

УДК 581.93:502.72(477.75)

**БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ АДАПТАЦИИ РАСТЕНИЙ СТЕПЕЙ
ЦЕНТРАЛЬНОГО И ВОСТОЧНОГО КРЫМА С УЧЕТОМ ВОЗДЕЙСТВИЯ
АНТРОПОГЕННЫХ ФАКТОРОВ**

Кобечинская В. Г., Андреева О. А.

*Таврическая академия (структурное подразделение) ФГАОУ ВО «Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского», Симферополь, Республика Крым, Россия
E-mail: valekohome@mail.ru*

Выполнен сравнительный анализ биоморфологической структуры степных фитоценозов центрального и восточного районов Крыма под влиянием пирогенного фактора и пасквальной нагрузки. Для детального рассмотрения были взяты такие параметры: состав видов флоры по типу основной биоморфы, структура корневой системы и глубина её проникновения в почву, типы надземных побегов и разнообразие групп по циклу сезонной вегетации. Своеобразие биоморфологического состава видов этих территорий отражают как экологический режим их обитания, так и пути приспособления растений. Эти абиотические факторы оказывают влияние на структуру растительности, её приспособленность к условиям обитания и изменчивость ценопопуляций растений, формирующих степные фитоценозы. Виды наглядно иллюстрируют характер и принципы эволюционного процесса в природе, позволяют прогнозировать происходящие в растительном покрове изменения и служить основой для многолетнего мониторинга.

Ключевые слова: восточная и центральная степи, биоморфология видов, антропогенная нагрузка, степные пожары, интенсивный выпас, Крым.

ВВЕДЕНИЕ

Изучение экологии и биологии растений является необходимой основой познания структуры и динамики растительности любого региона. Эколого-биологические признаки определяют реакции растений на факторы внешней среды, на основе которых складываются их взаимоотношения в фитоценозе. Эти адаптации обуславливают распределение растений по территории, их взаимные отношения в сообществе, степень количественного развития и, в конечном итоге, направление смен растительного покрова. По составу компонентов с теми или иными эколого-биологическими признаками растительные сообщества соответствуют конкретным зонально-поясным типам климатических и эдафических условий. Они характеризуют приспособительные черты видов, что позволяет сравнивать разные фитоценозы по эколого-биологическому составу компонентов и выявлять их экологическую специфику. Поэтому эти данные можно использовать для различных целей: классификации растительности, установление генетических связей между близкими, но географически обособленными сообществами, выявление возможностей интродукции видов в те или иные регионы и др.

Данные по флоре и растительности целинных степей равнинного Крыма с учетом их хозяйственного использования достаточно хорошо освещены в научной литературе [1–4 и др.]. Характеристике флоры и структуры растительности Восточного Крыма, её происхождению и топологической дифференциации, рациональному использованию посвящено также достаточно много работ [5–7 и др.]. Детальное многогодичное изучение последствий воздействия огня на степные фитоценозы равнинного Крыма с выявлением адаптационных перестроек их структуры и продукционно-деструкционного процесса выполнено только авторами [4]. Материалы по сравнительному анализу биоморфологических признаков растений, формирующих крымские степи в широтном ряду на полуострове, в литературе отсутствуют. Поэтому целью данной работы было провести такие исследования по выявлению адаптационных характеристик растений этих фитоценозов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для сравнительной характеристики были взяты такие объекты: центральные степи – окр. пгт. Гвардейское и восточные – на г. Узун-Сырт (г. Клементьева). В районах исследования были выделены по три пробные площади: контроль (уч. № 1 и № 4), горельники (уч. № 2 и № 5) и пробные площади, подверженные выпасу крупного рогатого скота (уч. № 3 и № 6). Номенклатура таксонов приведена согласно С. К. Черепанову [9] с дополнениями А. В. Ены [10]. Сбор и обработку полевого материала проводили по общепринятым геоботаническим методикам [11, 12]. Это позволило дать характеристику растительного покрова, выявить его флористический состав и структуру, учитывая различные формы антропогенного влияния на степные массивы.

Изучение адаптации флоры этих сообществ к абиотическим факторам исследуемых регионов через показатели их биоморфологической структуры проводили на основе наших личных гербарных сборов. При анализе полевого материала были использованы биоморфологические категории согласно принципам линейной системы жизненных форм В. Н. Голубева [13]. У видов учитывались такие признаки: состав основных биоморф по спектрам типов вегетации, экоморфы, структура наземных побегов и способы их возобновления, строение корневой системы и глубина её проникновения в почву.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Объектом для сравнительного анализа стал целинный степной массив в равнинной части Крыма вблизи пгт. Гвардейского Симферопольского района. Он расположен вблизи военного аэродрома, что обеспечило ему сохранность с довоенного периода. На 3-х учетных площадях выявлено всего – 115 видов.

Участок №1 – контроль. Общее проективное покрытие – 90–95 %. Высота травостоя составляет 50–60 см. Здесь сформирована ассоциация бородачево-типчаково – васильковая (ass. *Centaurea orientalis* – *Festuca rupicola* – *Bothriochloa ischaemum*).

Участок № 2 – горельник, подвергающийся периодическому выжиганию местным населением стерни. Общее проективное покрытие составляет – 75–80 %. Средняя высота травостоя – 45–48 см. Здесь выявлена ассоциация житняково – злаково – шалфейная (ass. *Salvia nemorosa* – *Festuca sulcata* – *Agropyron ponticum*).

Участок № 3 – степь с интенсивным выпасом. Общее проективное покрытие – 60 %. Высота травостоя – 25–30 см. Здесь выявлена ассоциация люцерново – мятликово – одуванчиковая (ass. *Taraxacum officinale* – *Poa bulbosa* – *Medicago minima*).

Вторая территория исследований – хребет Узун-Сырт (гора Клементьева), расположенный в Восточном Крыму в 5 км к юго-востоку от пгт. Коктебель в виде рельефной дуги длиной 5,5 км и высотой 180 м над у. м. Он является региональным ландшафтным парком общей площадью 840 га, включенным в сеть территорий природно-заповедного фонда полуострова. Гора Клементьева – естественная граница между степным и горным Крымом, поэтому здесь сильно выражен переходный характер флоры. По данным Л. П. Мироновой, В. Г. Шатко [7] флора высших сосудистых растений хребта Узун-Сырт насчитывает 708 видов из 316 родов и 65 семейств. Здесь на трех учетных площадках выявлено суммарно 109 в.

