

УДК 581.93:502.72(477.75)

Сравнительная характеристика структуры и продуктивности фитоценозов восточных и центральных степей Крыма с учетом пирогенного фактора

Кобечинская В. Г., Андреева О. А.

*Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского
Симферополь, Республика Крым, Россия
valecohome@mail.ru, andreeva-oksana.94.3@mail.ru*

Выполнен сравнительный анализ пространственной структуры степных фитоценозов восточного и центрального районов Крыма с оценкой продукционного процесса. Установлено, что определяющими факторами в сложении этих сообществ и продукционного-деструкционного процесса являются как абиотические факторы (температурный и водный режим, почвенные характеристики), так и антропогенное воздействие (пожары, оказывающие дестабилизирующее влияние на их устойчивость). Раскрыты механизмы адаптации видов и перестройки в структуре и продуктивности этих степей. Пирогенный фактор стирает индивидуальность степных сообществ, ведет к обеднению по флористическому составу коренной растительности, территорию заселяют виды с широким экологическим спектром. Пожары способствуют отбору по возрастному спектру ценопопуляций многих видов, они становятся более однородными, в составе преобладают ювенильные и вергинильные особи, на фоне активизации ксерофитных условий обитания усиливается пространственная комплексность сообществ. Это приводит к смене ассоциаций, усиливает дигрессию фитоценозов и упрощает их структуру, что способствует постепенной утрате автохтонности целинных степей с учетом их зональной приуроченности.

Ключевые слова: степи, структура, продуктивность, целинные фитоценозы, пожары, восточный и центральный Крым.

ВВЕДЕНИЕ

Флористическое разнообразие и уникальность растительности природных комплексов Восточного Крыма издавна привлекала исследователей (Вульф, 1929; Шифферс-Рафалович, 1929; Сарандинаки, 1930, 1931). Более детально и подробно анализу структуры растительности, ее происхождению и топологической дифференциации, генезису и перспективам рационального использования также посвящено достаточно много работ (Котова, 1961; Голубев, Сова, 1990; Новосад, 1992; Миронова, Шатко, 2009; Корженевский, Рыфф, 2006 и др.). Была разработана локальная экосеть Восточного Крыма с подробным описанием ее компонентов – природных ядер и экологических коридоров – путем объединения объектов заповедного фонда и территорий с хорошо сохранившимися в естественном состоянии биоценозами в единую экологическую систему (Рудык, Прокопов, 2013). Но наряду с достаточно большим числом разнообразных обобщающих исследований работы по структуре и продуктивности с конкретными данными для восточнокрымских степей как в заповедниках, так и в заказниках единичны (Кобечинская и др., 2003, 2013; Кобечинская, Отурина, Литвинова, 2013; Кобечинская, Отурина, Замотаева, 2014).

Исследований, посвященных флоре и растительности целинных степей равнинного Крыма с учетом их хозяйственного использования, также достаточно много (Дзенс-Литовская, 1950, 1970; Николаев и др., 2010; Николаев, Мельников, 2011 и др.). Детальное многогодичное изучение последствий воздействия огня на степные фитоценозы равнинного Крыма с выявлением адаптационных перестроек их структуры выполнено только авторами и носит оригинальный характер (Кобечинская, Андреева, 2016).

Полностью отсутствуют работы, посвященные установлению различий по структуре и продукционному процессу в сравнительном аспекте между восточными и центральными степями Крыма с учетом пирогенного фактора.

