

УДК 581.93:502.72(477.75)

ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ СТРУКТУРЫ СТЕПНЫХ СООБЩЕСТВ ОПУКСКОГО ПРИРОДНОГО ЗАПОВЕДНИКА

Кобечинская В.Г., Отурина И.П., Котолуп М.В., Сидякин А.И.

*Таврический национальный университет им. В.И. Вернадского, Симферополь, Украина
E-mail: valecohome@mail.ru*

Исследованы демутиационно-деструкционные процессы и пространственно-временная структура сложения степных фитоценозов в Опукском природном заповеднике. Изучены биоморфологические особенности растений, формирующих эти сообщества. Установлено, что преобладающей биоморфой в исследованных фитоценозах являются поликарпические полурозеточные травянистые растения со стержневыми корневыми системами, в частности, эфемероиды и летне-зимнезеленые виды.

Ключевые слова: степные фитоценозы, Опукский природный заповедник, видовая насыщенность, мозаичность, жизненные формы, биоморфологические признаки.

ВВЕДЕНИЕ

Самым крупным заповедным объектом на южной части Керченского полуострова является Опукский природный заповедник площадью 1592,3 га, из них 62 га акватории Черного моря.

Заповедник был учрежден в 1998 г. согласно Указу Президента Украины от 12.05.98 г. № 459/98 с целью реализации Программы перспективного развития заповедного дела в Украине для сохранения биологического и ландшафтного разнообразия природного комплекса, имеющего большую природоохранную ценность. Территория Опукского природного заповедника включает плато и склоны горы Опук высотой около 185 м над у. м. – одной из самых высоких вершин Керченского полуострова, а также солёное Кояшское озеро и береговую зону моря с островами Скалы-Корабли.

В соответствии с климатическим районированием Опукский природный заповедник относится к Керченскому причерноморскому району, который характеризуется очень засушливым, умеренно-жарким климатом с довольно мягкой зимой и максимально низкими величинами коэффициентов увлажнения почв [1]. Почвенный покров, сформированный на каменисто-щебнисто-глинистых карбонатных отложениях известняков, глинистых сланцев, реже конгломератов, отличается большой пестротой [2].

С учетом флористического районирования эту территорию можно отнести к Опукскому подрайону Керченского флористического района Керченско-Гаманского округа Крымско-Новороссийской провинции [3].

Растительность заповедника представлена, главным образом, настоящими и петрофитными степями, саванноидами, томиллярами, а также

кальцепетрофитонными и галофильными комплексами [4, 5]. По данным инвентаризации отдела флоры и растительности Никитского ботанического сада [6, 7], на территории Опуцкого природного заповедника 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, из которых 6,0 % – крымские эндемы. Для такой сравнительно небольшой территории уровень эндемизма очень высок (27 видов), и по этому показателю данный заповедник приближается к горной части Крымского полуострова.

Флора заповедника имеет большую соэологическую ценность, поскольку 8,4 % ее видового состава относятся к раритетному генофонду. Разнообразие условий обитания определяет уникальность флористического разнообразия Опуцкого природного заповедника.

Благодаря тому, что территория заповедника длительное время входила в состав закрытого военного объекта, многие элементы биоты и заповедные ландшафтные комплексы сохранились в относительно стабильном состоянии. Наряду с достаточно хорошей изученностью флоры высших сосудистых растений Опуцкого природного заповедника, детальных исследований горизонтальной структуры растительности и флористического состава различных фитоценозов ранее не проводилось. Единична работа по отдельным показателям биоморфологических характеристик растений для этой территории [7], поэтому изучение перестройки структуры растительности Опуцкого природного заповедника с учетом пространственно-временных характеристик несомненно актуально. В связи с этим целью настоящей работы являлось углубленное изучение указанных характеристик растений, а также сукцессионных процессов развития степной растительности данного заповедника с учетом воздействия антропогенных факторов в 2002 и в 2012 гг.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для исследования демулационных процессов в растительном покрове при снятии пастбищных нагрузок в 2002 г. на территории Опуцкого природного заповедника был заложен профиль от верхнего плато на юг к морю шириной 100 м с перепадом высот от 50 до 160 м. По профилю хорошо прослеживается активная мезофитизация растительности из-за образования мощной подстилки, особенно по балкам, главенствующим в рельефе. Вдоль профиля были выделены 3 пробные площади по 100 м² (участки №№ 1, 2, 3). Спустя 10 лет, в 2012 г., на этих же участках были повторены идентичные исследования. К сожалению, в настоящее время вследствие периодических палов на прилегающей территории огонь в наиболее засушливый летний период охватывает и часть степных сообществ заповедника, поэтому в 2012 г. для анализа последствий воздействия пирогенного фактора на растительный покров вблизи границ заповедника на северном склоне на высоте 30-75 м были выбраны еще 2 участка (№№ 4 и 5).

На пяти пробных площадях проведено геоботаническое описание фитоценозов с использованием стандартных фитоценологических методов [8]. Выявлялся полный

флористический состав с определением постоянных и временных доминант, обладавших высокими показателями встречаемости, определялись общее проективное покрытие, а также вертикальная и горизонтальная структура сообществ. Видовая насыщенность изучалась соответственно на учетных участках площадью 0,1 м² (в 50-кратной повторности), 0,25 и 1 м² (в 20-кратной повторности), оценивался тип мозаичности, картировались элементы мозаики и выявлялся их флористический состав. Анализ спектра биоморфологической структуры флористического состава пробных площадей осуществлялся на основе данных «Биологической флоры Крыма» В.Н. Голубева (1996) и собственных исследований. Номенклатура таксонов приведена согласно Mosyakin, Fedoronchuk (1999) [10] с дополнениями А.В. Ены (2012) [11].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

По данным службы охраны Опуковского природного заповедника, до образования заповедника практически круглый год на этой территории выпасалось 3-5 тыс. овец и около 500 голов крупного рогатого скота. Для активизации кормовой базы животных местными жителями проводилось регулярное выжигание многолетней стерни, что привело на доступных для выпаса участках к формированию упрощенных по структуре степных сообществ сбойного типа с обилием однолетников и сорных видов.