Участок № 4 – контроль заложен на пологом склоне (3–5⁰), экспозиция юго-восточная. Средняя высота травостоя 30–40 см. На этом участке преобладают многолетние ксерофильные растения, преимущественно злаки. Верхний ярус сложен главным образом ковылём волосовидным, в нижнем ярусе доминирует дубровник обыкновенный. Общее проективное покрытие 70–90 %. Здесь установлена ассоциация асфаделиново – дубровниково – ковыльная (ass. *Stipa capillata* – *Teucrium chamaedrys* + [*Peonia tenuifolia*] + *Asphadeline taurica*).

Участок № 5 – это петрофитная степь, подверженная периодическим палам. Он заложен на склоне (12–25⁰), экспозиция северо-восточная. Средняя высота травостоя 25–30 см. Общее проективное покрытие – 50–70 %. На этом участке сформирована ассоциация шалфейно – дубровниково – наголоватковая (ass. *Jurinea stoechadifolia* – *Teucrium chamaedrys* + *Salvia nutans*).

Участок № 6 – это настоящая степь под влиянием интенсивного выпаса. Он расположен на сильно покатом склоне (15–25⁰), экспозиция юго-восточная. Средняя высота травостоя – 14–15 см. Общее проективное покрытие – 30–50 %. Здесь развита ассоциация типчаково – тимьяновая (ass. *Thymus tauricus* – *Festuca valesiaca*).

Детальная характеристика сложения, структуры и продуктивности этих сообществ рассмотрены в предшествующей статье, посвященной этим территориям [14]. Данная работа продолжает наш анализ и излагает вопросы выявления сходства и различий в биоморфологии растений двух степных массивов восточного и центрального районов полуострова.

На территории центральных степей преобладает умеренно-тёплый и умеренно-континентальный климат, в летний период со средними температурами + 21,2⁰ С, в восточном районе эти показатели выше (+24,5⁰ С). Если длина безморозного периода в центральной части полуострова – 171 день, то в восточном регионе она намного больше – 227 дней. Количество выпавших осадков также значительно отличается в широтном ряду. В центральной степи их средние показатели –

465–480 мм/год, тогда как в восточном районе только 376 мм/год, причем они выпадают преимущественно в осенне-зимний период. Специфика климата юго-восточного Крыма – длительные весенне-летние засухи с минимальным увлажнением в течение вегетационного периода, устойчивыми ветрами, высушивающими почвы. По многолетним метеорологическим наблюдениям в этот период выпадает всего 10–15 % общего годового количества осадков. Зимние периоды в восточном Крыму более контрастны по диапазону температур, но количество осадком примерно на 25–30 % ниже, чем их выпадает в центральном районе. Безусловно, эти климатические показатели оказывают значительное влияние на развитие растительности, меняя биоморфологические показатели видов с учетом их возможностей адаптации к таким контрастным по климату территориям [15].

Подстилающими породами центральных степей равнинного Крыма являются известняки, здесь формируется преимущественно черноземы. В восточных степях почвенный покров черноземов сформирован на каменисто-щебнисто-глинистых карбонатных отложениях известняков, мергелей и глин, которые в отдельных местах на склонах горы выходят на поверхность. Это также оказывает существенное влияние на произрастание растительных сообществ в конкретных районах исследования [16].

Устойчивость сообщества как целостной системы обеспечивается сосуществованием ценопопуляций, обладающих разной степенью динамизма признаков. Поликарпические травы относят к стабильным видам, формирующим устойчивое ядро сообщества, его мало меняющуюся пространственно-фитоценотическую «сеть», а свободные ячейки заполняются лабильными видами. Наличие значительного числа таких видов с разной жизненной формой и типами возобновления определяют возможности варьирования фитоценоза в изменчивых климатических условиях среды, способствуя сохранению его структуры и специфики.

Соотношение основных биоморф, произрастающих на сравниваемых в работе территориях, и их анализ позволил выявить следующее (табл. 1).

Наиболее информативен показатель численности поликарпических трав на контрольных участках, который отражает специфику строения центральных и восточных степей. Ведущую роль на обоих сравнительных контрольных участках занимают поликарпические травы (67,2–73,0 %), причем этот показатель в восточном регионе выше. Следует отметить, что по нашим данным для предгорной луговой степи без антропогенного воздействия число поликарпических трав существенно ниже (56,7 %), чем в центральной степи за счет увеличения доли однолетников.

Влияние пожаров, безусловно, оказывает значительное влияние на фитоценозы, формируя сходную по структуре растительность, что подтверждает численность участия поликарпиков на сравниваемых территориях (63,4–64,2 %) (*Asperula stevenii*, *Centaurea adpressa*, *Nonnea pulla*, *Inula aspera* и др.). Следует отметить, что для горельников в Опуковском заповеднике этот показатель еще выше 71,4 % [6]. Это обусловлено адаптационными механизмами данных жизненных форм, способных за

счет пазушных почек и оттавности быстро наращивать свою биомассу и восстанавливать позиции в ценозах.

Таблица 1

Состав основных биоморф растений на пробных участках Центральной и Восточной степей Крыма

Основная биоморфа \ № участка	Центральные степи			Восточные степи		
	1	2	3	4	5	6
Полукустарники	0	0	0	2/3,2	2/3,8	1/ 1,5
Полукустарнички	1/1,7*	4/5,6	2/4,8	9/14,3	11/20,7	12/19,1
Поликарпические травы	39/67,2	45/63,4	24/57,1	46/73,0	34/64,2	41/65,1
Монокарпики (многолетние или двулетние)	3/5,2	6/8,5	4/9,5	2/3,2	2/3,8	5/7,9
Однолетники (озимые или яровые)	15/25,9	16/22,5	12/28,6	4/6,3	4/7,5	4/6,4
Итого	58/100	71/100	42/100	63/100	53/100	63/100

Примечание: * Здесь и в последующих таблицах в числителе – число видов, в знаменателе – процент от общего числа видов.

Участок № 3 с интенсивным выпасом в центральной степи имеет самое низкое флористическое разнообразие – 42 вида/100м². Менее интенсивна пастбищная нагрузка на участке № 6 восточной степи, где эта численность выше – 63 в/100 м². Здесь произрастает больше видов и сомкнутость травостоя выше, но произошло полное замещение коренного сообщества на производное от выпаса, обеднённое по структуре и сложению. Хорошо видно, как участок претерпел существенные перестройки по составу и сложению микрогруппировок в зависимости от величины рекреационной нагрузки. Значимость группы поликарпиков на этих участках достаточно близки (57,1–65,1 %), т.к. этот фактор нивелирует особенности сложения сообществ.

