европейской части СССР. М. : Наука, 1973. 187 с.
14. Ломоносова М.Н. Семейство *Stipa* L. – Ковыль // Флора Сибири : в 14 т. / под ред. Л.И. Малышева, Г.А. Пешковой. Новосибирск : Наука, 1990. Т. 2. С. 222–230.
15. Князев М.С., Золотарёва Н.В., Подгаевская Е.Н. Реликтовые фрагменты лесостепи в Зауралье // Ботанический журнал. 2012. Т. 97, № 10. С. 1276–1292.
16. Методические указания по экологической оценке кормовых угодий лесостепной и степной зон Сибири по растительному покрову. М., 1974. 246 с.
17. Зверев А.А. Информационные технологии в исследованиях растительного покрова: учеб. пособие. Томск : ТМЛ-Пресс, 2007. 304 с.
18. Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства Pinaceae на Урале). М. : Наука, 1972. 282 с.
19. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М. : Наука, 1976. 217 с.
20. Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола : РИИК «Ланар», 1995. 223 с.
21. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов // Биологические науки. 1975. № 2. С. 7–33.
22. Животовский Л.А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.
23. Глотов Н.В. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Йошкар-Ола, 1998. С. 146–149.
24. Ишбирдин А.Р., Ишмуратова М.М. К оценке виталитета ценопопуляций *Rhodiola iremelica* Boriss. по размерному спектру // Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии. Учен. зап. НТГСПА : материалы VI Всероссийского популяционного семинара. Нижний Тагил, 2004. С. 80–85.
25. Парфенов В.И. Обусловленность распространения и адаптации видов растений на границах ареалов. Минск : Наука и техника, 1980. 205 с.

26. Мартыненко В.А., Поletaева И.И., Тетерюк Б.Ю., Тетерюк Л.В. Биология и экология редких видов растений Республики Коми. Екатеринбург: УрО РАН, 2003. 183 с.
27. Подгаевская Е.Н., Золотарева Н.В. Особенности возрастного спектра *Stipa pennata* L. на северной границе ареала // Интеграция ботанических исследований и образования: традиции и перспективы : Труды Международной научно-практической конференции, посвящённой 125-летию кафедры ботаники (Томск, 12–15 ноября 2013 г.). Томск : Изд-во Том. ун-та, 2013. С. 157–158.

Поступила 15.03.2015 г.; повторно 25.08.2015 г.; принята 03.09.2015 г.

Авторский коллектив:

Подгаевская Елена Николаевна – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории биоразнообразия растительного мира и микобиоты Института экологии растений и животных Уральского отделения Российской академии наук (г. Екатеринбург, Россия).

E-mail: enp@ipae.uran.ru

Золотарева Наталья Валерьевна – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории биоразнообразия растительного мира и микобиоты Института экологии растений и животных Уральского отделения Российской академии наук (г. Екатеринбург, Россия).

E-mail: nvp@ipae.uran.ru

Podgayevskaya EN, Zolotareva NV. Peculiarities of *Stipa pennata* L. growing and population condition at the northern border of its occurrence. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2015;3(31):40-53. doi: 10.17223/19988591/31/4. In Russian, English summary

Elena N. Podgayevskaya, Natalya V. Zolotareva

Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of Russian Academy of Sciences, Ekaterinburg, Russian Federation

Peculiarities of *Stipa pennata* L. growing and population condition at the northern border of its occurrence

Stipa pennata L. is a rare species that is now exposed to extermination at entire extent of its range by ploughing up and overgrazing. In that case the importance of the species studying under conditions of its exclaves is suggested. In Sverdlovsk region the periphery populations are located at long distance from the main range and considered as relict. We investigated population age structure to reveal the rules of morphometric features changes in periphery *S. pennata* populations in the Urals. At the northern border of *S. pennata* occurrence we studied three populations in exclaves located at latitude scale covering two natural zones (forest-steppe and boreal). We showed that feather grass in its northern habitats in the Urals keeps dominating. With that in the northern direction the species abundance decreases in phytocenosis with feather grass participation, and the share of species of steppe and forest-steppe floristic complex increases in total projective cover of the community. This can be explained by aggregation of xerophilous petrophyte-steppe species at most insolated rocky spots which are adverse for zonal vegetation. With northwards advance the decrease of basic features values both in vegetative and generative set in middle-aged individuals of feather grass (the main group providing population reproduction) is noted. All morphometric features in populations are characterized by low or very low variability ($C_v \leq 12\%$). Ontogenetic spectra of the inspected populations are normal and entire, and essentially differ from those of *S. pennata* populations in the main range where the maximum falls on group of old generatives. There are two variants of ontogenetic spectrum formation

in the Middle Urals: in southern populations with intensive seed reproduction a left-side age spectrum is formed with maximum in virginal group; weak seed reproduction in northern population brings about right-sided age spectrum with predominance of subsenile group. Assessment of populations vitality (*IVC*) by individual size spectra revealed the gradient of growth condition worsening from south to north as follows: Zlatoustovskaya (*IVC*=7.75) - Uktusskaya (*IVC*=2.12) - Lenevskaya (*IVC*=0.93). Also in the sequence the main demographic parameters change: decrease in density, revival and substitution indexes, and concurrent increase in senescence index.