Учреждение заповедника в 1998 г. с введением жесткого охранного режима и полным снятием пастбищной нагрузки на его территорию способствовало интенсификации демулационных процессов восстановления коренной растительности. Следует отметить, что вокруг заповедника нет буферной зоны. Его территория соседствует с прилегающими сельхозугодиями, а ликвидация местного сельхозпредприятия и прекращение обработки большей части сельскохозяйственных земель привели к интенсивному зарастанию полей сорной растительностью и активной инвазии её на территорию заповедника.

Участок № 1, расположенный примерно в 300 м к юго-западу от родника, протянулся в виде ленточной трансекты (высоты 50-70 м) по склону крутизной 10-20°. Это всхолмленная степь с выходами в верхней части участка обломков известняковых пород на поверхность. Структура растительности изучалась по элементам мозаики (табл. 1). 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. На данном участке отмечена наиболее высокая видовая насыщенность (19,1 видов/м²), в составе сообщества преобладают поликарпические травы, незначительно участие сорных видов, сравнительно низкое общее проективное покрытие травостоя (75-85%) обусловлено скальными обнажениями. Встречаемость видов суммарно отражает равномерность распределения растений в сочетании с их

ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ СТРУКТУРЫ...

обилием. Виды, имеющие низкую встречаемость, распределены по участку разрежено.

Таблица 1

Сравнительная характеристика структуры степной растительности на пробных площадях Опускского природного заповедника в 2002 и 2012 гг

Участки	Годы	Общее число видов	Общее проективное покрытие, %	Видовая насыщенность на участках площадью			Элементы Мозаики	Средняя высота генератив. побегов, см	Встречаемость по классам, %				
				0,1 м ²	0,25 м ²	1,0 м ²			100-80	61-80	41-60	21-40	1-20
№ 1	2002	65	75-85	10,1/ 8-14	11,4/ 9-15	19,1/ 17-28	7	45	0	2	4	13	46
	2012	54	90-100	6,2/ 3-11	8,2/ 4-10	13,7/ 7-23	10	36	1	1	1	6	45
№ 2	2002	74	90-95	7,4/ 4-14	10,7/ 10-12	19,8/ 14-24	9	65,1	0	2	3	9	60
	2012	53	80-95	5,8/ 3-10	6,3/ 4-9	17,2/ 12-29	6	54,5	0	0	2	7	44
№ 3	2002	53	50-60	6,8/ 6-12	12,6/ 11-15	15,9/ 10-18	7	35,4	0	0	4	5	44
	2012	49	60-65	6,4/ 5-11	11,5/ 6-15	15,3/ 6-17	6	33,5	0	0	2	4	43
№ 4	2012	49	85-90	8,5/ 5-14	9,7/ 8-19	20,4/ 18-23	8	30,7	1	0	5	9	34
№ 5	2012	47	80	8,1/ 5-12	8,5/ 5-14	18,7/ 15-22	6	27,5	0	2	1	10	34

Преобладание в общем сложении травостоя видов с низкой встречаемостью (46 из 65 выявленных видов) свидетельствует о значительной неоднородности сложения фитоценоза, низкой численности ценопопуляций этих растений и крайне диффузном, вплоть до случайного, видовом наборе.

Виды, имевшие высокие показатели встречаемости (до 60%), – *Valerianella rimosa*, *Salvia pratensis*, *Phlomis pungens*. Чаще всего (до 80%) на учетных площадках встречались *Acinos eglandulosus* и *Bromus squarrosus*. В нижней части участка № 1 главенствовали рудеральные виды. Несмотря на достаточно высокое флористическое разнообразие и сомкнутость травостоя, на участке № 1 произошло полное замещение коренного сообщества на производное, обедненное по структуре и сложению. Очевидно, что этот участок претерпел существенные перестройки в составе и сложении микрогруппировок в связи с величиной рекреационной нагрузки. Данный участок находится в состоянии демулационных процессов, но прежний перевыпас сильно разрушил часть сообщества, поэтому процесс восстановления еще очень далек до завершения. В 2002 г. на этом участке сформировалась ass. *Salvia pratensis* – *Peganum harmala* – *Elytrigia repens*. Субдоминанты: *Achillea setacea*, *Acinos eglandulosus*, *Bromus squarrosus*, *Medicago*

romantica. Было выявлено 7 микрогруппировок, обусловленных различными типами мозаичности: экотопической, клоновой, зоогенной и антропогенной.

Через 10 лет (в 2012 г.) на участке № 1 произошла перестройка растительности с полной сменой доминантов, существенно изменился флористический состав, из-за выпадения сорных видов уменьшилась его численность (54 вида). Теперь здесь доминируют *Ephedra distachya*, *Festuca rupicola* и *Teucrium chamaedrys*. Субдоминанты: *Achillea setacea*, *Carex melanostachya*, *Dactylis glomerata*. Наибольшую площадь (почти 45 м²) занимают заросли эфедры, тогда как остальные микрогруппировки по площади сравнительно небольшие (от 0,5 до 5 м²). Именно на этом участке выявлено самое высокое число (10) элементов мозаики. Интенсивное развитие эфедры и высокая сомкнутость травостоя (проективное покрытие возросло до 90-100%) привело к накоплению мелкозема и формированию устойчивой многолетней подстилки, противодействующей смыву почвенного профиля. На этом участке за прошедший десятилетний период почти в 1,5 раза снизилась и видовая насыщенность (табл. 1), что свидетельствует об активной перестройке данного фитоценоза. Отсутствие отчуждения травостоя, которое проходило в прошлом в результате выпаса, вызывает изменения в численности зоокомпонентов, что также оказывает косвенное влияние на растительность. Более благоприятно складываются условия для вегетативно размножающихся растений, на границе нижней части участка выявлены небольшие кусты шиповника и терна. Вода, испаряясь в атмосферу в жаркие летние дни, увеличивает влажность приземного слоя воздуха заповедного участка внутри самого травостоя, что способствует активизации вегетативного побегообразования и выпадения однолетников в травостое.

На участке № 1 к 2012 г. сформировалась ass. *Ephedra distachya* + *Teucrium chamaedrys* – *Festuca rupicola*. Субдоминанты: *Achillea setacea*, *Carex melanostachya*, *Stípa capillata*.