Безусловно, однолетники и монокарпики чутко реагируют на изменение биотопических условий в связи с разными формами антропогенного воздействия: *Nigella arvensis*, *Paraver rhoeas*, *Medicago minima* и др. По мере усиления выпаса в сложении растительности возрастает доля однолетников и монокарпиков. Четко прослеживается общая тенденция – значительно меньшее участие однолетников (*Alyssum alyssoides*, *Geranium collinum*, *Lepidium sativum*) – 6,3–7,5 % и монокарпиков (*Acinos glandulosus*, *Anthyllis taurica*, *Berteroa incana*, *Verbascum phlomoides*) – 2,3–7,9 % в восточных степях по сравнению с центральными территориями (22,5–28,6 % и 5,2–9,5 % соответственно). В первую очередь – это

обусловлено острым дефицитом влаги в летний период, создающий неблагоприятные условия для их развития. Их представители реализуют свой потенциал в весенний период, практически выпадая из травостоя летом: *Bromus squarrosus*, *Kolraushia prolifera*, *Valerianella rimosa* и др.

Самые низкое флористическое разнообразие полукустарников и полукустарничков отмечено на контрольных участках (*Alyssum tortuosum*, *Artemisia austriaca*, *Jurinea stoechadifolia*, *Salvia scabiosifolia*, *Teucrium chamaedrys* и др.), причем четко прослеживается рост их видов с усилением антропогенной нагрузки, особенно в восточных степях (19,1–20,7 %) почти в 4 раз по сравнению с центральным регионом. Это обусловлено, в первую очередь, более ксерофильными условиями восточного района и малым почвенным профилем. Для этих жизненных форм характерно раннее одревеснение побегов, предохраняющих их от иссушения и восходящее положение боковых осей, наземное положение зон возобновления и ветвления, позволяющее растениям избегать соприкосновения с перегретой в летний период почвой, одревесневшие оси отмерших вегетативных побегов и соцветий долго сохраняются на растениях. Ежегодно отмирают лишь отплодоносившие верхушечные соцветия. Эти приспособления обеспечивают удлинение вегетации побегов весенней генерации и выпадение летнего покоя, но в условиях настоящей степи они мало конкурентны из-за своего габитуса, поэтому их участие в сложении центральных степей крайне незначительно (1,7–4,8 %).

Коэффициенты дисперсии – 4,6–6,5 являются самыми высокими на участках, подвергающихся наиболее интенсивным нагрузкам (пожары, воздействие животных), что свидетельствует также о неоднородности сообществ и нарушенности их структуры. Напротив, наименьшие их показатели (3,7 и 4,2), отмечены на контрольных площадях (уч. № 1 и № 4), что также подтверждает более равномерное и однородное сложение этих фитоценозов, элементы мозаики растительности здесь почти не проявляются. Коэффициенты пестроты сложения (25–27 %) более высоки на контрольных территориях и имеют самые низкие величины на участках с сильным антропогенным прессом (15–18 %), поэтому по этим параметрам также можно судить о структуре сложения и уровню негативного воздействия на эти сообщества.

Все изученные растения были объединены в группы, отличающиеся по отношению к условиям увлажнения и представляющие переходы от типичных ксерофитов к типичным мезофитам, которые характеризуют экологические условия местообитаний [17]. Под влиянием антропогенных факторов меняются соответственно и эколого-фитоценологические группировки растений.

На всех участках в центральной степи главенствуют ксеромезофиты (53,5–42,2 %) и др. (*Allium paniculatum*, *Galium aparine*, *Plantago lanceolata*, *Salvia pratensis* и др.) (табл. 2). Представленность мезоксерофитов в центральной степи почти в два раза меньше (20,7 %) и часть их представителей выпадают из травостоя при пожарах и интенсивном выпасе (16,7–18,3 %) (*Galium verum*, *Salvia sclarea*, *Leontodon crispus*, *Fragaria viridis* и др.) Эуксерофиты на этой территории усиливают свои позиции по мере увеличения антропогенной нагрузки с 17,2 % на контроле до 23,8 % при росте пастбищной нагрузки (*Alyssum tortuosum*, *Asperula taurica*,

Convolvulus cantabrica, *Marrubium peregrinum* и др.). Самые низкие показатели отмечены у группы мезофитов: *Taraxacum officinale*, *Trifolium pratense*, *Potentilla reptans*, *Vincetoxicum scandens* и др. (5,6–11,9 %).

По участию в сложении травостоя роль экоморф в восточных степях существенно отличается от центральных. Соотношение ксеромезофитов и мезоксерофитов на контрольном участке одинаково (38,1 %).

Таблица 2

**Состав растений на пробных участках Центральных и Восточных степей
Крыма по отношению к влаге (экоморфы)**

№ участка Биогруппа	Центральные степи			Восточные степи		
	1	2	3	4	5	6
Эуксерофиты	10/17,2	16/22,5	10/23,8	13/20,6	11/20,8	14/22,2
Ксеромезофиты	31/53,5	38/53,5	19/42,2	24/38,1	21/39,6	25/39,7
Мезоксерофиты	12/20,7	13/18,3	7/16,7	24/38,1	19/35,8	23/36,5
Мезофиты	5/8,6	4/5,6	5/11,9	2/3,2	2/3,8	1/1,6
Итого	58/100	71/100	42/100	63/100	53/100	63/100

При усилении действия негативных факторов незначительно ослабевают позиции мезоксерофитов (*Centaurea adpressa*, *Inula oculus-cristi*, *Leotodon caucasicus*, *Dianthus pallens* и др.) – 35,8–36,5 % и возрастает значимость эуксерофитов (*Alyssum obtusifolium*, *Astragalus ponticus*, *Jurinea stoechadifolia*, *Onosma taurica* и др.) – 20,6–22,3 %, мезофиты мало играют роль в сложении этого типа растительности для данной территории, особенно существенно снижаясь при выпасе (*Vupleurum exaltatum*, *Briza eltiar*, *Hieracium vagum*) – 1,6 %.

По нашим данным в предгорной луговой степи Крыма ведущей группой являются мезоксерофиты (46,8 %), превышая аналогичные показатели в центральной степи более, чем в 2 раза. Соответственно группа эуксерофитов в предгорьях также намного меньше – 9,8 %. Это связано с менее жестким термическим режимом и водообеспеченностью в летний период, т.к. здесь в период активной вегетации выпадают осадки преимущественно в виде ливней, достигая в отдельные годы до 2/3 от среднегодового их объема.