Acknowledgments: The work was carried out with financial support of RFBR and Government of Sverdlovsk region, project № 13-04-96057.

The article contains 3 Tables, 1 Figure, 27 References.

Kew words: *Stipa pennata* L.; northern border; periphery populations; Middle Urals; Sverdlovsk region.

References

1. Wagner V, Treiber J, Danihelka J, Ruprecht E, Wesche K, Hensen I. Declining genetic diversity and increasing genetic isolation toward the range periphery of *Stipa pennata*, a Eurasian feather grass: A study along a 3000 km longitudinal gradient. *International Journal of Plant Sciences*. 2012;173(7):802-811.
2. Krasnaya kniga Rossiyskoy Federatsii (rasteniya i griby) [Red list of the Russian Federation (plants and fungi)]. Trutnev JuP, editor. Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK Publ.; 2008. 885 p. In Russian
3. Olonova MV, Shavrova PD. The population variability of the feather grasses section *Stipa* (Poaceae) in the mountain districts of the South of Western Siberia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2009;2(6):81-109. In Russian, English summary
4. Gudkova PD, Olonova MV. Micromorphology of abaxial epidermis of siberian *Stipa* L. leaf blades. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2012;3(19):33-45. In Russian, English summary
5. Speranskaja NJu, Solomonova MJu, Silantyeva MM. Diversity of the feather-grass (*Stipa*) phytoliths in the south of Western Siberia. *Izvestiya Altayskogo gosudarstvennogo universiteta – Izvestia of Altai State University*. 2014;3-1:89-94. In Russian, English summary
6. Bedanokova OA, Vorontsova LI, Mikhaylova NF. Nekotorye osobennosti *Stipa pennata* L. v stepyakh Naurzumskego zapovednika [Some specific biological features of *Stipa pennata* L. in the steppes of the Naurzum reserve]. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel biologicheskiiy – Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*. 1975; 80(2):77-91. In Russian, English summary
7. Serikova VI, Lepeshkina LA, Voronin AA, Kuznetsov BI. Ontogenez kovylya peristogo (*Stipa pennata* L.) [Ontogenesis of *Stipa pennata* L.]. In: *Ontogeneticheskiy atlas rasteniy* [Ontogenetic atlas of plants]. Yoshkar-Ola: Mari State University Publ.; 2013. p. 260-264. In Russian
8. Gannibal BK. The comparative ecologo-phytocoenotical positions of the two feather-grass species (*Stipa pennata* L. and *S. tirsia* Stev.) in the plant communities of Yamskaya Steppe (Belgorod region). *Rastitel'nost' Rossii – Vegetation Russia*. 2011;19:29-54. In Russian, English summary
9. Kirjukhin IV. About some coenotic features of the *Stipa pennata* L. (Gramineae) in Mordovia. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk*. 2011;13(5-1):68-70. In Russian
10. Zaugol'nova LB. Analiz tsenopulyatsiy kak metod izucheniya antropogennykh vozdeystviy na fitotsenoz [Analysis of plant coenopopulations as a method of studying