Элементы клоновой и экотопической мозаики на участке № 1 представлены следующими видами: *Ephedra distachya*, *Stípa capillata*, *Teucrium chamaedrys*, *Galium verum*, *Dactylis glomerata*, *Linum euxinum*, *Sonchus arvensis*, *Euphorbia praecox*, *Verbascum lychnitis*.

Следовательно, демутиационные процессы растительности на участке № 1 еще далеки до завершения. Пока 15-летний заповедный режим на этой территории привел к активному развитию корневищной растительности, усилению процессов мезофитизации из-за увеличения влагозадержания, к структурной и флористической перестройке этого сообщества и полной смене доминантного состава, активизации процессов закустаривания по балкам.

Участок № 2, расположенный у подножья склона на высоте 110 м над у. м., слабо всхолмленный с крутизной 5-10⁰, был заложен на месте заброшенных огородов воинской части, которая была выведена с этой территории в начале 90-х годов. Это полностью вторичный по происхождению участок степной растительности.

Флористический состав данного фитоценоза в 2002 г. был обусловлен активным внедрением в разрушенное сообщество адвентивных и сорных видов, главенствовали однолетники. По классификации этапов демутиационного процесса

данное сообщество находилось на стадии сложной, не замкнутой группировки с переходом от бурьянистой к длиннокорневищной стадии. Флористический состав был не постоянен, новые растения могли легко в него проникать, характерны скопления отдельных видов. Ярусы только намечались, но уже становилось заметным взаимное влияние растений друг на друга, внедрялись различные жизненные формы, поэтому с увеличением размеров учетной площади при оценке встречаемости видовая насыщенность на единицу площади существенно не возрастала (табл. 1). Здесь в 2002 г. было выявлено самое высокое флористическое богатство – 74 вида, которое снизилось спустя 10 лет до 53 видов преимущественно за счет формирования компонентов степных сообществ – ковылей, типчака и тонконога, и постепенно эта территория приобретает облик целинной степи.

На примере этого участка можно четко наблюдать четыре стадии восстановления степной растительности: бурьянистую, корневищных злаков, дерновинных злаков и вторичной целины [12]. Продолжительность этого процесса зависит от биотопических условий, режима увлажнения и богатства почвы. Здесь сформировалась мощная многолетняя подстилка, обладающая большой гигроскопичностью, способствующая в зимнее время накоплению снега и задерживающая высыхание почвы летом и прогревание её весной, сглаживая амплитуды колебаний температур на поверхности почвы в течение вегетационного периода. Обилие крупных, плохо разложившихся остатков подстилки свидетельствует о низком уровне увлажнения приземного слоя в летний и осенне-зимний период, поэтому однолетние виды становятся малоконкурентными по отношению к длиннокорневищным и плотнокустовым поликарпическим травам.

Общий расход почвенной влаги на этой территории низкий, что создает благоприятные условия для активизации формирования целинной степи. Эдификаторной синузией становится группа корневищных злаков, менее четко выражена группировка рыхлокустовых злаков. В 2002 г. была выявлена ass. *Agropyron pectinatum* – *Verbascum phoeniceum* – *Falcaria vulgaris*. Субдоминанты: *Eryngium campestre*, *Linum squamulosum*, *Xeranthemum annuum*. В 2012 г. на этом участке произошла полная смена доминантных видов и здесь сформировалась ass. *Achillea setacea* – *Bromopsis riparia* – *Galium verum*. Субдоминанты: *Linum austriacum*, *L. squamulosum*, *Dactylis glomerata*, *Euphorbia peplis*. Элементы мозаики участка № 2: *Achillea setacea*, *Phlomis pungens*, *Galium verum*, *Linum squamulosum*, *Dactylis glomerata*, *Euphorbia peplis*.

На данном участке с 2002 по 2012 гг. число элементов мозаики уменьшилось с 9 до 6, из однолетников сем. Poaceae можно выделить виды родов *Aegilops*, *Bromus*., *Hordeum*, *Taeniatherum*, из сем. Brassicaceae – виды родов *Alyssum*, *Diplotaxis*, *Draba*, *Erophila*, *Erysimum*, *Lepidium*, *Sisymbrium* и др. Следовательно, участок № 2 находится на переходной стадии развития от однолетних, еще обильно представленных видов к плотнокустовым поликарпическим травам. За последние 10 лет на этом участке отмечается значительная дисперсия в сложении сообществ, в нем идут активные перестройки особенно горизонтальной и синузальной структуры растительного покрова. Активизирующиеся сукцессионные процессы существенно меняют режим освещенности и конкурентные отношения между

видами, что также приводит к снижению как видовой насыщенности, так и встречаемости видов.

Участок № 3 расположен на крутом (до 20-25⁰) южном склоне горы Опук на высоте 140-150 м, почвы сильно смыты по профилю с выходами плотного известняка на поверхность, преобладает кальцефильная поликарпическая растительность, которая до учреждения заповедника не была нарушена из-за её малой доступности. Здесь выявлено наиболее низкое общее проективное покрытие (50-60%), которое спустя 10 лет возросло незначительно (до 60-65%). Видовая насыщенность за прошедшее десятилетие также практически не изменилась (табл. 1). На данной территории преобладают виды с низкой встречаемостью (1-20%), что характерно для степной растительности различных регионов [13–15]. Незначительное уменьшение флористического состава связано с выпадением ранневесенних однолетников, но значимость видов в сложении травостоя претерпела изменения. Если в 2002 г. на данном участке была развита ass. *Artemisia taurica* – *Stipa capillata* – *Hedysarum candidum*, субдоминанты: *Centaurea salonitana*, *Euphorbia petrophila*, *Marubium peregrinum*, то спустя 10 лет произошли смены в доминантном составе сообщества, которое можно охарактеризовать как ass. *Stipa capillata* – *Artemisia taurica* – *Phlomis pungens*. Субдоминанты: *Salvia nemorosa*, *Euphorbia stepposa*, *Haplophyllum suaveolens*, *Marubium peregrinum*. На участке № 3 из-за крутизны склона и крайне незначительного слоя образующейся подстилки, которая быстро минерализуется и смывается, отсутствует мезофитизация. 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, но по занимаемой площади эти микрогруппировки достаточно малы (от 0,7 до 2-3 м²). Низкорослость (33,5-35,4 см) и разреженность травостоя свидетельствуют об остром дефиците влагообеспеченности.

