

**УДК 581.93:502.72(477.75)**

## **ДИНАМИКА ПЕРВИЧНОЙ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ СТЕПНЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ ОПУКСКОГО ПРИРОДНОГО ЗАПОВЕДНИКА**

*Кобечинская В.Г., Отурина И.П., Котолуп М.В.*

*Таврический национальный университет имени В.И. Вернадского, Симферополь, Республика  
Крым, Российская Федерация  
E-mail: valec@home@mail.ru*

Проанализирована природно-антропогенная динамика продукционного процесса в степных фитоценозах Опуцкого природного заповедника за 10-летний период (2002-2012 гг). В результате многолетних наблюдений за показателями изменения состава, строения и продуктивности растительных сообществ на пяти пробных участках выявлены тенденции трансформации растительного покрова. В сравнительном аспекте показаны последствия воздействия пастбищной дигрессии, пожаров, демутиационных процессов, вызывающих изменения в фитоценозах, функционирующих после введения заповедного режима.

**Ключевые слова:** биологическая продуктивность, степные фитоценозы, Опуцкий природный заповедник, динамика фитомассы, энергетический потенциал подстилки.

### **ВВЕДЕНИЕ**

Растительность Опуцкого природного заповедника (ОПЗ), учрежденного в 1998 г., представлена богатым и оригинальным набором фитоценозов, что в настоящее время является редкостью для Керченского полуострова, на большей части которого преобладают антропогенные ландшафты. Сформировавшиеся на сравнительно небольшой территории заповедника (1592,3 га) биогеоценозы отражают многообразие ландшафтов восточного Крыма. Флористическое богатство ОПЗ обусловлено значительной пространственной и временной гетерогенностью условий среды [3]. В ОПЗ произрастает 452 вида высших сосудистых растений из 244 родов, принадлежащих к 62 семействам, что составляет 14,4 % видового состава флоры Крыма и почти 41,8 % флоры всего Керченского полуострова, в том числе 6,0 % (27 видов) – крымские эндемы [1, 2].

На территории ОПЗ хорошо прослеживается многовековое воздействие антропогенного фактора: остатки античных городищ, многоярусные туннели, образовавшиеся после подземной добычи камня при строительстве древнего Пантикапея, а впоследствии и современной Керчи. С другой стороны, благодаря длительному пребыванию территории заповедника в составе военного объекта – испытательного полигона «Чауда», здесь в достаточно хорошем состоянии сохранилась коренная растительность, представленная, главным образом, настоящими и петрофитными степями с фрагментами кустарниковой

растительности, саванноидами, томиллярами, а также кальцепетрофитонными и галофильными комплексами [4, 5].

Целью настоящего исследования явилось изучение динамики первичной биологической продуктивности степных фитоценозов ОПЗ для выявления тенденций демулационных процессов современного развития растительного покрова после введения заповедного режима. В процессе изучения продукционного процесса степей особое внимание уделено подстилке, объединяющей абиотическую и биотическую составляющие биогеоценоза в целостную систему [6, 7, 8]. Количество подстилки – важнейшего компонента любого растительного сообщества – наиболее объективный показатель в оценке интенсивности круговорота веществ с учетом климатических факторов, поэтому выявление энергетического запаса подстилки степей ОПЗ, впервые выполненное для этого региона, представляет большой научный интерес.

#### **МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ**

Сравнительная оценка динамики продуктивности заповедных степных фитоценозов проводилась на основе авторских данных, полученных в процессе исследований в 2002, 2011 и 2012 гг. Для изучения демулационных процессов в степных фитоценозах при снятии пастбищных нагрузок после учреждения заповедника в 2002 г. был заложен профиль от верхнего плато горы Опук на юг к морю шириной 100 м с перепадом высот от 50 до 150 м. По профилю хорошо прослеживается активная мезофитизация растительности из-за образования мощной подстилки, особенно по балкам, главенствующим в рельефе. Вдоль него были выделены 3 ленточные пробные площади по 100 м<sup>2</sup> (участки №№ 1, 2, 3). Участки №№ 4 и 5 (горельники) располагались вблизи границы заповедника на северном склоне горы на высоте 30 и 75 м.

Геоботаническое описание фитоценозов на пяти пробных площадях проведено с использованием общепринятых геоботанических методик [9, 10]. Сбор материала с каждого участка осуществлялся укосным методом в 10-кратной повторности в период максимального развития травостоя (начало июня). Растительные пробы доводили до абсолютно сухого веса в камеральных условиях в лаборатории с последующим разбором фитомассы по видам, которые объединяли в агробиологические группы, выделяя ветошь и подстилку [11].

Энергетический потенциал сухой подстилки рассчитывали по формуле:

$$E_b = 4,5 \text{ ккал/г} \times M,$$

где  $E_b$  – энергия биомассы, 4,5 ккал – энергия 1 г сухого вещества,  $M$  – биомасса из расчета 1 кал = 4,19 Дж [8, 12].

Полученные результаты обрабатывались методами вариационной статистики с использованием прикладных программ Microsoft Word. Ошибка средней величины для данных надземной массы составляла  $\pm 7-12\%$ .

#### **РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ**

Участок № 1, расположенный примерно в 300 м к юго-западу от родника, протянулся в виде ленточной трансекты на высоте 50-70 м по склону крутизной

10-20<sup>0</sup>. Это всхолмленная степь с выходами на поверхность в верхней части участка обломков известняковых пород. Исследования, проведенные в 2002 г., выявили, что на более крутых элементах мезорельефа нагрузка выпаса была достаточно низкой, в результате чего здесь сохранился петрофитный вариант настоящей степи с минимальным почвенным покровом. Выход известняковых пород на поверхность, хорошая инсоляция и прогрев почвы, открытая, хорошо продуваемая местность не создают условия для формирования мощной дернины, она быстро минерализуется. В нижней части участка главенствуют рудеральные виды. Несмотря на высокое флористическое разнообразие и сомкнутость травостоя, на данном участке произошло полное замещение коренного сообщества на производное, обедненное по структуре и сложению. В 2002 г. на участке № 1 выявлена ass. *Salvia pratensis* – *Peganum harmala* – *Elytrigia repens* (пырейно – гармалово – шалфейная ассоциация), которая спустя 10 лет сменилась на ass. *Ephedra distachya* + *Teucrium chamaedrys* – *Festuca rupicola* (типчаково – дубровниково – эфедровую), что свидетельствует об активной перестройке фитоценоза с полной сменой доминантного состава видов. Отсутствие отчуждения травостоя, которое проходило ранее в результате интенсивного выпаса, создало благоприятные условия для вегетативно-подвижных растений с длиннокорневищными, короткокорневищными и корнеотпрысковыми типами корневых систем. Этим объясняется относительно быстрое восстановление сообщества на месте сильно засоренной и угнетенной растительности, особенно в нижней части данной пробной площади.