Поэтому целью нашей работы было провести сравнительный анализ по выявлению адаптационных характеристик данных фитоценозов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования степей Восточного Крыма выполнялись на базе регионального ландшафтного парка местного значения «Воздухоплавательный комплекс Узун-Сырт» площадью 840 га (охранная зона общей площадью 34 га), который был учрежден решением Верховного Совета АРК в 2010 году. Хребет Узун-Сырт, или гора Клементьева, является естественной границей между степным и горным Крымом. Он расположен в 5 км к юго-востоку от пгт Коктебель и протянулся в виде рельефной дуги длиной 5,5 км с высотой до 264 м н. у. м. Южный склон горы крутой, расчленен балками, а северный – более пологий с перепадом высот 50–80 м. По данным Л. П. Мироновой, В. Г. Шатко (2009), флора высших сосудистых растений района горы Клементьева насчитывает 708 видов из 316 родов и 65 семейств. Ведущими семействами являются Asteraceae (94 вида – 13,4 %), Poaceae (78 видов – 11,0 %) и Fabaceae (76–10,7 %). Для такой сравнительно небольшой территории уровень эндемизма очень высок (51 вид), 64 вида относятся к различным категориям охраняемых растений. Территория характеризуется широким спектром естественных растительных сообществ, поэтому она в основном репрезентативна для своего биогеографического региона (Миронова и др., 2013). Здесь были заложены 2 пробные площади: контрольный участок и степь, подвергшаяся воздействию огня.

Вторым объектом для анализа был целинный степной массив в равнинной части Крыма вблизи пгт Гвардейского Симферопольского района. Он расположен вблизи военного аэродрома, что обеспечило ему сохранность на протяжении довоенного и послевоенного времени. На учетных площадях выявлено 115 видов (Кобечинская, Андреева, 2016). Здесь также для исследований были взяты два участка: контроль и горельник, что позволило проследить как динамику сукцессионных процессов под влиянием огня, так и те перестройки в структуре и продуктивности сообществ, которые проявляются при воздействии этого фактора с учетом воздействия разнообразных абиотических факторов.

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Полный флористический состав изучался на пробных площадях. Номенклатура таксонов приведена согласно (Mosyakin, Fedoronchuk, 1999) с дополнениями (Ена, 2012).

Исследовали структуру горизонтального и вертикального сложения фитоценозов: оценивали общее проективное покрытие, видовую насыщенность на учетных площадках 0,1, 0,25 и 1 м² в 50-ти и 20-кратной повторности, мозаичность, высоту травостоя и другие показатели с использованием стандартных геоботанических методик (Злобин, 1989; Миркин и др., 2002). Запасы надземной органической массы (живой и мертвой) наиболее полно отражают величину продуцируемого органического вещества растительностью, отражая ее адаптационный потенциал. Разногодичную динамику продукционного процесса проводили в сравнительном аспекте на этих степных участках укосным методом с последующим высушиванием проб в лаборатории и камеральной обработки полевого материала. При этом выделялись в каждой пробе хозяйственно-ботанические группы: злаки, осоки, бобовые, мхи, лишайники, разнотравье и вычленяли отдельно подстилку и ветошь (Титлянова, 1978). Все полученные результаты обрабатывались методами вариационной статистики. Ошибка средней величины для данных надземной массы составила $\pm 7-10\%$ (Лакин, 1978).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Проведем сравнительный анализ с выявлением сходства и различий растительности на примере пробных площадей фитоценозов восточных и центральных равнинных степей Крыма (средние данные за 2 года). В центральной степи на исследуемых участках

преобладают черноземы, а в восточных подстилающими породами служат меловые мергели, глины и известняки. Поэтому состав ассоциаций и флористический спектр видов существенно отличаются у сравниваемых объектов (табл. 1).

Таблица 1

Сравнительная характеристика структуры пробных площадей фитоценозов восточных и центральных равнинных степей Крыма (средние данные за 2 года)

Параметры	Восточные степи (г. Узун-Сырт)		Центральные степи (окрестности пгт Гвардейского)	
	Контроль (1)*	Горельник (2)	Контроль (3)	Горельник (4)
Высота травостоя (см)	35–37	20–25	50–56	45–48
Общее проективное покрытие (%)	80–90 %	50–70 %	90–95 %	75–80 %
Видовая насыщенность				
0,1 м ² в 50-кратной повторности	8,28±0,8	5,45±0,05	6,08±0,6	6,48±0,7
0,25 м ² в 20-кратной повторности	13,2±1,3	8,9±0,8	10,6±0,9	8,9±0,6
1 м ² в 20-кратной повторности	18,25±1,7	11,25±0,9	11,7±0,92	14,0±1,3
Число элементов мозаики	7	10	0	8
Флористический состав (кол-во видов/100м ²)	63	53	58	71
Наименование ассоциаций	Асфаделиново-дубровниково-ковыльная	Шалфейно-дубровниково-наголоватковая	Бородавчево-типчачково-васильковая	Житняково-злаково-шалфейная

* В скобках указан номер участка.