Состав компонентов мозаичных пятен представлен следующими видами: *Phlomis pungens*, *Artemisia taurica*, *Medicago romanica*, *Salvia verticillata*, *Euphorbia glareosa*, *Galium verum*, *Stipa capillata*.

Пробный участок № 4 находится на северо-восточном склоне горы Опук с выраженным уклоном 5-10⁰ 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 нарушении существующего законодательства, запрещающего подобную деятельность) перекидывается на заповедную территорию. Запас подстилки крайне незначителен, преобладают длиннокорневищные и корнеотпрысковые растения, быстро восстанавливающие свои позиции после пожара. Пожар обнажает почву, создает благоприятные условия для внедрения адвентивных растений, поэтому процессы мезофитизации здесь не выражены, главенствует ксерофитная растительность, адаптированная к избытку образующихся зольных элементов. Почвенный профиль здесь достаточно мощный (горизонт А до 27 см). На участке сформирована ass. *Festuca rupicola* – *Centaurea salonitana* – *Achillea setacea*. Состав видов, формирующих мозаичные пятна: *Achillea*

setacea, *Anthemis ruthenica*, *Centaurea saloniata*, *C. solstitialis*, *Salvia nemorosa*, *Potentilla recta*, *Artemisia taurica*, *A. austriaca*.

Участок № 5 находится в 500 м от участка № 4 на северо-восточном склоне горы Опук на высоте 60 м над у. м., вблизи границы заповедника, крутизна склона более высокая – 20-25°. На этой территории также периодически возникают пожары, что привело к практически полному уничтожению подстилки, выпадению ряда многолетних растений, неустойчивых к огневому воздействию, обилию в составе травостоя однолетников. Здесь выявлена ass. *Achillea setacea* – *Stachys cretica* + [*Inula oculis-christi*] – *Festuca rupicola*. Вследствие интенсивного смыва почв по склону при уничтожении растительности в результате огневого воздействия число элементов мозаики на данном участке самое низкое. Состав видов, формирующих мозаичные микрогруппировки: *Eryngium campestre*, *Inula oculis-christi*, *Stachys cretica*, *Achillea setacea*, *Salvia verticillata*, *Seseli tortuosum*.

По сравнению с другими участками фитоценозы на участках №№ 4 и 5 имеют самый низкий флористический состав (49 и 47 видов соответственно), но видовая насыщенность здесь достаточно высокая за счет обилия однолетних и сорных видов, легко проникающих в разрушенные пожарами фитоценозы: на участке № 4 – 20,4 видов/м², на участке № 5 – 18,7 видов/м². Следует отметить, что число видов с низкой встречаемостью на этих участках значительно меньше (69,3-72%) и достаточно значима группа со средней встречаемостью (21-40%) – 18,4-21,3% от общего числа видов, что сближает данные участки с участком № 2 – вторичной степью. При огневом воздействии, прежде всего, выпадают стержнекорневые виды, у которых почки возобновления расположены на уровне почвы или в полностью сгорающей подстилке. Растения, способные к вегетативному размножению и имеющие углубленные в почве почки возобновления, после огневого воздействия отрастают, а обилие доступных зольных элементов при замедленном их вымывании с поверхности почвенного покрова из-за летнего дефицита осадков создает благоприятные условия для быстрого развития побегообразовательных процессов в этот же вегетационный сезон. Кроме того, разрушение экологических ниш обитания многих видов создает благоприятные условия для внедрения семян новых видов, особенно адвентивной флоры, поэтому в составе этого фитоценоза так высоко число однолетних видов, в том числе представителей сегетальной и рудеральной растительности. Дерновинные злаки оказываются более стойкими к воздействию огня и дольше сохраняют свою способность к возобновлению. Так, после летних пожаров отмирает лишь около 40% дернин типчака и 20% ковыля [16]. Но с другой стороны, пожары вызывают омоложение ценопопуляций ковылей и злаков и усиливают формирование пространственной неоднородности сложения растительного покрова. Следует отметить, что выявленное количество видов по участкам (13,7-20,4 видов/м²) характерно для петрофитных степей на известковых обнажениях в предгорьях Крыма (17,5-18,7 видов/ м²) [17]. Эти показатели также несколько выше данных по встречаемости для степных сообществ Карадагского природного заповедника и горного массива Эчки-Даг [18]. Следовательно, не только распашка и выпас домашних животных в прошлом, но и пожары существенно изменяют как взаимоотношения между растениями, так и

флористический состав фитоценозов в целом, поэтому говорить о стабильности сложения растительного покрова на пробных площадях Опукского природного заповедника даже в условиях 15-летнего заповедного режима пока рано.

В 2012 г. наибольшее число элементов мозаики (10) зарегистрировано на участке № 1, что обусловлено большим разнообразием условий существования растений (перепад высот, фрагменты выходов известняка, различные условия водного режима, влияние выпаса до учреждения заповедника и пр.). На втором месте в этом ряду по числу элементов мозаики – участок № 4. Более высокий показатель элементов мозаики (8), по сравнению с остальными пробными площадями обусловлен как частым воздействием огня на растительность, так и самым мощным почвенным профилем, создающим при разнообразии микрорельефа оптимальные условия для реализации многообразия горизонтальной структуры адаптированным к этим условиям растениям.

Анализ эколого-морфологической структуры флоры заповедника имеет важнейшее значение для познания её развития, выявления ее экологического своеобразия и планирования природоохранных мероприятий. В результате проведенных исследований установлено, что общий спектр флоры заповедника [7] и флора пробных площадей практически аналогичны. Лидирующие позиции занимают представители семейств Poaceae, Asteraceae и Fabaceae., далее с небольшим отрывом следуют семейства Brassicaceae, Lamiaceae, Caryophyllaceae и Apiaceae.

Исходя из анализа ареалогической структуры [7, 9, 19], можно заключить, что флора Опукского природного заповедника относится к средиземноморскому типу. Наиболее крупную группу во флоре пробных площадей формируют виды Переходного европейско-средиземноморского и Переходного средиземноморско-евроазиатского степного ареалов (61 вид). Самое большое их количество произрастает на участке № 3. Напротив, на участках №№ 2, 4 и 5 нарушенные экотопы заселены, в значительной мере, видами с ареалом голарктического типа из голарктической, палеарктической, западно-палеарктической и европейской групп.