Участок № 2 был заложен на месте заброшенных огородов воинской части, которая была выведена с этой территории в начале 90-х годов прошлого века, т.е. это полностью вторичный по происхождению участок степной растительности. Растительное сообщество на данной территории находилось на стадии сложной, незамкнутой группировки с переходом от бурьянистой к длиннокорневищной стадии [13]. Здесь выявлена ass. *Agropyron pectinatum* – *Verbascum phoeniceum* – *Falcaria vulgaris* (резаково – коровяково – житняковая ассоциация), которая спустя 10 лет сменилась на ass. *Achillea setacea* – *Bromopsis riparia* – *Galium verum* (подмаренниково – кострецово – тысячелистниковую) с резким снижением общей численности видов за счет выпадения сорных и адвентивных видов.

Участок № 3 расположен на крутом (до 20-25<sup>0</sup>) южном склоне горы Опук на высоте 140-150 м, почвы сильно смыты по профилю с выходами на поверхность плотного известняка, преобладает кальцефильная поликарпическая растительность, которая до учреждения заповедника из-за малой доступности участка не была нарушена. Развитая на этой территории в 2002 г. ass. *Artemisia taurica* – *Stipa capillata* – *Hedysarum candidum* (копеечниково – ковыльно – полынная ассоциация) спустя 10 лет сменилась на ass. *Stipa capillata* – *Artemisia taurica* – *Phlomis pungens* (зопниково – полынно – ковыльную). Вследствие высокой крутизны склона и крайне незначительного слоя образующейся подстилки, которая при высоком уровне инсоляции и устойчивых ветровых потоках быстро минерализуется, мезофитизация на этом участке не наблюдается. Здесь сформировался петрофитный вариант настоящей степи, претерпевший незначительные изменения в сложении в основном

за счет активизации преимущественно клоновой и экотопической мозаики с учетом разнообразия микрорельефа.

Пробный участок № 4 находится на северо-восточном склоне горы Опук с выраженным уклоном 5-10° на высоте 35 м над у. м. На данном участке с 2005 по 2010 гг. периодически происходили пожары. Участок расположен вблизи границы заповедника недалеко от морского побережья, огонь от палов сельскохозяйственных угодий при сильном ветре (в нарушение существующего законодательства, запрещающего подобную деятельность) перебрасывается на заповедную территорию. Запас подстилки здесь крайне незначителен, преобладают длиннокорневищные и корнеотпрысковые растения, быстро восстанавливающиеся после пожара, который обнажает почву и тем самым создает благоприятные условия для внедрения адвентивных растений, поэтому процессы мезофитизации на данном участке не выражены, главенствует ксерофитная растительность, адаптированная к избытку образующихся зольных элементов. На участке сформирована ass. *Festuca rupicola* – *Centaurea salonitana* – *Achillea setacea* (тысячелистниково – васильково – типчаковая ассоциация).

Пробный участок № 5 находится в 500 м от участка № 4, вблизи границы заповедника, на северо-восточном склоне горы Опук с крутизной склона 20-25° на высоте 60 м над у. м. Он также испытывает периодическое пирогенное воздействие, что привело к практически полному разрушению подстилки, выпадению ряда многолетних растений, неустойчивых к пожарам, обилию в составе травостоя однолетников. Здесь выявлена ass. *Achillea setacea* – *Stachys cretica* + [*Inula oculis-christi*] – *Festuca rupicola* (типчаково – девясилково – чистяково – тысячелистниковая ассоциация).

Первичная продукция экосистем является её важнейшей характеристикой, оценкой свободной энергии, которая обеспечивает протекание биологического круговорота [14]. Знание этой величины необходимо как для понимания функционирования фитоценозов, так и для оценки их продукционного потенциала. Эти данные отражают колебания и особенности продукционно-деструкционных процессов в степных фитоценозах с различным режимом существования, а также направленность развития экосистем для данного региона [15]. Количественное изучение слагающих сообщество растений позволяет выявить флуктуации и сукцессии растительного покрова, что важно для фоновых мониторинговых наблюдений в связи с проблемой восстановления растительного покрова заповедника.

Структура и запасы растительного вещества отражают как различия экосистем, так и связи с изменением пространственного размещения на ландшафтном профиле. Большие запасы фитомассы указывают на высокую интенсивность продукционного процесса, накопление мортмассы (опад + подстилка) – на низкую скорость деструкции.

Анализ продукционно-деструкционного процесса на исследуемых участках показал, что распределение растительной биомассы в пространстве было подчинено четкой топологической закономерности: минимальные ее запасы отмечены в экосистемах элювиальной позиции (крутые склоны), а максимальные –

трансаккумулятивной (подножья склонов) с учетом величины предшествующей пахсальной нагрузки.

Количественные соотношения видов и запас фитомассы в растительных сообществах существенно меняется в зависимости от температурного режима и влагообеспеченности [16]. Анализ метеорологических данных по годам исследований выявил значительные различия в погодных условиях (рис. 1). Так, среднегодовые температуры в 2010-2012 гг. существенно не отличались, зимы были теплыми, лишь в феврале 2012 г. средняя температура в зимний период достигала  $-4^{\circ}\text{C}$ .

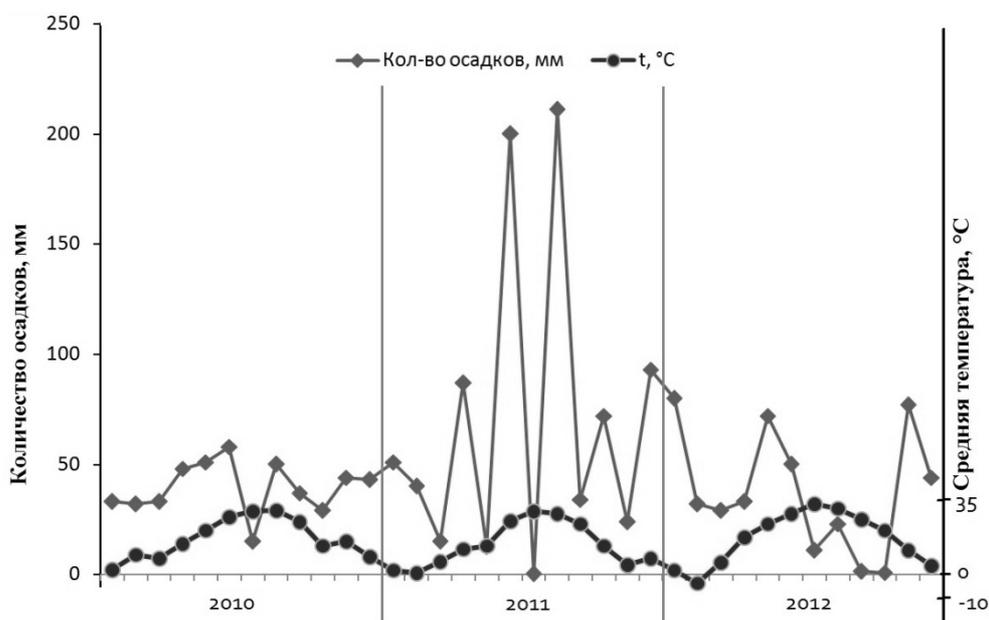


Рис. 1. Изменение гидротермических условий на территории Опукского природного заповедника в 2010-2012 гг.