Характеристика биоморфологических структур растений должна учитывать специфику надземных и подземных органов растений в их взаимообусловленности, которые обеспечивают жизнедеятельность видов на конкретной территории.

Все многообразие существующих систем классификаций структур подземных органов можно подразделить на два основных варианта: а) собственно корневые системы и глубина их проникновения в почву, б) отражающие особенности

подземных побеговых органов с использованием признаков собственно корневых систем. Для характеристики структуры подземной части растений с учетом глубины проникновения в почву мы использовали классификацию корневых систем В. Н. Голубева [18], объединив группу стержнекистеekorневого и кистеekorневого рядов (табл. 3). В данной работе мы не рассматриваем подземные побеговые органы.

В центральной и восточной степи главенствует группа вегетативно-неподвижных стержнекорневых растений. На их долю приходится от 62,15 % (уч. № 1) до 81,1 % (уч. № 4) – горельник (*Astragalus onobrychis*, *Coronilla varia*, *Inula oculus-cristi*, *Linum austriacum*, *Sideritis catillaris* и др.). Подчиненное положение занимают кистеekorневые виды (*Anthericum ramosum*, *Senecio grandidentatus*, *Carex liparocarpus*, *Hieracium echioides* и др.).

Таблица 3

Состав растений на пробных участках Центральных и Восточных степей по типам и глубине проникновения корневых систем

№ участка / Биогруппа	Центральные степи			Восточные степи		
	1	2	3	4	5	6
Стержнекорневые	36/62,1	46/64,8	27/64,3	39/61,9	43/81,1	33/52,4
Кистеekorневые	22/37,9	25/35,2	16/35,7	24/38,1	10/18,9	30/47,6
Итого	58/100	71/100	42/100	63/100	53/100	63/100
Короткокорневые	8/13,8	9/12,7	7/16,7	2/3,2	2/3,8	4/6,3
Среднекорневые	20/34,5	25/35,2	22/52,4	18/28,6	17/32,1	30/47,7
Глубококорневые	30/51,7	37/52,1	13/30,9	43/68,2	34/64,1	29/46,0
Итого	58/100	71/100	42/100	63/100	53/100	63/100

С этой точки зрения анализируемые степи существенно отличаются от луговых степей крымской яйлы и центральной лесостепи России, где ведущими в составе растительности являются растения кистеekorневого ряда (68 % и 58 %) [17]. По массе главенствующее положение занимают вегетативно-подвижные группы с длиннокорневищными, короткокорневищными и корнеотпрысковыми типами строения [8]. Это объясняет относительно быстрое восстановление полидоминантных сообществ после пожаров и угнетение растительности разнотравно-злаковых фитоценозов.

По глубине проникновения корневых систем в целом основная масса видов в центральных степях принадлежит к глубококорневым растениям (51,7–52,1 %) (*Centaurea sterilis*, *Jurinea stoechadifolia*, *Scorzonera crispa*, *Leontodon crispus* и др.), резко снижаясь на выпасаемом участке (30,9 %). Отмеченная тенденция четко прослеживается и в восточных степях, но показатели здесь более высокие (68,2–64,1 %). Очевидно, это обусловлено более острым дефицитом почвенной влаги в восточном Крыму в летний период и это реализация через адаптацию видов к

климатическим условиям данной территории. В убывающем порядке размещаются среднекорневые (*Vupleurum exaltatum*, *Pimpinella lithophila*, *Inula aspera*, *Companula sibirica* и др.) и короткокорневые (*Allium rotundum*, *Carex hallerana*, *Geranium collinum*, *Phlomooides tuberosa* и др.) растения. По этим параметрам данные сообщества существенно отличаются от степей иных территорий. Так, по исследованиям И. С. Шалыта, Л. Ф. Животенко [19] на яйле преобладают в основном короткокорневые виды (38 %), в предгорной зоне Крыма среднекорневые – 43,2 % [20].

Представленность растений из разных семейств по сходству структуры надземных побегов отражает конвергенцию морфологических структур и особенно ритма побегообразования в сходных условиях как близких, так и далеких таксонов (Рис. 1).

Ведущей группой по формированию надземных побегов являются полурозеточные виды (*Astragalus ponticum*, *Centaurea adpressa*, *Scabiosa micranta*, *Onosma taurica* и др.), как на контрольных участках (56,9–42,9 %), так и на горельниках (54,9–45,3 %). Причем самые высокие показатели этой группы отмечены на участке с интенсивным выпасом (59,5–60,3 %), который нивелирует специфику растительного покрова с учетом территориальной приуроченности. Среди видов с полурозеточной структурой их больше с кистекокорневой системой. Безрозеточные занимают вторую позицию, причем их численность возрастает в восточной степи почти в 1,5 раза по сравнению с центральным регионом (*Asperula kotovii*, *Raeonia tenuifolia*, *Polygala anatolica*, *Teucrium polium* и др.). Меньше всего видов с двумя генерациями побегов у безрозеточных поликарпиков, причем у кистекокорневых растений их больше.

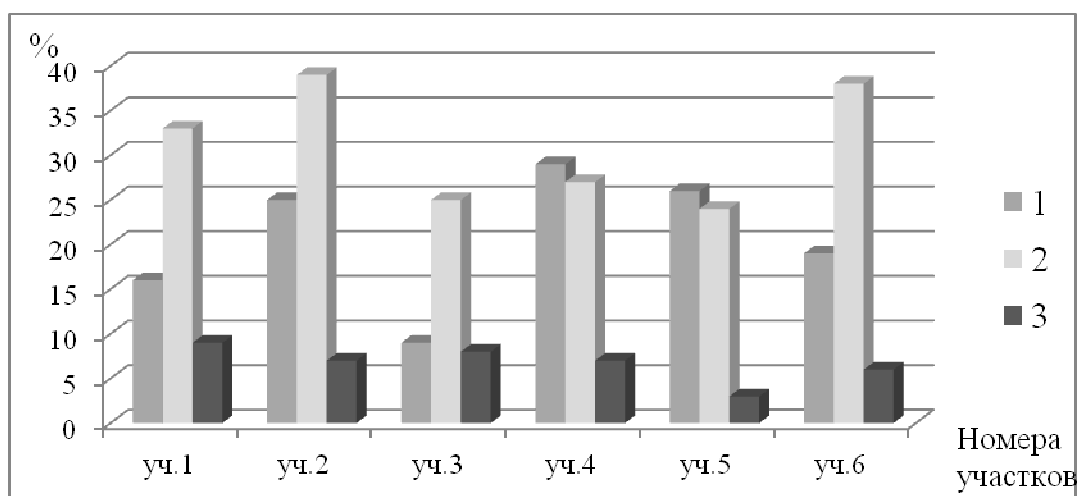


Рис.1. Состав растений на пробных участках Центральных и Восточных степей Крыма по типам структуры побегов: 1 – безрозеточные, 2 – полурозеточные, 3 – розеточные