На контроле (уч. № 1) восточной степи высота травостоя составляет 35–37 см, что значительно ниже, чем на уч. № 3 центральной равнинной части Крыма (50–60 см). Это обусловлено в первую очередь большим дефицитом влагообеспеченности и устойчивыми ветровыми потоками в горной местности, активизирующими иссушение почвенного горизонта рассматриваемого региона. Показатели общего проективного покрытия практически схожи (90–95 %). Отмеченная тенденция по снижению общего проективного покрытия коррелирует с высотой травостоя. Определяющими факторами горизонтальный и вертикальной структуры на горельниках (участки № 2 и № 4) выступают не климатические и иные абиотические факторы, а интенсивность пожара (беглый или устойчивый), а также последствия повреждения надземной и подземной корневой систем у растений, формирующих эти сообщества, частота повторяемости этого фактора в разные сезоны развития травостоя и количество золы, которая накапливается после огневого воздействия, замедляя процессы почвообразования.

Анализ видовой насыщенности по двум контрольным участкам выявил, что на учетных площадках разного размера (0,1, 0,25 и 1 м²) в восточнокрымских степях видовая насыщенность выше на 35–56 %, что свидетельствует с одной стороны о более высоком флористическом разнообразии этих сообществ с учетом влияния абиотических факторов (63 вида цветковых растений), в первую очередь разнообразия рельефа и почвенного покрова, создающего множество микроценозов на сравнительно небольшой территории, а с другой стороны – о влиянии климатических факторов, что формирует более ксерические условия обитания и создает больший спектр экологических ниш.

На площадях, пройденных пожарами, эти факторы частично нивелируются. В результате на учетных площадках 0,25 м² по видовой насыщенности различий вообще нет, а

на остальных размерностях сходство возрастает, причем оно выше в центральнокрымских степях на 11,2–19 %. Видовая насыщенность здесь достаточно высокая за счет обилия однолетних и сорных видов, легко проникающих в разрушенные пожарами фитоценозы. Здесь выявлено и большее флористическое разнообразие (уч. № 4 – 71 вид) по сравнению с восточными степями (53 вида) преимущественно за счет сегетальных и рудеральных видов из прилегающих сельхозугодий.

Это свидетельствует, что пирогенный фактор стирает индивидуальность степных сообществ, ведет к обеднению флористического состава коренной растительности, территорию заселяют виды с широким экологическим спектром, что способствует постепенной утрате автохтонности целинных степей с учетом их зональной приуроченности.

Отмеченная тенденция подтверждается и горизонтальной структурой, так как если число элементов мозаики на контрольном участке восточных степных массивов составляет 7 (значительная неоднородность микрорельефа), то в центральной степи она почти не выражена.

Напротив, воздействие огня приводит к существенным изменениям в пространственной структуре фитоценозов. На обоих участках горельников выявлено по 10 и 8 элементов мозаики. Этот высокий показатель обусловлен тем, что пожар, уничтожая часть видов, создает благоприятные условия для внедрения новых семян в освободившиеся экологические ниши, что и способствует росту видового разнообразия как по жизненным формам, так и по адаптации видов к данному фактору. Создаются благоприятные условия для омоложения ценопопуляций ковылей и злаков, в составе их преобладают ювенильные и вергинильные виды на фоне активизации ксерофитных условий обитания, усиливается пространственная комплексность в сложении растительного покрова (табл. 1).

Флора заказника относится к средиземноморскому типу (Миронова, 2009). Наиболее крупную группу во флоре пробных площадей формируют виды переходного европейско-средиземноморского и переходного средиземноморско-евроазиатского степного ареалов. Самое большое их количество произрастает на участке № 1. Напротив, на гари (пробная площадь № 2) нарушенные экотопы заселены в значительной мере видами с ареалом голарктического типа, который представлен голарктической, палеарктической, западно-палеарктической и европейской группами.