В весенний период 2012 г. температурные показатели стремительно возросли и в комплексе с большим количеством осадков (более 70 мм) создали благоприятные условия для образования значительного количества фитомассы. Следует отметить, что за 10-летний период прослеживается заметное увеличение среднегодовой температуры воздуха в среднем на  $0,5-0,7^{\circ}\text{C}$  при резком снижении в весенне-летний период количества атмосферных осадков. Особенно засушливыми были 2001, 2002 и 2010 гг. Неблагоприятные гидротермические условия привели к существенному уменьшению запасов почвенной влаги, иссушению верхнего корнеобитаемого горизонта, снижению относительной влажности воздуха в летний период, что негативно повлияло на цикл развития и продуктивность произрастающих здесь растений. Вследствие этого растительный покров трансформировался в сторону усиления его ксерофитизации по крутым склонам овражно-балочного рельефа

заповедника и мезофитизации в связи с накоплением многолетнего степного войлока по днищам балок. Достаточно обильные, но кратковременные осадки в конце мая и июня, а также во второй половине августа препятствовали возникновению пожаров в 2011 и 2012 гг. Напротив, острейший дефицит влаги и высокие температуры в 2010 г. привели к многократным пожарам на участках №№ 4 и 5. Таким образом, запасы формирующейся фитомассы, накопление опада и подстилки четко коррелируют с разногодичной динамикой климатических факторов, ускоряющих или замедляющих накопление растительной биомассы.

Необходимо отметить, что количество первичной продукции каждого конкретного фитоценоза зависит как от метеорологических условий данного года, так и от биологических особенностей видов, слагающих это сообщество. Количественные выражения общей величины растительной массы изучаемых сообществ и соотношения между отдельными её составляющими, а также ход, темп, ритмика образования и разрушения определяются биологическими и морфологическими особенностями компонентов растительного покрова [13]. Масса ежегодно накапливающихся мертвых остатков определяется количеством неразложившихся мертвых остатков прошлых лет, величиной зеленой части надземной массы, отмершей к осени и образующей опад, оставшимися осенью еще на корню зелеными частями растений, отмерших в течение зимы и весны следующего года [6, 17]. Выделяемые в фитомассе укусы биогруппы можно рассматривать в качестве элементарных структурных единиц в общей растительной массе, несущих на себе определенную функциональную нагрузку, а соотношение их и весовые показатели выступают маркерами сезонной динамики продукционно-деструкционных процессов растительного покрова степей заповедника. Показатели продуктивности можно характеризовать и как звенья сукцессионного ряда, каждый из которых представляет ту или иную стадию смены растительного покрова.

Общая продуктивность травостоя в период его максимального развития в 2002 г. была достаточно высокая – от 35,8 до 42,3 ц/га, но в распределении по хозяйственно-ботаническим группам на пробных участках отмечены существенные различия.

На участке № 1 ведущей по запасам (8,3 ц/га) была группа разнотравья, в сложении травостоя бобовые и осоки практически отсутствовали, злаки занимали по весовым показателям 2-е место – 5,8 ц/га (табл. 1). Сорные однолетние виды, большинство которых завершают свое развитие к началу июня, с усилением летней засухи начинают массово отмирать, образуя многолетнюю подстилку. На данном участке суммарная величина продуктивности групп опада и подстилки достигает 63,9 %.

Величина общей биологической продуктивности спустя 10 лет в условиях заповедного режима на участке № 1 возросла почти в 2 раза, составив в 2011 г. 72,9 ц/га, а в 2012 г. – 76,3 ц/га. Особенно значителен прирост объемов многолетнего разнотравья – 28,2–29,7 ц/га, он увеличился почти в 3 раза (табл. 1). Вследствие формирования многолетней подстилки и повышения увлажнения в приземном горизонте более высокая биомасса отмечена у группы осок, хотя её общий объем все еще невелик. Фитомасса достигает 54,3–56,2 % от общей биологической

продуктивности, в 2012 г. ее объем существенно увеличился из-за благоприятного гидротермального режима в конце весеннего периода. На этом участке отмечены самые высокие показатели годовичного опада, т.к. резкое возрастание температуры в начале лета и стабильно высокие температуры в течение всего вегетационного сезона активизировали процесс его формирования.

Таблица 1

Динамика продуктивности пробных площадей Олукского природного заповедника в период максимального развития травостоя