Анализ структуры флоры пробных площадей по основной биоморфе (рис. 1) свидетельствует о ведущей роли в растительном покрове Опукского природного заповедника поликарпических трав – 41,4% [7]. На всех пробных площадях преобладающей биоморфой также являются поликарпические травы (41,4-71,5%), но более всего их на участках №№ 4 и 5, т.к. при огневом воздействии в первую очередь выпадают однолетники. На участках №№ 1 и 2 высока доля (35,1-37,8%) озимых и яровых однолетников, что характерно и для всего заповедника (36,9%). Данные виды (*Alyssum desertorum*, *Camelina microcarpa*, *Crepis micrantha*, *Xeranthemum annuum* и др.) формируют фитоценозы, в которых идут активные демулационные процессы. На остальных площадях в составе растительности их доля уменьшается (12,2-18,3%). На пробных площадях №№ 3 и 5, как и во флоре заповедника в целом, более существенную роль играют монокарпики (26,5-17,0%): *Rumia crithmifolia*, *Jurinea sordida*, *Tragopogon dubius*, *Melilotus officinalis*, *Althaea hirsuta*, *Verbascum lychnitis* и др. Численность полукустарничков в составе растительности всего заповедника составляет 7,5%, тогда как во флоре Крыма их количество меньше – 5,5% [9]. Данная группа наиболее хорошо приспособлена к

резкой смене климатических условий и глинистым почвам Опукского природного заповедника. На пробных площадях полукустарнички представлены пятью видами: *Artemisia taurica*, *Galium praepilosa*, *Teucrium chamaedrys*, *T. polium*, *Thymus callieri*. В остальные биоморфологические группы входит незначительное количество видов.

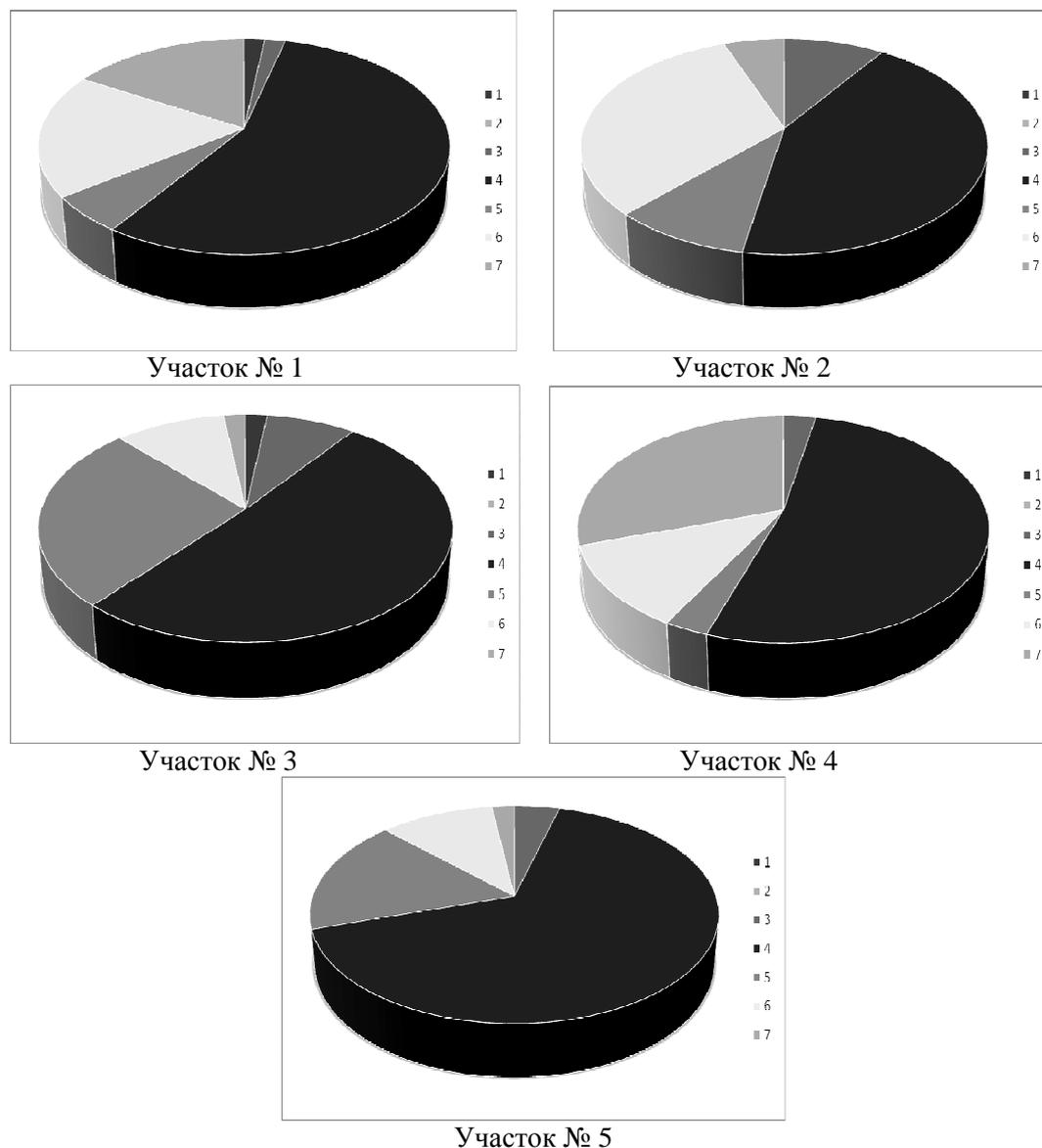


Рис. 1. Состав флоры пробных площадей Опукского природного заповедника по типу основной жизненной формы: 1 – кустарнички, 2 – полукустарнички, 3 –

полукустарнички, 4 – поликарпические травы, 5 – монокарпики, 6 – озимые однолетники, 7 – яровые однолетники.

Характеристика биоморфологических структур растений должна учитывать специфику надземных и подземных органов в их единстве и взаимообусловленности, в неразрывной связи с процессами онтогенеза, поскольку корневая система и подземные побеговые органы образуют единую биоморфологическую структуру, обеспечивающую жизнедеятельность видов. Классификация видов, приведенная в данной работе, основана на эволюционно-генетическом подходе к биоморфологическим структурам подземных органов [13], виды стержнекистекорневого и кистекорневого рядов объединены в одну группу.