Следует подчеркнуть значительное отличие изученной растительности полуострова по структуре надземных побегов от настоящих степей Украины и России [21, 22], где выделена ведущая группа – безрозеточные, а полурозеточные виды занимают второе место. У розеточных растений ассимилирующие листья сосредоточены в розетке, генеративные побеги специализированы в виде безлистной стрелки или стебля с редуцированными листьями. Значимость розеточных видов достаточно низка в центральной степи (15,5–19,1 %), еще более снижаясь в восточной (5,6–11,1 %) (*Carex liparocarpus*, *Hedysarum candidum*, *Leotodon biscutellifolius*, *Rumia crithmipholia* и др.).

Растений с моноциклическими (однолетними) надземными побегами среди поликарпиков немного меньше половины - это все безрозеточные и большинство кистекорневых розеточных. В то время как полурозеточные и стержнекорневые розеточные обладают ди-, три- и полициклическими побегами. Длительность розеточной фазы может быть различна и переход в фазу удлиненного генеративного побега не обязателен, обычно на протяжении вегетационного периода развиваются две генерации побегов и листьев, поэтому осенняя генерация частично зимует. Специализация шла по пути образования полициклических розеточных побегов, сокращения продолжительности цветения и длительности вегетации растительности с юга на север с учетом широтной и высотной зональности [23].

Симподиальное возобновление надземных побегов, их моноциклическость и безрозеточность связана с длительной вегетацией без перерывов, а также растянутым цветением, что характерно для степной растительности (рис. 2). Чаще у кистекорневых растений на одном растении обычно развиваются моно-, ди- и полициклические надземные побеги, возобновляющиеся из почек в основном симподиально. У большинства многолетних растений (*Asperula taurica*, *Achillea setacea*, *Stipa lessingiana*, *Coronilla varia* и др.) эта группа является ведущей в сложении степей Крыма (81,6–85,0 %), хотя следует отметить более высокие показатели этого параметра в восточной степи, особенно при пасквальной нагрузке (88,9 %). Значимость моноподиальных видов достаточно низкая (*Genista albida*, *Helianthemum canum*, *Fumana procumbens*, *Plantago lanceolata* и др.) – 15,0–18,4%, причем в широтном ряду восточной степи она ниже (11,1–14,9%, чем в центральной).

Процесс вегетации, т.е. функционирование ассимиляционных органов структурно включает совокупность процессов побего- и листообразования и их отмирания, что в свою очередь характеризует продолжительность вегетации, её динамику, интенсивность, сроки начала и конца. Для каждого растительного сообщества характерен свой ход сезонного развития, чередование периодов роста и покоя. За начало вегетации принимается момент надземного развития и отрастания молодых ассимилирующих органов и переход в активное состояние перезимовавших зеленых листьев и побегов. У летнезеленых видов вегетация отождествляется с развитием из почек новых надземных органов. Для вечнозеленых характерна одна генерация листьев в течение года, для летне-зимнезеленых – две [13].

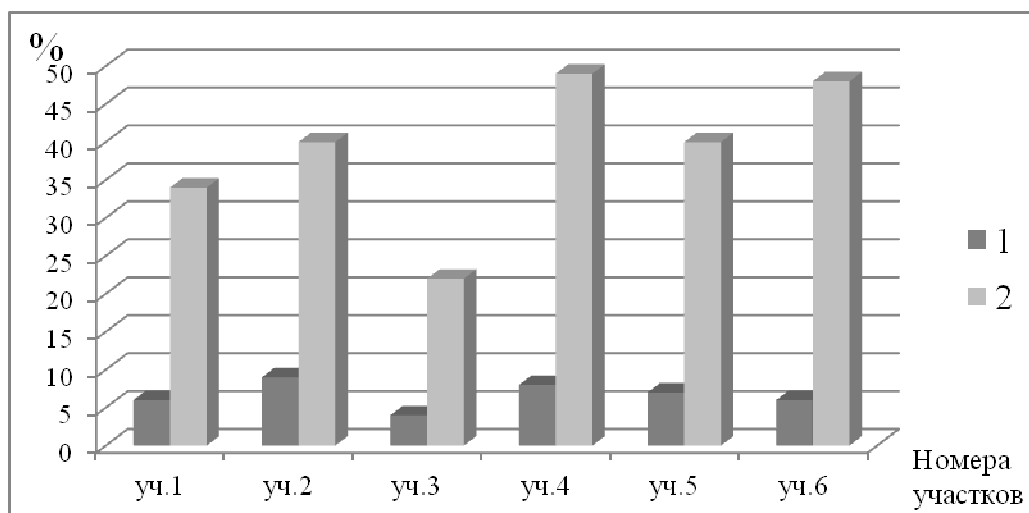


Рис. 2. Состав растений на пробных участках Центральных и Восточных степей Крыма по способам возобновления побегов: 1 – моноподиальные, 2 – симподиальные.

В распределении растений изучаемых степей по длительности вегетации наблюдаются определенные закономерности (табл. 4). По ритмике развития большинство растений двух сравниваемых территорий Крыма относятся к видам весенне-летнего и летне-осеннего циклов, т.е. длительновегетирующие. Из них наиболее существенная роль в составе степей принадлежит травянистым поликарпическим травам. Более половины растений зимует с зелеными органами на поверхности почвы, поэтому во всех изученных ассоциациях преобладающее место занимают летне-зимнезеленые виды, причем их численность довольно сходна в широтном ряду (56,9–60,4%) на контрольных участках (*Agrarum pectinatum*, *Astragalus ponticum*, *Convolvulus tauricus*, *Dianthus pallens*, *Onosma rigida* и др.).

Следует отметить, что довольно значима группа летне-зимнезеленых полурозеточных кистекорневых видов и существенно меньше группа безрозеточных покарпиков с кистекорневой системой. Следовательно, наличие или отсутствие зимой на поверхности почвы зеленых органов лучше коррелирует с количеством генераций побегов в течение сезона и значительно меньше с типами структуры надземных органов (розеточные или безрозеточные) и положением почек в почве.

Воздействие огня не однозначно сказывается на роли этой группы в сложении степной растительности центральной степи (63,4 %) по сравнению с восточной (52,8 %), но на выпасаемых участках эти показатели очень близки (52,4–54,0%).