Участки	Годы	Продуктивность, ц/га							
		Злаки	Бобовые	Осоки	Разнотравье	Σ фитомасса	Опад	Подстилка	Общая продукт.
№ 1	2002	5,8 ± 0,7	0,3 ± 0,03	0,01 ± 0,002	8,3 ± 0,9	14,4 ± 1,7	11,7 ± 1,4	13,8 ± 2,3	39,9 ± 2,9
	2011	8,2 ± 0,9	0	0,2 ± 0,02	28,2 ± 3,4	36,6 ± 4,1	12,5 ± 1,3	23,8 ± 2,4	72,9 ± 6,5
	2012	11,4 ± 1,2	0	0,4 ± 0,03	29,7 ± 2,7	41,5,5 ± 3,8	20,0 ± 2,2	14,8 ± 1,6	76,3 ± 6,3
№ 2	2002	7,3 ± 0,8	0	0	4,2 ± 0,4	11,5 ± 1,2	12,6 ± 2,5	11,7 ± 1,3	35,8 ± 2,9
	2011	12,4 ± 1,5	0	0	5,4 ± 0,5	17,8 ± 2,1	11,5 ± 1,3	10,1 ± 0,7	39,4 ± 1,9
	2012	17,5 ± 1,7	0	0	12,6 ± 1,1	30,1 ± 3,6	26,8 ± 2,9	20,7 ± 2,3	77,6 ± 8,1
№ 3	2002	4,7 ± 0,4	1,1 ± 0,05	0	5,9 ± 0,5	11,7 ± 1,4	21,0 ± 2,5	9,6 ± 1,2	42,3 ± 3,7
	2011	10,3 ± 0,8	2,2 ± 0,1	0	7,1 ± 0,8	19,6 ± 2,1	12,6 ± 1,2	6,4 ± 0,7	38,6 ± 4,2
	2012	8,0 ± 0,7	2,9 ± 0,2	0	25,6 ± 2,1	36,5 ± 3,2	14,9 ± 1,7	9,1 ± 0,9	60,5 ± 5,4
№ 4	2002	–	–	–	–	–	–	–	–
	2011	6,3 ± 0,6	0,1 ± 0,01	0	9,3 ± 1,1	15,7 ± 1,6	8,7 ± 0,7	11,6 ± 1,2	36,0 ± 3,4
	2012	12,2 ± 1,5	0,2 ± 0,02	0	25,7 ± 2,8	38,1 ± 3,5	21,4 ± 1,8	13,7 ± 1,3	73,2 ± 7,5
№ 5	2002	–	–	–	–	–	–	–	–
	2011	3,3 ± 0,3	0	0	5,6 ± 0,6	8,9 ± 1,1	3,8 ± 0,5	5,3 ± 0,6	18,0 ± 1,9
	2012	9,1 ± 0,8	0	0	5,0 ± 0,5	14,1 ± 1,5	11,2 ± 1,1	8,5 ± 0,9	33,8 ± 3,1

При изучении интенсивности разложения свежесотмершего травостоя отмечено, что листовые пластинки многих видов разнотравья (тысячелистник, лабазник, герань и др.) разлагаются быстро, а побеговая часть злаков минерализуется медленнее. Темпы разложения отмерших органов растений зависят от их зольного состава, в частности, от количества кремния: наиболее медленно разлагаются отмершие листья пырея, типчака и костра, в которых по данным содержит 2–3% кремния (на абс. сухое вещество) против 0,03–0,3% в фитомассе большинства двудольных [19]. Кроме того, у одних видов процесс побегообразования идет скачкообразно, в сжатые сроки (например, у лабазника обыкновенного), а у других – постепенно, т.е. отмирание вегетативных органов у растений протекает с разной скоростью. У однолетников этот процесс более сжат во времени, у злаков интенсивность отмирания надземных побегов определяется режимом влагообеспеченности корнеобитаемого почвенного слоя.

Самая высокая продуктивность многолетняя подстилка – 23,8 ц/га выявлена в 2011 г. Обилие в ней крупных, плохо разложившихся остатков свидетельствует о недостаточном увлажнении в осенне-зимний период 2010 г. (рис.1). Обильные, хотя

и кратковременные дожди в 2011 г. способствовали активизации минерализации подстилки, поэтому ее объем в 2012 г. в 1,6 раза меньше по сравнению с предшествующим годом (табл. 1). Слой ветоши и подстилки перехватывают влагу летних дождей и тем самым уменьшает влагообеспеченность поверхностных горизонтов почвы, поэтому общий расход почвенной влаги здесь ниже. Подстилка обладает большей гигроскопичностью, противодействуя высыханию почвы летом и содействуя более раннему прогреванию её весной, что сглаживает амплитуды колебания температур на поверхности почвы в течение вегетационного периода [8].

На пробном участке № 2 (вторичная степь) с высокой активностью демутиационных процессов интенсивный переход от бурьянистой к длиннокорневищной стадии, представленной преимущественно злаками, выводит именно эту группу в общей величине продуктивности на первое место – 7,3 ц/га, объем биомассы группы разнотравья почти в 1,5 раза меньше (табл. 1). Минимальное количество осадков в зимний период 2001 г. и острейший дефицит влаги в весенне-летний период 2002 г. способствовал активному формированию опада, который оказался ведущей группой в составе показателей продуктивности (12,6 ц/га). Низкие запасы влаги в 2001 г. год и её дефицит в 2002 г. привели к резкому замедлению процессов минерализации подстилки, тем не менее, ее продуктивность была достаточно высокой (11,7 ц/га), поэтому величина быстро минерализующейся мортмассы на данном участке составила в целом 67,9 %.

Разложение подстилки, осуществляемое различными гетеротрофами, обычно совпадает с периодом наибольшего прироста зеленой массы. Это объясняется сходством оптимальных гидроклиматических условий, необходимых для развития растений, синтезирующих живое вещество, и для организмов, его разлагающих. В разных географических условиях эти процессы протекают различно и также подчинены определенной ритмике, тесно связанной с динамикой климатических факторов [18]. Накопление большого количества ветоши и подстилки резко меняет условия существования растений, в первую очередь, отражаясь на условиях увлажнения приземных слоев воздуха и поверхностных горизонтов почвы. Все это влияет на жизнедеятельность растений, слагающих данное сообщество, приводя к выпадению из травостоя одних и разрастанию других видов.

Спустя 10 лет на пробном участке № 2 в связи активными процессами демутиации, ведущая группа в составе фитомассы представлена злаками (12,4–17,5 ц/га), группа разнотравья по весовым показателям почти в 2 раза меньше, не выделяются биогруппы осок и бобовых. В целом, здесь также наблюдается активный прирост фитомассы, особенно в 2012 г. (30,1 ц/га), но преимущественно за счет обилия однолетних и поликарпических видов, активным формированием плотнокустовых дернин типчака и ковылей. Нарастание мощной дернины подавляет прорастание всходов, ценопопуляции многих видов оказываются более однородными по возрастному составу, в котором преобладают взрослые особи. Постепенное формирование сенильных растений и мощной дернины изменяет количественные соотношения надземной массы живого и мертвого вещества. В 2012 г. общая продуктивность данного фитоценоза выросла в среднем в 2 раза по сравнению с 2002 г. (табл. 1).

На пробном участке № 3 продуктивность разнотравья и злаков составляла 4,7 и 5,9 ц/га соответственно, группа осок практически отсутствовала. Вследствие ксерофитных условий обитания группа бобовых, представленных в основном однолетними видами, имела крайне низкую продуктивность (табл. 1). Неблагоприятный водный режим в 2002 г. в период активной вегетации растений привел к образованию огромной массы опада (21 ц/га). Ветровые потоки и крутизна склона на этом участке также препятствовали накоплению многолетней подстилки, запасы которой составили 9,1 ц/га. В ней отсутствовали перезимовавшие листья и стебли бобовых, полностью минерализованные в осенне-зимний период. Переход листьев летне-зимнезеленых видов в опад в течение весны происходит постепенно, именно они и создают основную массу опада. Содержание годичных отмерших побегов составило 49,6 %. В целом, интенсивная инсоляция, дефицит влаги, сильное иссушение почвы создали негативные условия для большинства произрастающих здесь видов. Таким образом, это растительное сообщество еще не перешло в своем развитии к стадии плотнокустовых злаков, продуцирующих мощную многолетнюю дернину.