В центральных степях на контроле (уч. № 3) преобладают виды европейско-средиземноморско-переднеазиатского и европейско-средиземноморского ареалов, отражающие специфику этих фитоценозов. На горельнике главенствуют виды западно-палеарктической группы. Следовательно, анализ ареологического спектра также подтверждает, что пожары приводят как к упрощению структуры растительности, так и к формированию сходных фитоценозов пирогенного типа с флористическим составом широкого спектра, преимущественно западно-палеарктического, что стирает индивидуальность происхождения этих степей.

Спектр доминантов, формирующие соответствующие степные ассоциации в восточном и центральном регионах Крыма, отличается по составу. На контроле (уч. № 1) сформировалась ассоциация асфаделиново-дубровниково-ковыльная (ass. *Stipa capillata* – *Teucrium chamaedris* + [*Peonia tenuifolia*] + *Asphadelina taurica*) (табл. 1). На горельнике г. Узун-Сырт ведущими являются полукустарнички, быстро восстанавливающие свои позиции за счет почек возобновления. Здесь выражена асс. шалфейно-дубровниково-наголоватковая (ass. *Jurinea stoechadifolia* – *Teucrium chamaedris* + *Salvia nutans*). В равнинной части полуострова ведущими в составе растительности являются злаки. На контроле сформировалась асс. бородачево-типчачково-васильковая (ass. *Centaurea orientalis* – *Festuca rupicola* – *Bothriochloa ischaemum*), а на горельнике – асс. житняково-злаково-шалфейная (*Salvia nemorosa* – *Festuca sulcata* – *Agropyron ponticum*).

Самыми многочисленными семействами в восточнокрымских степях на пробных площадях являются: Asteraceae (17 %), Fabaceae (13 %) и Lamiaceae (12 %), 13 семейств представлены одним видом. На горельнике, соответственно, это семейства Poaceae, Asteraceae и Lamiaceae (образующие в сумме 41 %). В центральнокрымской степи ведущими

семействами являются: Lamiaceae, Fabaceae, Poaceae и Asteraceae (в сумме 49 % от общего количества). На горельнике спектр ведущих семейств снижается: Lamiaceae, Asteraceae и Poaceae (всего 45 %). В итоге и по главенству семейств видов, формирующих пирофитные сообщества, также прослеживается большое сходство между степями из разных регионов Крыма с максимальным выпадением из травостоя видов из семейства Fabaceae, слабо адаптированных к воздействию огня.

Первичная продукция экосистем является ее важнейшей характеристикой, оценкой свободной энергии, которая обеспечивает протекание биологического круговорота. Знание этой величины необходимо как для понимания функционирования фитоценозов, так и для оценки их продукционного потенциала. Величина первичной продуктивности изученных травяных сообществ варьирует очень значительно по сезонам, поэтому в наших исследованиях были взяты показатели продуктивности в период максимального развития травостоя (конец мая – начало июня) на всех 4 участках. По среднесуточным климатическим показателям в восточном регионе средние показатели июня в этот период составляют 23,8 °С, а в центральном несколько выше – 26,1 °С, что, безусловно, сказывается на динамике создаваемой растениями фитомассы. В окрестностях г. Узун-Сырт среднегодовое количество осадков очень низкое – 270–300 мм со снижением в отдельные годы до 210–230 мм, причем основная масса их выпадает в осенне-зимний период. В равнинной части полуострова в окрестностях пгт Гвардейского выпадает больше осадков, здесь эти показатели колеблются от 350 до 500 мм, причем на вегетационный период приходится до 44 % объема влаги.

Чтобы не перегружать статью и выявить наиболее значимые тенденции в этих показателях, мы приводим средние данные по продуктивности за 2 года, полученные на исследуемых территориях (табл. 2).