На территории заповедника [7] и во всех изученных ассоциациях преобладает группа растений со стержневыми корневыми системами (59,2-63,8%) (табл. 2), самые высокие показатели (75,5%) отмечены на участке № 2 – вторичной степи. Это существенно отличает сообщества Опукского природного заповедника от нагорной луговой степи яйлы, где ведущими в составе растительности являются растения кистекорневого ряда – 68% [20]. Число короткокорневых и среднекорневых растений близко, но значительно больше растений со стержневой системой глубокого залегания, что является закономерным, поскольку острый дефицит влаги на протяжении вегетационного периода, а также глинистый тип почвы с быстрым иссушением верхнего горизонта способствуют отбору видов с глубококорневой системой (42,8-53,7%), особенно много таких растений выявлено на участке № 3 (54,7%).

Таблица 2

Состав биоморф пробных площадей Опукского природного заповедника (ОПЗ) по типу корневой системы и глубине её залегания

Биоморфа	Флора ОПЗ		Участки									
			№ 1		№ 2		№ 3		№ 4		№ 5	
	кол-во	%	кол-во	%	кол-во	%	кол-во	%	кол-во	%	кол-во	%
Стержнекорневые	339	75,0	33	61,1	40	75,5	29	59,2	30	61,2	30	63,8
Кистекорневые	113	25,0	21	38,9	13	24,5	20	40,8	19	38,8	17	36,2
Итого	452	100	54	100	53	100	49	100	49	100	47	100
Короткокорневые	142	27,4	17	31,5	13	24,5	14	28,6	16	32,7	16	34,1
Среднекорневые	123	27,2	13	24,1	11	20,8	13	26,5	12	24,5	7	14,8
Глубококорневые	205	45,4	24	44,4	29	54,7	22	44,9	21	42,8	24	51,1
Итого	452	100	54	100	53	100	49	100	49	100	47	100

По этим параметрам изучаемые сообщества существенно отличаются от степей иных территорий. Так, на яйле преобладают в основном короткокорневые виды, [21], в предгорной зоне Крыма – среднекорневые (36,1-43,2%) [18].

При характеристике надземных органов применительно к задачам познания структуры фитоценозов, используются наиболее существенные, четко выраженные признаки, допускающие возможность сравнения растений, принадлежащих к различным экологическим группам и жизненным формам. Распределение биоморф флоры пробных площадей по группам в зависимости от структуры надземных побегов близко к распределению их по всему заповеднику. Главенствующую роль на всех участках занимают полурозеточные растения (59,3-61,2%) (рис. 2).

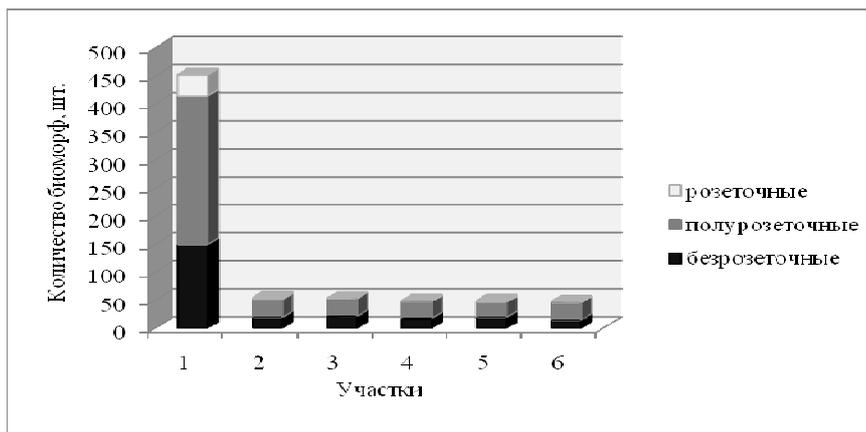


Рис. 2. Состав биоморф пробных площадей Опукского природного заповедника по структуре надземных побегов.

Минимальное количество полурозеточных видов (55,1%) выявлено на участке № 4, больше всего их на участке № 5 (66%). Возможно, в этом проявляется адаптационная способность видов к пирогенному фактору, а также отражается влияние орографических условий произрастания: большая крутизна склона, меньшие запасы почвенного профиля, более сильное иссушение верхнего почвенного горизонта и очень быстрая потеря зольных элементов, которые накапливаются на участке № 4, но не задерживаются на участке № 5. Наименьшее количество безрозеточных видов (34,7-39,6%) произрастает на участке № 5 (29,8%). Розеточные растения на всех участках встречаются в ограниченном количестве. Это соотношение сохраняется во всех изученных ассоциациях, но на участке № 2 (вторичная степь) безрозеточных видов достаточно много (39,6%). Следует отметить, что в настоящих степях Украины и России [14, 22,23] ведущая группа – безрозеточные растения, а полурозеточные занимают второе место.

В феноритмотипической структуре флоры на территории заповедника практически одинаковые позиции занимают эфемероиды (160 видов) и летне-зимнезеленые растения (159 видов) [7]. Эти же группы растений преобладают на

пробных площадях, но больше всего их на пирофитных участках, где также достаточно высок процент летне-зимнезеленых растений (36,2-42,9%) (рис. 3).

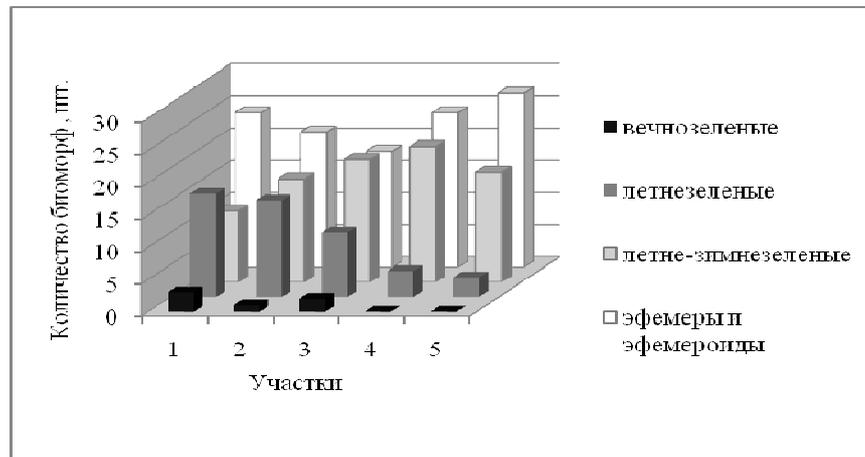


Рис. 3. Состав биоморф пробных площадей Опуцкого природного заповедника по типам вегетации.