Сформировавшееся на участке № 3 растительное сообщество, занимающее самое высокое местоположение, отличается наименьшей продуктивностью. Интенсивная инсоляция, быстрая потеря влаги в почве на склоне, приводит к интенсивному разрушению и выветриванию подстилки, поэтому запасы ее крайне незначительны (6,4–9,1 ц/га) (табл. 1). Разнотравье сохраняет ведущую позицию в этом фитоценозе в течение всех лет наблюдений, увеличивается значимость группы бобовых, наиболее высокая продуктивность на этом участке (60,5 ц/га) отмечена в 2012 г.

Участок № 4 – горельник, в 2010 г. он полностью выгорал в августе и сентябре, поэтому в 2011 г. здесь выявлены достаточно низкие объемы разнотравья и злаков, их суммарная фитомасса составила всего 15,7 ц/га вследствие разрушения гумуса и накопление зольных элементов. Пирогенный фактор приводит к смене ассоциаций и усиливает дигрессию растительности. В 2011 и 2012 гг. пожаров на этой территории не было, вследствие чего в осенне-зимний период произошло активное накопление минерализация опада. Благодаря гигроскопичности подстилки, запасы которой возросли (11,6–13,7 ц/га), повышается влагообеспеченность поверхностных горизонтов почвы, активно прорастают семена малоконкурентных видов, после пожара на обнаженной почве появляется большое количество всходов сорняков, поэтому флористический состав даже в течение последних двух лет сильно изменился по составу. Более устойчивыми к негативным факторам окружающей среды являются длиннокорневищные и дерновинные злаки, они дольше сохраняют способность к возобновлению. По данным А.М. Семеновой-Тянь-Шанской (1977), после пожаров отмирает до 40 % дернин типчака и 20 % ковыля [8]. Эдификаторной синузией становится группа корневищных видов, из травостоя исчезают эфемероиды. Изучение жизненных форм, слагающих пирогенные фитоценозы, выявило, что в первую очередь погибают гемикриптофиты, почки возобновления которых находятся на поверхности почвы и слабо защищены от огня. Например, у полыней сгорают все надземные органы, повреждаются почки

возобновления, поэтому данные растения быстро погибают и выпадают из травостоя. Напротив, типчак и ковыли через год достаточно активно восстанавливают свои позиции, поскольку их почки возобновления находятся вблизи поверхности почвы, и их рост интеркалярный. В 2012 г. общая продуктивность на участке № 4 удвоилась (73,2 ц/га) по сравнению с предшествующим годом.

Участок № 5 расположен на крутом склоне, дождь и ветровые потоки быстро рассеивают как опад, так и подстилку, поэтому запасы их минимальны, а при устойчивом огневом воздействии мортмасса полностью выгорает и не защищает почву от промерзания в зимний период. В 2011 г. общая биологическая продуктивность этого фитоценоза была самой низкой (18 ц/га), но при отсутствии пожаров в течение 2-х последних лет её объем возрос почти в 2 раза (табл. 1). Продуктивность группы разнотравья за годы исследований практически не изменилась (5,0-5,6 ц/га), зато величина этого показателя у группы злаков увеличилась в среднем в 3 раза в основном за счет однолетников и активного разрастания дернин типчака и ковыля. Величина годовой продукции в целом зависит от режима увлажнения первой половины вегетационного периода. Климатические характеристики весны 2012 г. по количеству осадков и величине температур способствовали активному росту фитомассы.

Пожары ведут отбор и по возрастному спектру ценопопуляций многих видов, которые становятся более однородными, в составе их преобладают ювенильные и виргинильные виды.

При установлении заповедного режима и снятии антропогенной нагрузки наблюдается увеличение доли крупнодерновинных злаков (ковылей) и снижение доли мелкодерновинных (типчака), накапливается, в основном за счет мортмассы, надземная биомасса, наблюдается быстрый рост запасов ветоши, а в последующие годы и подстилки. Они предохраняют почвы от промерзания и создают более благоприятные условия для внедрения в травостой семян мезофитных и нехолодостойких видов.

Отношение мортмассы к фитомассе и мортмассы к общей продуктивности в 2002 г. на участке № 1 свидетельствует о значительном превышении величины фитомассы над отмершей массой и быстрой деструкции образующейся ветоши (табл. 2). На участке № 2 на бурьянистой стадии развития фитоценоза фитомасса также существенно превышала объем накапливаемой мортмассы, процессы разложения которой происходят достаточно интенсивно в течение 7-9 месяцев. На участке № 3 объемы фитомассы и мортмассы сбалансированы, но процессы разложения и формирования подстилки крайне замедляются из-за дефицита влаги.

Анализ соотношения этих же показателей в 2011 г. свидетельствует о том, что на участке № 1 начался процесс накопления многолетней подстилки, но из-за климатических факторов он растягивается во времени на 1-1,5 года. На участке № 2 наблюдается ускорение процессов минерализации подстилки, которая разлагается за 9-11 месяцев [20]. На участках №№ 3, 4 и 5 выявлен баланс между фитомассой и отмершей ветошью и подстилкой и удлинение процессов деструкции растительных остатков.

**Таблица 2**

**Соотношение мортмассы фитомассы и общей продуктивности на пробных площадях Опускского природного заповедника**

Участки	Отношение мортмассы к фитомассе			Отношение мортмассы к общей продуктивности		
	2002 г.	2011 г.	2012 г.	2002 г.	2011 г.	2012 г.
№ 1	1 : 1,7	1 : 1,0	1 : 0,7	1 : 0,6	1 : 0,5	1 : 0,4
№ 2	1 : 2,1	1 : 1,2	1 : 1,4	1 : 0,7	1 : 0,7	1 : 0,6
№ 3	1 : 1,0	1 : 1,0	1 : 0,8	1 : 0,5	1 : 0,5	1 : 0,5
№ 4	–	1 : 1,0	1 : 0,9	–	1 : 0,5	1 : 0,6
№ 5	–	1 : 1,0	1 : 1,6	–	1 : 0,5	1 : 0,5

В 2012 г. благодаря благоприятным условиям зимне-весеннего периода и высоким температурным показателям вегетационного сезона при дефиците влаги, особенно во второй половине лета процессы распада подстилки резко замедляются. Активный прирост фитомассы на участках №№ 2 и 5 происходит в основном за счет интенсивного развития злаков и ковылей.