Таблица 2

Продуктивность пробных площадей в период максимального развития травостоя (средние показатели за 2 года) (ц/га) для восточных и центральных степей Крыма

№ участка	Восточные степи		Центральные степи	
	1 – контроль	2 – горельник	3 – контроль	4 – горельник
Биогруппа				
Злаковые	1,87±0,19	1,24±0,11	9,6± 0,9	6,6±0,7
Осоковые	0,31±0,03	0,2±0,01	нет	нет
Бобовые	0,22±0,07	0,15±0,01	4,0±0,72	1,2±0,1
Разнотравье	9,2±0,83	6,98±0,92	3,6±0,33	11,2±1,2
Фитомасса	11,6±1,3	8,47±0,97	17,2±1,55	19,0±1,74
Опад	5,9±0,27	5,34±0,52	14,2±1,34	7,6±0,69
Подстилка	28,43±2,56	3,89±0,41	14,6±1,51	5,6±0,51
Общая растительная масса	46,03±4,15	17,7±1,6	46,0±4,14	32,2±2,30

Они позволяют выявить особенности продукционно-деструкционных процессов в степных фитоценозах с различными режимами существования: ненарушенных и подвергшихся воздействию огня.

Структура и запасы растительного вещества отражают как различия фитоценозов, так и связи с изменением пространственного размещения на ландшафтном профиле, являясь важнейшими характеристиками растительного покрова. Большие запасы фитомассы указывают на высокую интенсивность продукционного процесса, накопление мортмассы – на низкую скорость деструкции (Кобечинская, 2014). Анализ продукционно-деструкционного процесса на участках выявил, что на контрольных участках сравниваемых регионов средние показатели продуктивности почти одинаковы (46 ц/га). Хотя следует привести и многогодичные данные, которые отражают колебания их по годам. В восточностепных фитоценозах они колеблются от 42,88 до 49,18 ц/га. В центральном регионе эти различия еще более значительны – 34,4–57,6 ц/га, что обусловлено, в первую

очередь, распределением осадков (обильные дожди весной в 2016 года, превысившие среднееголетние показатели почти на 76 %).

Представляет интерес выявление различий в соотношении хозяйственно-ботанических групп по изученным территориям. В восточнокрымских степях в составе фитомассы ведущей био группой является разнотравье ($9,2 \pm 0,83$ ц/га), причем она сохраняет свои позиции и на горельнике, несколько снижаясь по весовым показателям ($6,98 \pm 0,92$ ц/га).

В убывающем порядке располагаются био группы злаковых и бобовых при минимальной численности группы осок. Напротив, в центральной равнинной степи главенствуют на контроле злаки (участок № 3) – $9,6 \pm 0,9$ ц/га, но на горельнике на первое место выходит био группа разнотравья – $11,2 \pm 1,2$ ц/га, что вполне объяснимо. Пожар обнажает почву, повышает количество зольных элементов, создавая благоприятные условия для внедрения растений, особенно однолетников. В первую очередь погибают гемикриптофиты, почки возобновления которых находятся на поверхности почвы и слабо защищены от огня. Более устойчивы длиннокорневищные и дерновинные злаки, они дольше сохраняют способность к возобновлению. По данным А. М. Семенов-Тян-Шанской (1977), после пожаров отмирает до 40 % дерновин типчака и 20 % ковыля, так как их почки возобновления находятся вблизи поверхности почвы, но эти виды достаточно активно через год восстанавливают свои позиции. На территории, пройденной огнем, при уничтожении многолетней подстилки увеличивается испарение с поверхности, сдувается снежный покров, меняется влажность верхних горизонтов почвы, увеличивается ее нагрев, то есть создаются более ксерофитные условия для развития растительного покрова, поэтому идет отбор видов, которые смогут приспособиться к более жестким условиям существования (Кобечинская и др., 2003, 2014). Восстановление травостоя на выгоревших участках идет сравнительно медленно, только через 3–5 лет продуктивность восстанавливается, если не повторятся пожары. Поэтому пирогенный фактор приводит к смене ассоциаций, усиливает дигрессию фитоценозов и упрощает их структуру.

Следует отметить также низкие показатели био группы бобовых ($0,22$ ц/га) в составе фитомассы восточной степи и более значимые – в центральной равнинной степи ($4,0 \pm 0,72$ ц/га), хотя после воздействия огня эти показатели падают в 3,3 раза.