Соотношение биоморф отражает особенности водного режима заповедника – незначительное среднегодовое количество осадков (менее 300 мм), приуроченных преимущественно к осенне-зимнему периоду, а также продолжительный ксерический вегетационный период с мягкой зимой (длительные отрицательные температуры по многолетним данным бывают 1-2 раза в 3-5 лет) [1].

Следует отметить, что эфемеры и эфемероиды в сумме составляют для флоры Крыма в целом значительно меньшую величину (20,8%) [9], чем на исследуемых участках Опуцкого природного заповедника. Среди весенних эфемероидов значительны ценопопуляции таких видов, как *Tulipa schrenkii*, *T. biflora*, *Allium albiflorum*, *Alyssum hirsutum*, *Ornithogalum ponticum*, *Muscari neglectum* и др., произрастающих на участках №№ 1, 4 и 5. Зимне-отрастающие эфемероиды представлены на пробной площади № 2, это *Bellevaeria lipskyi*, *Scilla autumnalis*. Особенностью растительности этой территории является низкая численность вечнозеленых видов. Всего в заповеднике их насчитывается 9 [7]. На пробных площадях из вечнозеленых растений наибольшее распространение имеют *Ephedra distachi*, *Euphorbia petrophila*, *Carex melanostachya* и др.

Таким образом, комплексные исследования горизонтального сложения растительности на опытных участках позволили выявить основные структурные характеристики различных фитоценозов Опуцкого природного заповедника.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. На развитие степных растительных сообществ Опуцкого природного заповедника существенное влияние оказывают температура воздуха,

- циркулирующая влага и антропогенное воздействие. Выявленная пространственно-временная изменчивость степных фитоценозов за последние 10 лет проявляется в смене видового состава сообществ, в его синузальной структуре и пространственной неоднородности растительности
2. Наиболее крупную группу во флоре пробных площадей формируют виды Переходного европейско-средиземноморского и Переходного средиземноморско-евроазиатского степного ареалов (61 вид), причем самое большое их количество произрастает на участке № 3. Нарушенные экотопы на участках № 2, 4 и 5 заселены, в значительной мере, видами с ареалом голарктического типа из голарктической, палеарктической, западно-палеарктической и европейской групп.
 3. На всех пробных площадях преобладающей биоморфой являются поликарпические травы (41,4-71,5%), больше всего их на участках №№ 4 и 5, т.к. при огневом воздействии в первую очередь выпадают однолетники. На участках №№ 1 и 2 высока доля озимых и яровых однолетников, формирующих фитоценозы, в которых идут активные демулационные процессы.
 4. Во всех изученных ассоциациях преобладает группа растений со стержневыми корневыми системами (59,2-63,8%) больше всего их (75,5%) на участке № 2 – вторичной степи, что существенно отличает сообщества Опуковского природного заповедника от других территорий.
 5. На всех исследованных участках преобладают полурозеточные растения (59,3-61,2%). Минимальное число полурозеточных видов на (55,1%) выявлено на участке № 4, больше всего их (66%) на участке № 5, что отражает адаптационную способность видов к пиропитному фактору.
 6. В феноритмотипической структуре растений практически одинаковые позиции занимают эфемероиды и летне-зимнезеленые виды растений. Эти группы растений преобладают на всех пробных площадях, но больше всего их на пиропитных участках, где также достаточно высок процент летне-зимнезеленых растений (36,2-42,9%), что отражает особенности водного режима заповедника.
 7. Выявленные изменения в структуре и биоморфологических особенностях растительных сообществ в сравнительном аспекте позволяют прогнозировать происходящие в заповедных фитоценозах изменения и могут служить основой для их многолетнего мониторинга.

Список литературы

1. Ведь И.П. Мезо- и микроклиматическое разнообразие Крыма / И.П. Ведь // Вопросы развития Крыма. – Симферополь : Сонат, 1999. – Вып.11. – С.10-12.
2. Драган Н.А. Почвы Крыма / Н.А. Драган. – Симферополь: СГУ, 1989. – С.12-43.
3. Новосад В.В. Флора Керченско-Таманского региона: структурно-сравнительный анализ / В.В. Новосад. – К. : Наукова думка, 1992. – 276.
4. Исиков В.П. Опуковский природный заповедник / В.П. Исиков // Тр. Никит бот сада. – 2001. – Т.120. – С. 13-27.
5. Котова И.Н. Флора и растительность Керченского полуострова / И.Н.Котова // Тр. Никит бот. сада. – 1961. – Т. 35. – С.64-168.