В степных сообществах преобладает однолетний цикл минерализации опада, но вследствие особенностей климата этого региона в отдельные годы данный процесс растягивается на более длительный период. Следовательно, эффективность функционирования степных фитоценозов ОПЗ обеспечивается за счет высокой скорости нарастания биомассы, её отмирания и накопления, т.е. активной трансформации энергии.

Актуальность анализа энергетического потенциала пробных площадей ОПЗ на основе величины показателей подстилки и опада заключается в том, что материалы о накоплении и динамике энергии в степных фитоценозах Керченского полуострова отсутствуют.

Следует заметить, что разграничить опад и подстилку даже в степи бывает очень трудно ввиду отсутствия достаточно ясных критериев для их разделения. Подстилка складывается в основном из отмерших растений и их остатков, находящихся на разных стадиях разложения. Накопление на поверхности почвы отмерших растительных остатков обусловлено ритмикой развития травянистых растений, у которых при наступлении неблагоприятных погодных условий наблюдается понижение жизнедеятельности, характеризующееся отмиранием ассимилирующих органов. Заметное накопление ветоши проявляется к июню за счет отмирания перезимовавших прошлогодних листьев и листьев первой генерации текущего года.

В ходе исследований было установлено, что на пробных площадях ОПЗ запасы подстилки варьировали в пределах 12,3 – 60,0 г/м<sup>2</sup> (табл. 3). Наименьший показатель отмечен на участке № 3, максимальный – на участке № 2 (вторичная степь).

Были проведены расчеты энергетического потенциала подстилки по степным участкам за 2011-2012 гг. Энергетический потенциал подстилки в 2011 г. был на уровне  $0,14 \times 10^6$  –  $0,65 \times 10^6$  Дж/м<sup>2</sup>, в 2012 г. –  $0,23 \times 10^6$  –  $0,65 \times 10^6$  Дж/м<sup>2</sup>, т.е.

заповедный режим создает благоприятные условия для аккумуляции энергии в фитомассе, переходе её в мортмассу, что повышает энергетическую емкость почв.

Таблица 3

Динамика накопления подстилки на пробных площадях ОПЗ

Участок Годы	Биомасса подстилки, г/м <sup>2</sup>	
	2011 г.	2012 г.
№ 1	59,4	37,1
№ 2	24,4	60,0
№ 3	12,3	31,1
№ 4	27,9	33,1
№ 5	16,0	21,5

Минимальные значения аккумулированной в подстилке энергии зафиксированы на участке № 3 в 2011 г., т.к. образовавшийся однолетний опад быстро разрушался, что препятствовало накоплению многолетней дернины на склоне (рис. 2). Наибольший энергетический потенциал отмечен на участке № 1 ( $0,65 \times 10^6$  Дж/м<sup>2</sup>) в 2011 г. и участке № 2 ( $0,65 \times 10^6$  Дж/м<sup>2</sup>) в 2012 г. Пределы колебаний энергетического потенциала на всех пробных площадях, кроме участка № 1, достаточно существенны (рис. 2), что, возможно, обусловлено активностью демутационных процессов после снятия интенсивной пастбищной нагрузки при введении заповедного режима, но в 2012 г. на всех пробных участках четко прослеживается общая тенденция возрастания накопленной энергии.

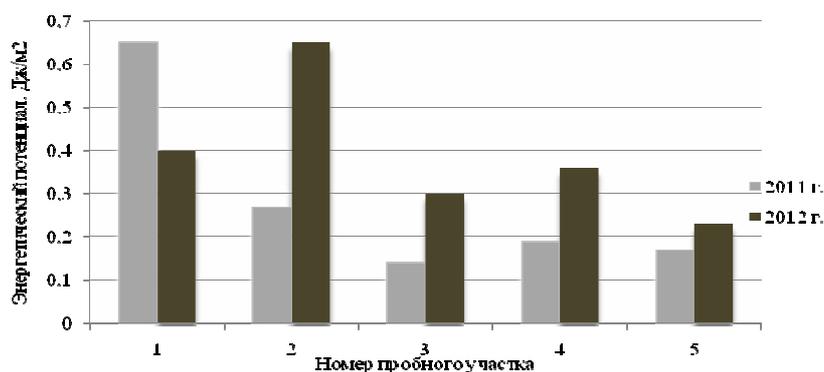


Рис. 2. Энергетический потенциал подстилки пробных площадей ОПЗ

Основной энергетический потенциал в степных экосистемах накапливается в подземном блоке (почвы и подземная часть растений), поэтому надземный блок функционирует в режиме высокой активности фиксации энергии, образования биомассы, её последующего отмирания, накопления мортмассы и перехода в гумус почвы. Аккумуляции энергии в биомассе противодействуют внешние факторы, как климатические (дефицит влаги, периоды засух и низкие зимние температуры), так и организмы–консументы, а также различные виды хозяйственной

деятельности. Введение заповедного режима устраняет влияние антропогенного фактора, в результате устанавливается динамическое равновесие, что стабилизирует экосистемы и повышает эффективность их функционирования.

Я. П. Дидух (2007) оценивает энергетический потенциал фитомассы степных агросистем Крымского полуострова величиной  $0,94 \times 10^6$  Дж/м<sup>2</sup> [21], на заливных лугах лесостепи Украины энергетический потенциал подстилки значительно выше и колеблется от  $0,8 \times 10^6$  до  $16,2 \times 10^6$  Дж/м<sup>2</sup> [22]. Сравнив полученные за годы исследований результаты ( $0,14 \times 10^6$ - $0,65 \times 10^6$  Дж/м<sup>2</sup> в 2011 г.,  $0,23 \times 10^6$  –  $0,65 \times 10^6$  Дж/м<sup>2</sup> в 2012 г.) можно сделать заключение о том, что на территории ОПЗ процесс аккумуляции энергии в почвах при разложении подстилки вследствие особенностей климатического режима протекает значительно медленнее, чем в других регионах.

Поскольку энергетические запасы подстилки тесно коррелируют с весовыми объемами фитомассы, этот показатель можно использовать и для анализа динамики продуктивности природных фитоценозов.