Также выявляется интересная закономерность, проявляющаяся в том, что если фитомасса на контроле (участок № 1) г. Узун-Сырт достигает $11,6 \pm 1,3$ ц/га и закономерно снижается на горельнике до $8,47 \pm 0,97$ ц/га, то на равнинной степи прослеживается обратная зависимость. После воздействия огня (уч. № 4) за счет оттавности корнеотпрысковых растений и активного размножения однолетних видов продуцируется фитомассы больше ($19,0 \pm 1,74$ ц/га), чем на ненарушенном участке ($17,2 \pm 1,55$) ц/га. Запасы подстилки достаточно значительны на контрольном участке восточнокрымской степи, достигают 61,8 % от общей величины продуктивности этого фитоценоза (рис. 1).

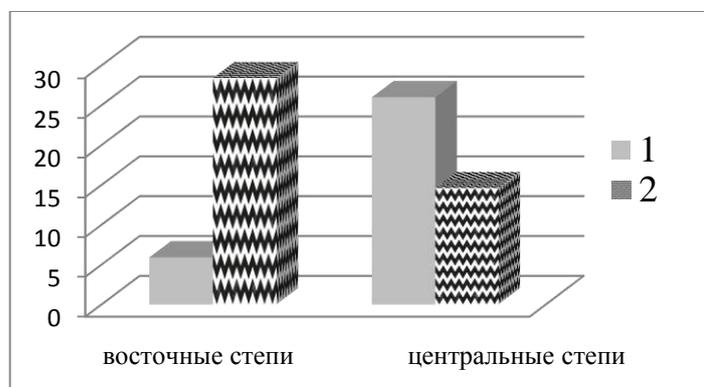


Рис. 1. Показатели опада и подстилки на контрольных участках центральных и восточных степей Крыма

1 – опад (ветошь); 2 – подстилка.

На участках с пирогенным фактором – не слишком большие различия между соотношением опада и подстилки (рис. 2).

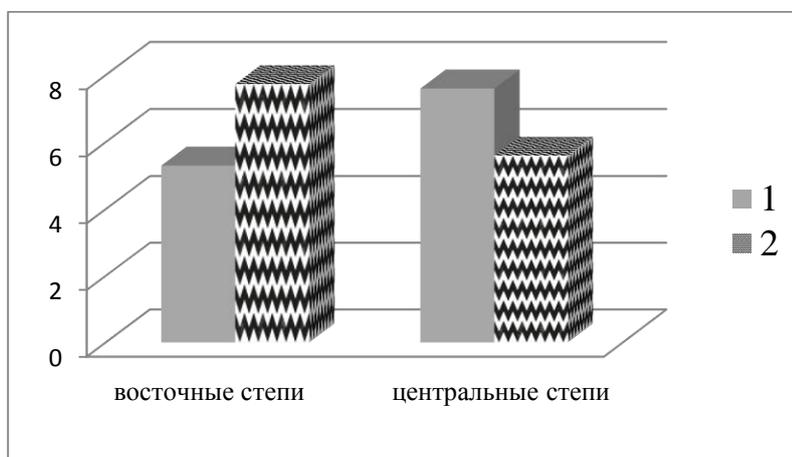


Рис. 2. Показатели опада и подстилки на горельниках в центральных и восточных степях Крыма

1 – опад (ветошь); 2 – подстилка.

Специфика климата Юго-Восточного Крыма – длительные весенне-летние засухи с минимальным увлажнением в течение вегетационного периода. По многолетним метеорологическим наблюдениям, в этот период выпадает всего 10–15 % общего годового количества осадков в районе исследований. Поэтому деструкция многолетней мертвой массы растягивается на несколько лет. Именно это обуславливает высокие показатели подстилки в общем объеме продукции начиная с весны и длительность ее минерализации по сезонам года. Поздней осенью и зимой разложение мертвой растительной массы продолжается, хотя и медленнее, чем в осенний период. В результате ее запасы от осени к весне постепенно сокращаются, особенно интенсивно минерализация идет в октябре – ноябре с учетом температурного режима и обилия осадков в зимний период.

В центральной равнинной степи эти показатели в два раза ниже ($14,6 \pm 1,51$ ц/га). Это обусловлено, прежде всего, благоприятным температурным и водным режимом, обеспечивающим более интенсивное разрушение отмершей массы и способствующим почвообразованию в течение всего года, хотя летние засухи замедляют эти процессы, но в осенний период и большую часть зимнего при частых положительных температурах они резко активизируются. На горельнике вклад отмершей массы в общую продуктивность очень низок (17,4 %), так как она в первую очередь уничтожается огнем. Величина годовой продукции в целом зависит от режима увлажнения первой половины вегетационного периода.