Существенные различия выявляются в структуре растительности по продолжительности вегетации между сравниваемыми территориями. Если в центральной степи второе место по участию в сложении травостоя за вегетационный цикл занимают эфемеры и эфемероиды, т.е. виды с коротким циклом развития или имеющие перерыв в вегетации в летний или осенний период – 18,3–21,4 % (*Alyssum hirsutum*, *Allium albiflorum*, *Poa bulbosa*, *Scabiosa micrantha* и др.).

др.), то в восточной степи это положение занимают летнезеленые виды с циклом развития 4–5 месяцев (*Inula oculus-cristi*, *Hieracium vagum*, *Linum austriacum*, *Scorzonera hispanica* и др.) – 22,2–33,3 %. Вегетация чаще всего начинается с середины марта и заканчивается в конце ноября, более позднее её начало коррелирует с ходом устойчивых положительных температур. Эфемеры и эфемероиды здесь относительно незначительная группа (7,9–13,3 %), увеличивающаяся при антропогенном воздействии из-за освобождающихся экологических ниш.

Таблица 4
Состав растений на пробных участках Центральных и Восточных степей
Крыма по длительности вегетации

№ участка Биогруппа	Центральные степи			Восточные степи		
	1	2	3	4	5	6
Собственно-вечнозелёные	5/8,6	1/1,4	3/7,1	6/9,5	3/5,6	1/1,6
Летне-зимнезелёные	33/56,9	45/63,4	22/52,4	38/60,4	28/52,8	34/54,0
Летнезелёные	9/15,5	12/16,9	8/19,0	14/22,2	15/28,3	21/33,3
Эфемеры и эфемероиды	11/19,0	13/18,3	9/21,4	5/7,9	7/13,3	7/11,1
Итого	58/100	71/100	42/100	63/100	53/100	63/100

Особенностью растительности этой территории является низкая численность вечнозеленых видов (*Carex humilis*, *Euphorbia petrophila*, *Dorycnium herbaceum*, *Genista albida*).

Эти соотношения по длительности вегетации растений отражают особенности гидроклиматического режима полуострова в широтном ряду, особенно восточных степей – продолжительный ксерический вегетационный период с мягкой зимой (длительные отрицательные температуры по многолетним данным бывают 1–2 раза в 3–5 лет) [24]. Преобладание в восточной степи рыхлодерновинных растений и стержнекорневых однолетников и вместе с тем небольшое участие плотнодерновинных, длинно- и короткокорневищных групп растений обусловлено более жесткими условиями существования растительности. Устойчивые ветровые потоки, характерные для горы Клементьева, активно иссушают почву, особенно на пиропитном и выпасаемом сообществах, способствуя активной потере влаги почвой в летний период.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Общее количество видов, используемых для биоморфологического анализа, на пробных площадях центральной степи составило 115 видов, в восточной – 109 в. Исследования велись на 6 участках: контрольных, подвергавшихся палам и интенсивной пасквальной нагрузке, что позволило выявить перестройки как в сложении видов, формирующих эти степи, так отличия в их адаптационных приспособлениях к воздействию антропогенных факторов.
2. Ведущей группой биоморф изученных целинных степных массивов являются поликарпические травы (67,2–73,0%), причем их в восточном регионе больше. При воздействии огня на растительность их численность снижается и показатели близки для центральных и восточных степей (63,4–64,2 %). Четко прослеживается меньшее участие однолетников (6,3–7,5%) и монокарпиков (2,3 –7,9 %) в восточных степях по сравнению с центральными территориями (22,5–28,6 % и 5,2–9,5 % соответственно). Численность полукустарничков выше при усилении антропогенной нагрузки в восточных степях (19,1–20,7 %) почти в 4 раз по сравнению с центральным регионом.
3. Восточные степи существенно отличаются от центральных по соотношению экоморф, формирующих эти сообщества. На всех участках в центральном районе главенствуют ксеромезофиты (53,5–42,2%), представленность мезоксерофитов почти в два раза меньше (20,7 %) и часть их представителей выпадают из травостоя при пожарах и интенсивном выпасе (16,7–18,3 %). Эуксерофиты на этой территории усиливают свои позиции по мере увеличения антропогенной нагрузки с 17,2% на контроле до 23,8 %. В восточном районе соотношение ксеромезофитов и мезоксерофитов на контрольном участке одинаково (38,1 %). При усилении действия негативных факторов незначительно ослабевают позиции мезоксерофитов – 35,8–36,5 % и усиливается значимость эуксерофитов. Мезофиты незначительны в сложении степного типа растительности на территории полуострова.
4. На обоих исследуемых массивах целинных степей с учетом широтного ряда главенствует группа вегетивно-неподвижных стержнекорневых растений от 62,1 % до 81,1 %. Подчиненное положение занимают кистекарневые виды (20,6–22,3%). По глубине проникновения корневых систем основная масса видов в центральной степи принадлежит к глубококорневым растениям (51,7–52,1%), резко снижаясь на выпасаемом участке (30,9 %). Для восточной степи эти показатели более высокие (64,1–68,2 %).
5. Для большинства многолетних растений характерно симподиальное сочленение побегов, поэтому эта группа является ведущей в сложении степей Крыма (81,6–85,0%), хотя следует отметить более высокие показатели этого параметра в восточной степи, особенно при пасквальной нагрузке (88,9 %). Значимость моноподиальных видов достаточно низкая.
6. По длительности вегетации преобладающее место занимают летне-зимнезеленых виды, причем их численность довольно сходна в широтном ряду степных территорий (56,9–60,4%), снижаясь на выпасаемых участках (52,4–54,0%). Если в центральной степи второе место по участию в сложении

травостоя за вегетационный цикл занимают эфемеры и эфемероиды, то в восточной степи это положение занимают летнезеленые виды – 22,2–33,3 %. Особенностью растительности этих территорий является низкая численность вечнозеленых видов.

7. Своеобразие биоморфологического состава видов центральных и восточных степей Крыма отражают как экологический режим их обитания, так и пути приспособления растений. Виды наглядно иллюстрируют характер и принципы эволюционного процесса в природе, позволяют прогнозировать происходящие в растительном покрове изменения и служить основой для многолетнего мониторинга.