Таким образом, выявленные изменения структуры и продуктивности степных фитоценозов ОПЗ за 10-летний период позволяют прогнозировать происходящие в них процессы и могут служить основой для многолетних мониторинговых исследований.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Изучение закономерностей формирования первичной продуктивности степных фитоценозов Опукского природного заповедника показало, что её количественный и качественный объем, состав и структура находятся в непосредственной зависимости как от метеорологических, орографических и почвенных условий, так и от интенсивности их хозяйственного использования.
2. Одним из главных направлений смен растительности является нивелирование структуры степных травостоев различного исходного состояния под воздействием негативных факторов: пожаров, предшествующего нерегулируемого выпаса, пастбищной дигрессии, осуществляющихся на фоне общей ксерофитизации условий обитания по склонам балок и усиления мезофитизации в понижениях рельефа, вследствие чего возрастает комплексность и мозаичность растительного покрова.
3. Общая продуктивность травостоя в период его максимального развития в 2002 г. колебалась от 35,8 до 42,3 ц/га. На участках №№ 1 и 2 ведущими по биомассе были группы разнотравья и злаков. Вследствие ксерофитных условий обитания биогруппа осок отсутствовала, крайне невысокие значения продуктивности отмечены у группы бобовых, представленных в основном однолетними видами.
4. Значительная фитомасса опада (21 ц/га) обусловлена крайне неблагоприятными условиями водного режима в период активной вегетации растений. Общая биологическая продуктивность в 2011-2012 гг. при установлении заповедного режима на всех пробных участках возросла в 1,5-2 раза.
5. Пирогенный фактор приводит к смене растительных ассоциаций и усиливает дигрессию растительности, на данной территории существенно изменяется флористический состав. На участках, подвергавшихся огневому воздействию в

предшествующие годы (2005-2010 гг.), значения общей биологической продуктивности были минимальными (18-36 ц/га).

6. Анализ соотношений мортмассы к фитомассе и мортмассы к общей биологической продуктивности свидетельствует о том, что на пробных участках начался процесс накопления многолетней подстилки, но из-за климатических особенностей этого региона данный процесс растягивается на длительный период.
7. Заповедный режим создает благоприятные условия для аккумуляции энергии в фитомассе, переходе её в мортмассу, что повышает энергетическую емкость почв Опускского природного заповедника. Поскольку энергетические запасы подстилки тесно коррелируют с весовыми объемами фитомассы, энергетический потенциал подстилки можно использовать для анализа динамики продуктивности природных фитоценозов.

#### Список литературы

1. Корженевский В.В. Инвентаризация флоры Опускского природного заповедника / В.В. Корженевский, С.Е. Садогурский, Т.В. Белич [и др.] // Материалы II научной конференции «Заповедники Крыма. Биоразнообразие на приоритетных территориях : 5 лет после Гурзуфа» (25-26 апреля 2002 г. – Симферополь : Доля, 2002. – С. 115-118.
2. Корженевский В. В. Анализ флоры высших сосудистых растений Опускского природного заповедника / В.В.Корженевский, Л.Э Рыфф // Биоразнообразие природных заповедников Керченского полуострова. Сб. науч. трудов. Никит. бот. сада. – 2006. – Т. 126. – С. 51-73.
3. Кобечинская В. Г. Экологические особенности изменения растительного покрова Опускского природного заповедника // В.Г. Кобечинская, И.П. Отурина, В.Л. Апостолов, В.Б. Пышкин // Фальцфейновские чтения. Сб. науч. трудов. – Херсон : ХДУ, 2003. – С. 149-152.
4. Котова И.Н. Флора и растительность Керченского полуострова / И. Н. Котова // Тр. Никит. бот. сада. – 1961. – Т. 35. – С. 64-168.
5. Исиков В.П. Опускский природный заповедник / В.П. Исиков // Тр. Никит бот. сада. – 2001. – Т. 120. – С. 13-27.
6. Семенова-Тян-Шанская А.М. Накопление и роль подстилки в травяных сообществах / А. М. Семенова-Тян-Шанская. – Л. : Наука, 1977. – 191 с.
7. Царик И.В. Накопление и разложение подстилки в биогеоценозах субальпийского пояса Карпат / И. В. Царик // Автореф. дисс. канд. биол. наук. – Днепрпетровск, 1977. – 29 с.
8. Дідух Я.П. Еколого-енергетичні аспекти у співвідношенні лісових і степових екосистем / Я.П. Дідух // Укр. ботан журн. – 2005. – Т. 62, № 4. – С. 455-467.
9. Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений / Ю. А. Злобин. – Казань : Изд. Казанского гос. ун-та, 1989. – 143 с.
10. Миркин Б.М. Современная наука о растительности / Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова, А. И. Соломещ. – М. : Логос, 2002. – С. 114-144.
11. Титлянова А.А. Изучение биологического круговорота в биогеоценозах. Метод. рук-во / А. А. Титлянова. – Новосибирск : Наука, 1971. – 136 с.
12. Одум Г. Энергетический базис человека и природы / Г. Одум, Э. Одум. – М. : Прогресс, 1978. – 379 с.
13. Работнов Т. А. Луговедение / Т.А. Работнов. – М. : МГУ, 1984. – С. 326-347.
14. Титлянова А.А. Биологическая продуктивность травяных экосистем. Географические закономерности и экологические особенности / А.А. Титлянова, Н.И. Базилевич, В. А. Снытко. – Новосибирск : Наука, 1988. – 134 с.
15. Кобечинская В.Г. Сравнительная характеристика структуры и продуктивность степных фитоценозов Карадагского ландшафтно-экологического стационара и горного массива Эчки-даг / В.Г. Кобечинская // Сб. науч. трудов, посвященных 95-летию Карадагской научной станции и 30-летию Карадагского природного заповедника Национальной академии наук Украины / Под ред. А.В. Гаевской, А.Л. Морозова. – Севастополь : ЭКОСИ-гидрофизика, 2009. – С. 125-136.

16. Ведь И.П. Мезо- и микроклиматическое разнообразие Крыма / И.П. Ведь // Вопросы развития Крыма. – Симферополь : Сонат, 1999. – Вып. 11. – С. 10-12.
17. Ткаченко В.С. Фітоценотичний моніторинг резерватних сукцесій в Українському степовому природному заповіднику / В.С. Ткаченко. – К. : Фітосоціоцентр, 2004. – 183 с.
18. Якуба М.С. Особенности процессов формирования и трансформации подстилки в биогеоценозах Присамарья Днепроовского / М.С. Якуба // Вісник Дніпропетр. ун-ту. Сер біологія. Екологія. – 2002. – Т. 1, вип. 10. – С. 66-71.
19. Быстрицкая Т.Л. Почвы и первичная биологическая продуктивность степей Приазовья / Т. Л. Быстрицкая, В. В. Осычнюк. – М. : Наука, 1975. – 110 с.
20. Базилевич Н.И. Биологическая продуктивность экосистем Северной Евразии / Н. И. Базилевич. – М. : Наука, 1993. – С. 34-89.
21. Дідух Я.П. Порівняльна оцінка енергетичних запасів екосистем України / Я.П. Дідух // Укр. ботан. журн. – 2007. – Т. 64, № 2. – С. 177-194.
22. Орлова Л.Д. Запаси підстилки на заплачних луках лівобережного лісостепу України / Л.Д. Орлова // Укр. ботан журн. – 2012. – Т.69, № 5. – С. 652-661.