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

В восточнокрымской степи на контроле соотношение мортмассы к фитомассе достигает 3:1, так как идет процесс накопления многолетней подстилки и ее деструкция растягивается на 1–1,5 г. В равнинной степи из-за особенности климатических факторов эти соотношения значительно ниже – 1,6:1, что свидетельствует об ускорении процессов разложения подстилки, которая разрушается здесь более интенсивно (за 9–11 месяцев). На горельниках эти соотношения составляют 1,1:1 и 0,7:1 соответственно, что выявляет более интенсивный процесс разложения мортмассы на незащищенной почве и свидетельствует о более высокой интенсивности кругооборота веществ.

В степных сообществах практически преобладает однолетний цикл минерализации опада. За счет высокой скорости нарастания биомассы, ее отмирания и накопления происходит активная динамика в трансформации энергии, обеспечивающая эффективность функционирования этих сообществ, хорошо адаптированных к существующим природным условиям и сохраняющих свою специфику и автохтонность.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Целинные степи Восточного Крыма имеют четко выраженные отличия от центральных равнинных степей как по горизонтальной и вертикальной структуре, так и в динамике продукционного процесса. Определяющими абиотическими факторами являются климатические, орографические и почвенные, вносящие свой вклад как по флористическому спектру этих сообществ, так и в их сложение и динамические разногодичные характеристики.

Пирогенный фактор стирает индивидуальность степных сообществ, ведет к обеднению по флористическому составу коренной растительности, территорию заселяют виды с широким экологическим спектром, что способствует постепенной утрате автохтонности целинных степей с учетом их зональной приуроченности.

Список литературы

- Вульф Е. В. Керченский полуостров и его растительность в связи с вопросом о происхождении флоры Крыма // Записки Крымского общества естествоиспытателей. – 1929. – № 11. – С. 15–110.
- Голубев В. Н., Сова Т. В. Эколого-биологические особенности петрофитной степи Керченского полуострова, ее типология и ботанико-географические связи // Труды Никитского ботанического сада. Биоморфоструктура и классификация растительности Крыма. – 1990. – Т. 110. – С. 26–35.
- Дзенс-Литовская Н. Н. Растительность степного Крыма // Ученые записки Ленинградского университета. Серия географических наук. – 1950. – Вып. 7, № 125. – С. 45–63.
- Дзенс-Литовская Н. Н. Почвы и растительность Степного Крыма. – Л.: Наука, 1970. – 157 с.
- Ена А. В. Природная флора Крымского полуострова. – Симферополь: Н. Орианда, 2012. – 232 с.
- Злобин Ю. А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений. – Казань: Изд. Казанского гос. ун-та, 1989. – 143 с.
- Кобечинская В. Г., Отурина И. П., Апостолов В. Л., Пышкин В. Б. Экологические особенности изменения растительного покрова Опукского природного заповедника // Фальцфейнівські читання. – Херсон: ХДУ, 2003. – С. 149–152.
- Кобечинская В. Г., Отурина И. П., Литвинова М. П. Особенности биоморфологической структуры степных фитоценозов Опукского природного заповедника // Современная фитоморфология, 2013. – Т. 6. – С. 175–179.
- Кобечинская В. Г., Отурина И. П., Замотаева К. А. Особенности строения и продуктивность степной растительности регионального ландшафтного парка Узун-Сырт (гора Клементьева) // Сборник тезисов докладов III Международной научно-практической конференции «Биоразнообразие и устойчивое развитие». – Симферополь, 2014. – С. 135–137.
- Кобечинская В. Г., Андреева О. А. Изменение биоморфологической структуры фитоценозов степного Крыма под действием пирогенного фактора // Всероссийская конференция молодых ученых «Техносфера XXI века». – Севастополь, 2016. – С. 40–41.
- Корженевский В. В., Рыфф Л. Э. Анализ флоры высших сосудистых растений Опукского природного заповедника // Труды Никитского ботанического сада. Биоразнообразие природных заповедников Керченского полуострова. – Ялта, 2006. – Т. 126. – С. 51–73.
- Котова И. Н. Флора и растительность Керченского полуострова // Труды Никитского ботанического сада. – Ялта, 1961. – Т. 35. – С. 64–168.
- Лакин Г. Ф. Биометрия – М.: Высшая школа, 1978. – 343 с.
- Миркин Б. М., Наумова Л. Г., Соломещ А. И. Современная наука о растительности. – М.: Логос, 2002. – С. 114–144.
- Миронова Л. П., Шатко В. Г. Флора и растительность хребта Узун-Сырт и Баракольской котловины в Восточном Крыму // 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.
- Миронова Л. П., Епихин Д. В., Вахрушева Л. П., Каменских Л. П., Шатко В. Г. Характеристика ключевых территорий локальной экосети Восточного Крыма по флористическим данным. – Природа Восточного Крыма. Оценка биоразнообразия и разработка проекта локальной экологической сети / [отв. ред. С. П. Иванов]. – К., 2013. – С. 73–101.