- anthropogenic effects on phytocoenoses]. *Botanicheskiy zhurnal – Botanical journal*. 1977;62(2):1767-1779. In Russian, English summary
11. Zaugol'nova LB. Ponyatie optimumov u rasteniy [The concept of optimums in plants]. *Zhurnal Obshchei Biologii – Journal of General Biology*. 1985;46(4):444-452. In Russian
 12. Zaugol'nova LB. Struktura populyatsiy semennykh rasteniy i problemy ikh monitoringa [Populations structure of spermatophytes and the questions of their monitoring] [DrSci. Dissertation Abstract, Biology]. St. Petersburg: Saint Petersburg State University; 1994; 70 p. In Russian
 13. Nosova LM. Floro-geograficheskiy analiz severnoy stepi evropeyskoy chasti SSSR [Floristic-geographic analysis of the northern steppes in the European part of the USSR]. Moscow: Nauka Publ.; 1973. 187 p. In Russian
 14. Lomonosova MN. Semeystvo *Stipa* L. – Kovyl'. In: *Flora Sibiri* [Flora of Siberia]. Vol. 2. Novosibirsk: Nauka, Siberian Department Publ.; 1990. pp. 222-230.
 15. Knyasev MS, Solotareva NV, Podgaevskaya EN. Relict forest-steppe plots in the East Urals. *Botanicheskiy zhurnal – Botanical journal*. 2012;97(10):1276-1292. In Russian, English summary
 16. Metodicheskie ukazaniya po ekologicheskoy otsenke kormovykh ugodiy lesostepnoy i stepnoy zon Sibiri po rastitel'nomu pokrovu [Guidelines for ecological assessment of vegetation cover of forage grounds in forest-steppe and steppe zones of Siberia]. Tsatsenkin IA, editor. Moscow: All-Russian Williams Fodder Research Institute Publ.; 1974. 246 p. In Russian
 17. Zverev AA. Informatsionnye tekhnologii v issledovaniyakh rastitel'nogo pokrova [Information technologies in researches of vegetative cover: Text-book]. Tomsk: TML Press Publ.; 2007. 304 p. In Russian
 18. Mamaev SA. Formy vnutrividovoy izmenchivosti drevesnykh rasteniy (na primere semeystva Pinaceae na Urale) [Forms of intraspecific variation of woody plants (the case of Pinaceae family in the Urals)]. Moscow: Nauka Publ.; 1972. 282 p. In Russian
 19. Tsenopopulyatsii rasteniy (osnovnye ponyatiya i struktura) [Plant cenopopulations (main concepts and structure)]. Moscow: Nauka Publ.; 1976. 217 p. In Russian
 20. Zhukova LA. Populyatsionnaya zhizn' lugovykh rasteniy [Population life of meadow plants] Yoshkar-Ola: RIIK "Lanar" Publ.; 1995. 223 p. In Russian
 21. Uranov AA. Vozrastnoy spektr fitotsenopopulyatsii kak funktsiya vremeni i energeticheskikh volnovykh protsessov [Age spectrum of phytocenopopulation as a function of time and energetic processes]. *Nauchnye doklady vysshey shkoly. Biologicheskie nauki*. 1975;2(134):7-33. In Russian
 22. Zhivotovskiy LA. Ontogenetic states, effective density, and classification of plant populations. *Russian Journal of Ecology*. 2001;32(1):1-5.
 23. Glotov NV. Ob otsenke parametrov vozrastnoy struktury populyatsiy rasteniy [On assessing the parameters of plant population age structure]. In: *Zhizn' populyatsiy v geterogennoy srede. Sbornik nauchnykh materialov II Vserossiyskogo populyatsionnogo seminarra* [Life of populations in a heterogeneous environment. Proc. of the II All-Russian population seminar]. Yoshkar-Ola: Periodika Mariy El Publ.; 1998. pp. 146-149. In Russian
 24. Ishbirdin AR, Ishmuratova MM. K otsenke vitaliteta tsenopopulyatsiy *Rhodiola iremelica* Boriss. po razmernomu spektru [On assessing the vitality of *Rhodiola iremelica* Boriss. cenopopulations according to the size spectrum]. In: *Fundamental'nye i prikladnye problemy populyatsionnoy biologii. Uchenye zapiski nizhnetagil'skoy sotsial'no-pedagogicheskoy akademii: materialy VI Vserossiyskogo populyatsionnogo seminarra* [Fundamental and applied problems of population biology. Scientific notes of Nizhny Tagil social and pedagogical academy: processing of the VI All-Russian population seminar]. Nizhny Tagil: Nizhnetagil'skaya gosudarstvennaya sotsial'no-pedagogicheskaya akademiya Publ.; 2004. pp. 80-85. In Russian

25. Parfenov VI. Obuslovlennost' rasprostraneniya i adaptatsii vidov rasteniy na granitsakh arealov [Conditionality of plant species occurrence and adaptations at their range limits]. Minsk: Nauka i tekhnika Publ.; 1980. 205 p. In Russian
26. Martynenko VA, Poletaeva II, Teteryuk BYu, Teteryuk LV. Biology and ecology of rare plants of the Komi Republic. Ekaterinburg, Ural Division RAS Publ.; 2003. 179 p. In Russian, English summary
27. Podgaevskaya EN, Zolotareva NV. Coenopopulations structure, ecological and coenotic characteristics of *Stipa pennata* L. at the northern most limit of its species range. In: *Integratsiya botanicheskikh issledovaniy i obrazovaniya: traditsii i perspektivy: Trudy Mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii, posvyashchennoy 125-letiyu kafedry botaniki* [Integration of botanical studies and education: traditions and prospects. Proc. of the International scientific conference dedicated to the 125th anniversary of the Department of Botany (Tomsk, 12-15 November, 2013). Tomsk: Tomsk State University Publ.; 2013. pp. 157-158. In Russian

Received 15 March;

Revised 25 August 2015;

Accepted 3 September 2015

Author info:

Podgayevskaya Elena N, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Vegetation and Mycobiota Biodiversity, Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of Russian Academy of Sciences, 8 Marta Str., Ekaterinburg 620144, Russian Federation.

E-mail: enp@ipae.uran.ru

Zolotareva Natalya V, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Vegetation and Mycobiota Biodiversity, Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of Russian Academy of Sciences, 8 Marta Str., Ekaterinburg 620144, Russian Federation.

E-mail: nvp@ipae.uran.ru