## THE DYNAMICS OF PRIMARY BIOLOGICAL PRODUCTIVITY OF STEPPE PHYTOCENOSES IN OPUKSKY NATURAL RESERVE

*Kobechinskaya V.G., Oturina I.P., Kotolup M.V.*

*Taurida National V.I. Vernadsky University, Simferopol, Crimea Republic, Russia  
E-mail: valecHOME@mail.ru*

The natural-anthropogenic dynamics of production process in the steppe phytocenoses of the Opuksky Nature Reserve for a 10-year period (2002-2012) was analyzed. After many years of observing the indicators of changes in the composition, structure and productivity of plant communities on the five pilot sites some trends in the transformation of vegetation were identified. A comparison was made to show the impact of a pascual digression, fires, demutational processes that cause changes in plant communities with the establishment of the protected mode.

The study of regularities in the formation of primary productivity of steppe phytocenoses in Opuksky Nature Reserve showed that its qualitative and quantitative volume, composition and structure are directly dependent on meteorological, orographic and soil conditions, as well as on the intensity of their economic use.

Gross productivity of the herbage during its maximum development in 2002 ranged from 35,8 to 42,3 kg/ha. On the trial sites forbs and grasses were leading among the other plant's groups in biomass. The very poor conditions of water regime during the active growing period stipulate the significant mass of litter (21 q/ha). Gross biological productivity in 2011-2012 during the protected mode on all test sites increased by 1,5-2 times.

Pyrogenic factor leads to a change in plant associations and enhances the vegetation digression; in Opuksky Nature Reserve floristic composition varies considerably. In areas exposed to fires in previous years (2005-2010), the volume of the gross biological productivity was minimal (18-36 hwt/ha).

Analysis of ratios of mortmass to phytomass and mortmass to the gross biological productivity suggests that a process of accumulation of the long-term litter began on the trial sites, but because of the special climatic characteristics of the region in some years, this process extends over a long period.

Reserve mode creates favorable conditions for the accumulation of energy in the phytomass, its transition to mortmass, thereby the energy capacitance of Opuksky Nature Reserve's soils increases. Since energy reserves of the litter are closely correlated with weight volumes of biomass, the energy potential of litter can be used to analyze the dynamics and productivity of natural phytocenoses.

The identified changes in the structure and productivity of steppe phytocenoses of Opuksky Nature Reserve for 10-year period allow to predict the processes occurring in them and can serve as a basis for long-term monitoring investigations.

**Keywords:** biological productivity, steppe plant communities, Opuksky Nature Reserve, the dynamics of phytomass, the energy potential of the litter.

#### References

1. Korzhenevsky V.V., Sadogurskiy S.E., Belich T.V. Inventory of flora Opuksky Nature Reserve. II Science Conf. «Reserves of the Crimea. Biodiversity in priority areas: 5 years after Gurzuf», 115-118. (2002).
2. Korzhenevsky V. V., Ryff L. E. Analysis of the flora of vascular plants of Opuk Natural Reserve. Biodiversity of the natural reserves of the Kerch Peninsula, *Proc. Nikita Bot. Garden*, **126**, 51-73 (2006).
3. Kobechinskaya V. G., Oturina I. P., Apostolov V. L., Pishkin V. B. Ecotopic particular of vegetation's changes of Opuk Nature Reserve, Faltsfeynovsky reading, 149-152 (2003).
4. Kotova I. N. The flora and vegetation of the Kerch Peninsula, *Proc. Nikita Bot. Garden*, **35**, 64-168, (1961).
5. Isikov V. P. Opuk Nature Reserve, *Proc. Nikita Bot. Garden*, **120**, 13-27 (2001).
6. Semenova-Tyan-Shanskaya A. M. Accumulation and role of litter in plant communities, 191 p. (Nauka, 1977).
7. Carik I. V. Accumulation and decomposition of litter in the subalpine zone of the Carpathians biogeocenoses, 29 p. (1977).
8. Diduh Ya. P. Environmental and energy aspects in the ratio of forest and grassland ecosystems, *Ukr. Bot. Journal*, **62**, 4, 455-467 (2005).
9. Zlobin Yu. A. Principles and methods of the study of coenotic plant populations, 143 p. (Kazan State University, 1989) c.
10. Mirkin B. M., Naumov L. G., Solomeshch A. I. The modern science of vegetation, 114-144 (Logos, 2002).
11. Titlyanova A. A. The study of the biological cycle in biogeocenoses 136 p. (Nauka, 1971).
12. Odum G., Odum E. Energy basis of man and nature, 379 p. (Progress, 1978).
13. Rabotnov T. A. Science of meadows, 326-347 (MGU, 1984).
14. Titlyanova A. A., Bazilevich L. A., Snytko V. A. Biological productivity of grassland ecosystems. Geographical patterns and ecological features, 134 p. (Nauka, 1988).
15. Kobechinskaya V. G. Comparative characteristics of the structure and productivity of steppe phytocenoses of Karadag scientific station and Echki-Dag massif, 125-136 EKOSY- hydrophysics, 2009).
16. Ved I. P. Mezo- and microclimatic diversity of Crimea, *Issues of development of the Crimea*, **11**, 10-12 (1999).
17. Tkachenko V. S. Phytocoenotic monitoring reservate succession of Ukrainian steppe nature reserve, 183 p. (Phytosococenter, 2004).
18. Yacuba M. S. Features of the processes of formation and transformation litter in biogeocenoses of Dnieper Prissamara, *Herald Dnepropetrovsk university. Series biology Ecology*, **1**, 10, 66-71 (2002).
19. Bystritskaya T. L., Osychnyuk V. V. Soils and primary biological productivity of the Priazov steppes 110 p. (Nauka, 1975).
20. Bazilevich N. I. Biological productivity of ecosystems in North Eurasia, 34-89 (Nauka, 1993).
21. Diduh Ya.P. Comparative assessment of energy resources of Ukraine, *Ukr. Bot. Journal*, **64**, 2, 177-194 (2007).
22. Orlova L. D. The litter's stocks on the floodplain meadows of the left bank steppe Ukraine, *Ukr. Bot. Journal*, **69**, 5, 652-661 (2012)/

Поступила в редакцию 22.09.2014 г.