[Мосякин, Федорчук] Mosyakin S. L., Fedoronchuk, M. M. Vascular Plants of Ukraine: a nomenclatural checklist. – К.: Kholodny Institute of Botany, 1999. – 345 p.

Николаев Е. В., Ена А. В., Мельников М. М. Естественные пастбища Крыма – Симферополь, 2010. – 140 с.

Николаев Е. В., Мельников М. М. Агробиологические основы повышения продуктивности и рационального использования естественных пастбищ Крыма. – Симферополь, 2011. – 158 с.

Новосад В. В. Флора Керченско-Таманского региона (структурно-сравнительный анализ, экофлоротопологическая дифференциация, генезис, перспективы рационального использования и охраны). – К.: Наукова думка, 1992. – 277 с.

Сарандинаки В. Н. К флоре восточного Крыма. Систематический список дикорастущих растений Карадага и прилегающих районов // Труды Карадагской биологической станции. – 1930. – Вып. 3. – С. 13–38.

Сарандинаки В. Н. К флоре восточного Крыма. Систематический список дикорастущих растений Карадага и прилегающих районов // Труды Карадагской биологической станции. – 1931. – Вып. 4. – С. 145–227.

Семенова-Тян-Шанская А. Н. Накопление и роль подстилки в травяных сообществах. – Л.: Наука, 1977. – 191 с.

Титлянова А. А. Изучение биологического круговорота в биогеоценозах. Методическое руководство. – Новосибирск: Наука, 1971. – 136 с.

Рудык А. Н., Прокопов Г. А. Структурные элементы региональной и локальной экологической сети восточного Крыма. – Природа Восточного Крыма. Оценка биоразнообразия и разработка проекта локальной экологической сети / [отв. ред. С. П. Иванов]. – К., 2013. – С. 86–99.

Шифферс-Рафалович Е. В. Растительность Керченского полуострова // Крым. – 1929. – № 1. – С. 41–53.

Kobechinskaya V. G., Andreeva O. A. Comparative characteristics of the structure and productivity of phytocoenoses in the eastern and central steppes of the Crimea, taking into account the pyrogenic factor // Ekosistemy. 2018. Iss. 15 (45). P. 3–11.

The article gives comparative analysis of spatial structure of steppe phytocoenoses in the eastern and central regions of the Crimea with evaluation of production process. The research finds out that these communities are composed due to abiotic factors - soil characteristics, temperature and water regime as well as anthropogenic factors - forest fires destabilizing their stability. The authors reveal mechanisms of species adaptation and changes in the structure and productivity of these steppe areas. The pyrogenic factor diminishes steppe communities individuality and leads to reduction of floristic composition of the indigenous vegetation therefore the territory is inhabited by species with a broad ecological spectrum. Fires contribute to the selection of cenopopulations of many species according to the age spectrum. Consequently, they become more homogeneous with dominance of juvenile and virginial individuals. Intensification of living conditions increases the spatial complexity of plant communities.

Key words: steppes, structure, productivity, virgin phytocoenoses, fires, eastern and central Crimea.

Поступила в редакцию 15.02.18