6. Корженевский В.В. Инвентаризация флоры Опукского 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.
7. Корженевский В.В. Анализ флоры высших сосудистых растений Опукского природного заповедника. Биоразнообразие природных заповедников Керченского полуострова / В.В.Корженевский, Л.Э. Рыфф // Тр. Никит. бот. сада. – 2006. – Т.126. – С. 51-73.
8. Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений / Ю.А. Злобин. – Казань: Изд. Казанского гос. ун-та, 1989. – 143 с.
9. Голубев В.Н. Биологическая флора Крыма / 2-е изд. / В.Н. Голубев. – Ялта : ГНБС, 1996. – 126 с.
10. Mosyakin S.L. Vascular Plants of Ukraine: a nomenclatural checklist / S.L. Mosyakin, M.M. Fedoronchuk. – Kiev : Kholodny Institute of Botany, 1999. – 345 p.
11. Ена А.В. Природная флора Крымского полуострова / А.В. Ена // Симферополь : Н.Оріанда, 2012. – 232 с.
12. Работнов Т.А. Луговедение / Т.А.Работнов. – М. : МГУ, 1984. – С.326-347.
13. Голубев В.Н. Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи / В.Н. Голубев. – М. : Наука, 1965. – С.128-176.
14. Марков М.В. Популяционная биология розеточных и полурозеточных многолетних растений / М.В. Марков. – Казань: Изд. Казанского гос. ун-та, 1990. – 187 с.
15. Миркин Б.М. Современная наука о растительности / Б.М. Миркин, Л.Г. Наумова, А.И. Соломещ. – М. : Логос, 2002. – С.114-144.
16. Семенова-Тян-Шанская А.М. Накопление и роль подстилки в травяных сообществах / А.М. Семенова-Тян-Шанская. – Л. : Наука, 1977. – С. 48-80.
17. Голубев В.Н. Біоморфологічне вивчення рослин степових та лісових угруповань Кримських передгір'їв / В.Н. Голубев, В.Г. Кобечинська // Укр. бот журн. – 1976. – Т.33, № 3. – С.30-38.
18. Кобечинская В.Г. Особенности корневых систем растений луговой степи предгорного Крыма / В.Г. Кобечинская // Материалы VI конф. молодых ученых-ботаников Украины. – К. : Наукова думка, 1979. – С.20-21.
19. Толмачев А.И. Введение в географию растений / А.И.Толмачев. – Л. : Изд-во ЛГУ, 1974. – 244 с.
20. Голубев В.Н. Сравнительная биоморфологическая характеристика луговой степи в разных географических условиях / В.Н. Голубев // Бюлл. ГНБС. – Вып. 1(15). –1971. – С. 45-49.
21. Шальт И.С. О структуре и биомассе некоторых полукустарничковых ассоциаций крымской яйлы / И.С. Шальт, Л.Ф. Животенко // Бюлл. МОИП, отд. биол. – 1968. – Вып.6. – С.19-30.
22. Васильева Л.П. Ритм годичного развития, побегообразование и жизненные формы растений причерноморских степей / Л.П. Васильева. – Автор. канд дис. – М., 1971. – 21 с.
23. Зиман С.Н. Жизненные формы и биология степных растений Донбасса / С.Н. Зиман. – К. : Наукова думка, 1976. – С. 45-126.

Кобечинська В.Г., Отурина І.П., Котолуп М.В., Сідякін А.І. Просторово-часова мінливість структури степових співтовариства Опукського природного заповідника / В.Г. Кобечинська, І.П. Отурина, М.В. Котолуп, С.І. Сідякін // Вчені записки Таврійського національного університету ім. В.І. Вернадського. Серія „Біологія, хімія”. – 2013. – Т. 26 (65), № 3. – С. 84-99.

Досліджено демутаційно-деструкційні процеси і просторово-часова структура складання степових фітоценозів в Опукському природному заповіднику. Вивчено біоморфологічні особливості рослин, що формують ці товариства. Встановлено, що переважною біоморфою в досліджених фітоценозах є полікарпічні напіврозеткові трав'янисті рослини з стрижневими кореневими системами, зокрема, ефемероїди та літньо-зимовозелені види.

Ключові слова: степові фітоценози, Опукський природний заповідник, видова насиченість, мозаїчність, життєві форми, біоморфологічні ознаки.

SPATIO-TEMPORAL VARIABILITY OF THE STRUCTURE OF STEPPE
COMMUNITIES IN OPUK NATURE RESERVE

Kobechinskaya V.G., Oturina I.P., Kotolup M.V., Sidyakin A.I.

Taurida National V.I. Vernadsky University, Simferopol, Crimea, Ukraine

E-mail: valecohome@mail.ru

Demutationally-destruktion processes and spatio-temporal structure folding steppe phytocenosis in Opuk Nature Reserve were investigated. Biomorphological characteristics of plants forming these communities was studied. It was revealed the development of the steppe reserved plant communities are significantly affected by temperature, humidity and circulating human impact. Identification of spatial and temporal variability of the steppe phytocenosis over the past 10 years shows the change in the species composition of the communities in spatial heterogeneity of vegetation. Species of the Transitional Euro-Mediterranean and Transitional Mediterranean-Eurasian steppe areas form the largest groups. Disturbed ecotopes populated by species with area of Holarctic type from the Holarctic, Palaearctic, the Western Palearctic and European groups. It was found that predominant biomorphs in the different phytocenosis are polycarpic halfrosette herbaceous plants with taproot systems, in particular, ephemeroide and summer-wintergreen species. In sites where there are many winter and spring annuals, phytocenosis are formed, in which demutation process are actively. The detected changes in the structure and biomorphological features of plant communities in a comparative aspect can be predictive of occurring changes in the reserved phytocenosis and can serve as the basis for their long-term monitoring.

Keywords: steppe phytocenosis, Opuk Nature Reserve, species richness, mosaicism, life forms, biomorphological features.

References

1. Ved I.P. Mezo- and microclimatic diversity of Crimea, *Issues of development of the Crimea*, **11**, 10-12 (1999).
2. Isikov V.P. Opuk Nature Reserve, *Proc. Nikita Bot. Garden*, **120**, 13-27 (2001).
3. Kotova I.N. The flora and vegetation of the Kerch Peninsula, *Proc. Nikita Bot. Garden*, **35**, 64-168, (1961).
4. Korzhenevsky V.V., Ryff L.E. Analysis of the flora of vascular plants Opuk Natural Reserve. Biodiversity of the natural reserves of the Kerch Peninsula, *Proc. Nikita Bot. Garden*, **126**, 51-73 (2006).
5. Golubev V.N. Biological flora of the Crimea, 126 p. (SNBG, 1996).
6. Mosyakin S.L. Fedoronchuk M.M. Vascular plants of Ukraine: a nomenclatural checklist, 345 p. (Kholodny Institute of Botany, 1999).
7. Ena A. The natural flora of the Crimean Peninsula, Simferopol 232 p. (N.Orianda, 2012).
8. Golubev V.N. Ecological and biological features of herbaceous plants and plant communities of forest-steppe, 128-176 (Nauka, 1965).
9. Golubev V.N., Kobechinskaya V.G. Biomorphological study of plants of steppe and forest communities of the Crimean foothill, *Ukr. Bot. Journal*, **33**, 30-38 (1976).
10. Mirkin B.M., Naumov L.G., Solomeshch A.I. The modern science of vegetation, 114-144 (Logos, 2002).

Поступила в редакцию 18.08.2013 г.