Список литературы

1. Дзен-Литовская Н.Н. Почвы и растительность степного Крыма. / Н.Н. Дзен-Литовская – Л.: Наука, 1970. – 156 с.
2. Николаев Е.В. Агробиологические основы повышения продуктивности и рационального использования естественных пастбищ Крыма / Е.В. Николаев, М.М. Мельников – Симферополь, 2011. – 158 с.
3. Николаев Е.В. Естественные пастбища Крыма / Е.В. Николаев, А.В. Ена, М.М. Мельников. – Симферополь, 2010. – 140 с.
4. Андреева О.А. Особенности продукционного процесса в степях равнинного Крыма под влиянием различных форм антропогенного воздействия / О.А. Андреева, В.Г. Кобечинская // XXV Международная научно-практическая конференция «Достижения вузовской науки», Новосибирск, 2016. – С.179–183.
5. Новосад В.В. Флора Керченско-Таманского региона: структурно-сравнительный анализ / В. В. Новосад. – К.: Наукова думка, 1992. – 276 с.
6. Кобечинская В.Г. Пространственно-временная изменчивость структуры степных сообществ Опукского природного заповедника / В.Г. Кобечинская, И. П. Огурина, М. В. Котолуп, А. И. Сидякин // Ученые записки Таврического национального университета им. В. И. Вернадского. – 2013. – Т 26 (65), № 3. – С.84–99.
7. Миронова Л.П. Флора и растительность хребта Узун-Сырт в Баракольской котловине в Восточном Крыму / Л. П. Миронова, В. Г. Шатко // Заповедники Крыма. Теория, практика и перспективы заповедного дела в Черноморском регионе. Материалы V Международной научно-практической конференции (Симферополь, 22–23 октября 2009 г.). Симферополь, 2009. – С.199–205.
8. Кобечинская В.Г. Изменение биоморфологической структуры фитоценозов степного Крыма под действием пирогенного фактора / В. Г. Кобечинская, О. А. Андреева // Всероссийская конференция молодых учёных "Техносфера XXI века", Севастополь, 2016. – С.40–41.
9. Черепанов С.К. Сосудистые растения СССР / С. К. Черепанов. – Л.: Наука, 1981. – 510 с.
10. Ена А.В. Природная флора Крымского полуострова: монография / А. В. Ена. – Симферополь: Н. Ореанда, 2012. – 232 с.
11. Миркин Б.М. Современная наука о растительности. / Б. М. Миркин, Л.Г. Наумова, А. И. Соломещ. – М.: Логос, 2001. – С.114–144.
12. Работнов Т.А. Фитоценология / Т. А. Работнов. – М.: МГУ, 1992. – 352 с.
13. Голубев В.Н. Биологическая флора Крыма / В. Н. Голубев. – Ялта: НБС-ННЦ, 1996. – 126 с.
14. Кобечинская В.Г. Сравнительная характеристика структуры и продуктивности фитоценозов восточных и центральных степей Крыма с учётом пирогенного фактора / В. Г. Кобечинская, О. А. Андреева // Экосистемы 15 (45). Симферополь, 2018. – С. 4–10.
15. Нестеренко В.П. Закономерности формирования климатических изменений и их прогноз на территории Крыма / В. П. Нестеренко // Научные ведомости: Естественные науки. – 2016. – Вып. 36. – № 18. – 239 с.
16. Драган Н. А. Почвы Крыма. / Н. А. Драган – Симферополь: ТНУ, 2005. – 95 с.

17. Ведь И. П. Мезо- и микроклиматическое разнообразие Крыма / И. П. Ведь // Вопросы развития Крыма. – Симферополь: Сонат, 1999. – Вып.11. – С. 10–12.
18. Голубев В. Н. Основы биоморфологии травянистых растений Центральной лесостепи. Ч.1 Биоморфология подземных органов / В. Н. Голубев. // Тр. Центр.-Черноземного гос. заповедника. – Вып. 7. – Воронеж: Воронеж.ГУ, 1962. – С. 56–89.
19. Шалыт И. С. О структуре и биомассе некоторых полукустарничковых ассоциаций крымской яйлы. / И. С. Шалыт, Л. Ф. Животенко // Бюлл. МОИП, отд. биол. – Вып.6. – 1968. – С.19–30.
20. Кобечинская В.Г. Особенности корневых систем растений луговой степи предгорного Крыма / В. Г. Кобечинская // Матер. У1 конф. молодых ученых ботаников Украины. – Киев: Наукова думка, 1979. – С.20–21.
21. Зиман С.Н. Жизненные формы и биология степных растений Донбасса / С. Н. Зиман – Киев: Наукова думка, 1976. – С. 45–126.
22. Васильева Л.П. Ритм годичного развития, побегообразование и жизненные формы растений причерноморских степей. / Л.П. Васильева – Автор. канд дисс. М., 1971. – 21 с.
23. Марков М.В. Популяционная биология розеточных и полурозеточных многолетних растений / М. В. Марков. – Казань: Изд. Казанского гос. унив., 1990. – 187 с.
24. Всероссийский научно-исследовательский институт гидрометеорологической информации – мировой центр данных [Электронный ресурс] / Система обслуживания гидрометеорологической информацией; ред. Беспрозванных А. В. – Электрон. дан. – М.: Рос. гос. б-ка, 2017. – Режим доступа: <http://cliware.meteo.ru>, свободный. – Загл. с экрана. – Яз. рус., англ.

BIOMORPHOLOGICAL ADAPTATIONS OF PLANTS BY THE DEGREES OF THE CENTRAL AND EASTERN CRIMEA TAKING INTO ACCOUNT THE IMPACT OF ANTHROPOGENIC FACTORS

Kobechinskaya V. G., Andreeva O. A.

*V. I. Vernadsky Crimean Federal University, Simferopol, Crimea, Russia
E-mail: valekohome@mail.ru*

A comparative analysis of the biomorphological structure of the steppe phytocenoses of the central and eastern regions of the Crimea under the influence of the pyrogenic factor and the squash load is carried out. For detailed consideration, the following parameters were taken: composition of species of flora according to the type of the main biomorph, the structure of the root system and the depth of its penetration into the soil, the structure of above-ground shoots and the diversity of groups according to the cycle of seasonal vegetation. The total number of species used for biomorphological analysis on the sample plots of the central steppe was 115 species, in the eastern - 109 c.

The leading group of biomorphs of the studied virgin steppe massifs are polycarpic herbs (67.2–73.0%), and there are more of them in the eastern region. When fire affects vegetation, their numbers decrease and the figures are close for the central and eastern steppes (63.4–64.2%). There is less involvement of annuals (6.3–7.5%) and monocarpics (2.3–7.9%) in the eastern steppes as compared to central territories (22.5–28.6% and 5.2–9.5% respectively). The number of semi-shrubs is higher with an increase in the anthropogenic load in the eastern steppes (19.1–20.7%) almost 4 times as compared with the central region.

In all areas in the central region, xeromesophytes dominate (53.5–42.2%), the representation of mesoxerophytes is almost two times less (20.7%), and some of their representatives fall out of the grass stand during fires and intensive grazing. In the eastern region, the ratio of xeromesophytes and mesoxerophytes is the same (38.1%), but with an increase in the effect of negative factors, the positions of mesoxerophytes weaken and the importance of euxerophytes increases. Mesophytes are insignificant in the composition of the steppe type of vegetation on the territory of the peninsula. In both the studied tracts of virgin steppes, taking into account the latitudinal range, the group of rod-root plants dominates (62.1–81.1%). Subordinate position is occupied by brush root species (20.6–22.3%).

In terms of the depth of penetration of root systems, the majority of species in the central steppe belong to deep-root plants (51.7–52.1%), decreasing sharply in the pasture plot (30.9%). For the eastern steppe, these indicators are higher (64.1–68.2%). For most perennial plants, sympodial articulation of shoots is characteristic, therefore this group is leading in the addition of the Crimean steppes (81.6–85.0%), although it should be noted that this parameter is higher in the eastern steppe, especially with a squash load (88.9 %).

For the duration of the growing season, summer-winter-greened species dominate, and their numbers are quite similar in the latitudinal range of the steppe territories (56.9–60.4%), decreasing in pastured areas (52.4–54.0%). If in the central steppe ephemera and ephemeroïds are second in terms of participation in the composition of the grass stand during the vegetation cycle, in the eastern steppe this position is occupied by summer green species – 22.2–33.3%.

The peculiarity of the biomorphological composition of the species of the central and eastern steppe of the Crimea reflects both the ecological regime of their habitat and the way of adaptation of plants. These abiotic factors influence the structure of vegetation, its adaptability in habitat conditions and the variability of coenopopulations of species forming steppe phytocenoses.

Keywords: central and eastern steppe, biomorphology species, anthropogenic load, steppe fires, intensive grazing, the Crimea.

References

1. Dzen-Litovskaya N.N. *Soils and vegetation of the steppe Crimea*. 156 p (Science, 1970).
2. Nikolaev E.V., Melnikov.M.M. *Agrobiological bases of increasing productivity and rational use of natural pastures of Crimea*. 158 (Simferopol, 2011).
3. Nikolaev E.V., Ena A.V., Melnikov M.M. *Natural pastures of Crimea*. 140 p. (Simferopol, 2010).
4. Andreeva O.A. Kobechinskaya V.G. Features of the production process in the steppes of the plain Crimea under the influence of various forms of anthropogenic impact XXV *International Scientific and Practical Conference Achievements of University Science*. 179 p. (Novosibirsk, 2016).
5. Novosad V.V. *Flora of the Kerch-Taman region: structural and comparative analysis*. 276 p. (Naukova Dumka, 1992).
6. Kobechinskaya V.G. Oturina. I.P., Kotolup M.V., Sidyakin A.I. Spatio-temporal variability of the structure of the steppe communities of the Opuksky Nature Reserve *Uchenye zapiski Tavricheskogo Natsionalnogo Universiteta im.V.I. Vernadsky*. **3**, **26(65)**. (2013).
7. Mironova L.P., Shatko V.G. Flora and vegetation of the ridge Uzun-Syrt in the Barakol depression in the Eastern Crimea *Nature reserves of the Crimea. Theory, practice and prospects of nature conservation in*

- the Black Sea region. Proceedings of the V International Scientific and Practical Conference* . 199. (Simferopol, 2009).
8. Kobrechinskaya V.G., Andreeva O.A. Changes in the biomorphological structure of phytocenoses of the steppe Crimea under the influence of a pyrogenic factor *All-Russian Conference of Young Scientists "Technosphere of the XXI Century"*. 40 p (Sevastopol, 2016).
 9. Cherepanov S.K. *Vascular plants of the USSR*, 510 p. (Science, 1981).
 10. Ena A.V. *Natural flora of the Crimean peninsula*. 232 p. (N. Oreanda, 2012).
 11. Mirkin B.M., Naumova L.G, Straw, A.I. *Modern science of vegetation*. 114. (Logos, 2001).
 12. Rabotnov T.A. *Phytocenology* 352. (MSU. 1992).
 13. Golubev V.N. *The biological flora of Crimea*. 126 p. (NBS-NSC, 1996).
 14. Kobrechinskaya V.G. Andreeva O.A., Comparative characteristics of the structure and productivity of the phytocenoses of the eastern and central steppes of the Crimea, taking into account the pyrogenic *Ecosystems*, **15 (45)**, (2018).
 15. Nesterenko V.P. Patterns of climate change formation and their forecast on the territory of Crimea *Scientific statements: Natural sciences*. **18, 36**. (2016).
 16. Dragan N.A. *Soils of Crimea*, 95 p. (TNU, 2005).
 17. Ved I.P. Meso-and microclimatic diversity of the Crimea. *Development issues of the Crimea*. **11** (Sonat, 1999).
 18. Golubev V.N. The basics of the biomorphology of grassy plants of the Central forest-steppe. Part 1 Biomorphology of underground organs. *Tr. Center .- Black Earth State. Reserve*, **7**, 56 p. (Voronezh. State University, 1962).
 19. Shalyt I.S., Zhivotenko. L.F. On the structure and biomass of some semi-shrub associations of the Crimean Yayla. *Bull. MOIP, dep. biol.*, **6**. (1968).
 20. Kobrechinskaya V.G. Features of the root systems of plants in the meadow steppe of the foothill Crimea. *Mater. Ul conf. Young scientists, botanists of Ukraine*, 20 p. (Naukova Dumka, 1979).
 21. Ziman S.N. *Life forms and biology of steppe plants of Donbass*, 45 p. (Naukova Dumka, 1976).
 22. Vasilyeva L.P. *The rhythm of annual development, shoot formation and life forms of plants on the Black Sea steppes*. 21 p. (FNBS, 1971).
 23. Markov M.V. *Population biology of rosette and semi-outlet perennial plants*. 187 p. (Ed. Kazan State. Univ., 1990).
 24. All-Russian Scientific Research Institute of Hydrometeorological Information – a world data center [Electronic resource] / *Hydrometeorological information service system*; ed. The Free, A. V. – Electron. Dan. (2017). – Access mode: <http://cliware.meteo.ru>, free. – Zagli. from the screen.