

74
ВСЕСОЮЗНАЯ ОРДЕНА ЛЕНИНА АКАДЕМИЯ
СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ НАУК имени В. И. ЛЕНИНА
ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО
ЗНАМЕНИ НИКИТСКИЙ БОТАНИЧЕСКИЙ САД

Труды, том LXXIV

БИОЭКОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ И ФИТОЦЕНОЗОВ КРЫМА

иасу
ЯЛТА — 1978

ВСЕСОЮЗНАЯ ОРДЕНА ЛЕНИНА АКАДЕМИЯ
СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ НАУК имени В. И. ЛЕНИНА
ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО
ЗНАМЕНИ НИКИТСКИЙ БОТАНИЧЕСКИЙ САД

Груды, том LXXIV

БИОЭКОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ И ФИТОЦЕНОЗОВ КРЫМА

Под редакцией В. Н. Голубева

ОТДЕЛ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

РЕДАКЦИОННО-ИЗДАТЕЛЬСКИЙ СОВЕТ

Ю. А. АКИМОВ, Т. К. ЕРЕМИНА, В. Ф. ИВАНОВ, К. К. КА-
ЛУЖСКИЙ (председатель), В. Ф. КОЛЬЦОВ, М. А. КОЧКИН,
И. З. ЛИВШИЦ, А. И. ЛИШУК, Ю. А. ЛУКС, В. И. МА-
ШАНОВ (зам. председатели), Е. Ф. МОЛЧАНОВ (зам. пред-
седателя), А. А. РИХТЕР, И. И. РУБЦОВ, Н. К. СЕКУРОВ,
Е. А. ЯБЛОНСКИЙ

ИЗДАНИЕ СОВЕТСКОГО НАУЧНОГО ИЗДАТЕЛЬСТВА

Proceedings, vol. LXXIV

BIOECOLOGY OF PLANTS AND PHYTOCENOSES
IN THE CRIMEA

Edited by V. N. Golubev

EDITORIAL-PUBLISHING BOARD

Y. A. AKIMOV, V. F. IVANOV, K. K. KALUTSKY (Chief),
M. A. KOCHKIN, V. F. KOLTISOV, I. Z. LIVSHITS, A. I. LIS-
HCHUK, Y. A. LUKSS, V. I. MASHANOV (Deputy Chief),
E. F. MOLCHANOV (Deputy Chief), A. A. RIKHTER,
N. I. RUBTSOV, N. K. SEKUROV, E. A. YABLONSKY,
T. K. YERYOMINA



ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РАСТЕНИЙ И РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ КРЫМСКОЙ ЯЙЛЫ

В. Н. ГОЛУБЕВ,
доктор биологических наук

ХАРАКТЕРИСТИКА СТАЦИОНАРА И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Аналитическое изучение экологии и биологии растений является необходимой основой познания структуры и динамики растительности. Эколого-биологические особенности определяют распределение растений по местообитаниям, их взаимные отношения в фитоценозе, степень количественного развития и в конечном итоге обуславливают характер и направление смены растительного покрова. Вместе с тем индивидуальные свойства растений, морфологическая структура, способность к вегетативному размножению, образованию дерновин и т. д. придают растительным сообществам качества, имеющие практическое значение, например противоэрозионное, водоохранное, почвообразующее.

Наряду с аналитическим существенную роль играет и синтетическое изучение эколого-биологических особенностей растений как комплексов, образующих фитоценозы. По составу компонентов с теми или иными эколого-биологическими признаками растительные сообщества соответствуют конкретным зонально-поясным типам климатических и эдафических условий. В этом смысле эколого-биологический состав фитоценозов представляется эффективной экологической оценкой, которую можно использовать для самых различных целей: классификации растительности, установления генетических связей между близкими, но географически обособленными сообществами, выявления возможностей интродукции в регионы с заданными диапазонами природных факторов и др. Особенно следует подчеркнуть значение эколого-биологического состава коренных зонально-поясных фитоценозов в данном районе для интродукции и поисков исходного материала, принимая во внимание эколого-фитоценозную приуроченность интродуцентов у себя на родине.

Материалы данной статьи собраны автором во время стационарных геоботанических работ на Никитской яйле (1965—1968 гг.), итоги которых опубликованы лишь частично (Голубев и др., 1967; Голубев, 1969а, 1970, 1971; Голубев и Махаева, 1970; и др.). Однако основные задачи этих исследований были мотивированы подробно, и здесь мы их опускаем.

К выбору стационара* были предъявлены следующие требования: а) чтобы условия его были типичными для западных яйл Крыма, б) чтобы они представляли как можно большее разнообразие растительных сообществ, в) были естественными для яйлы и исключали воз-

* Идея организации стационара принадлежит профессору Н. И. Рубцову.

действие хозяйственного вмешательства хотя бы на время проведения наблюдений. Этим требованиям удовлетворяла территория Никитской яйлы на границе с Гурзуфским седлом, входящая в состав Крымского заповедно-охотничьего хозяйства, где выпас скота и другие виды хозяйственной деятельности были прекращены еще в 1910 г. (с некоторыми нарушениями режима заповедности в период гражданской и Великой Отечественной войн).

Район стационара находится в ущелье Авунды, по его левобережью, на высоте около 1425 м над уровнем моря. К юго-востоку открывается вид на Аю-Даг и море, в южном направлении вздымаются величественные уступы правого склона Авунды. Это наиболее возвышенная часть Никитской яйлы, откуда с некоторых точек можно увидеть вершину Роман-Кош. При круговом обзоре разворачивается типичный ландшафт яйлы с его плоскими седловинами, всхолмлениями, скалистыми барьерами, круто обрывающимися к юго-востоку и мягко и далеко опускающимися к северо-западу, с бархатными коврами трав, каменными россыпями, местами с разреженными скоплениями низкорослых сосен, часто принимающих стланиковую и кустарниковидную форму.

Многолетние наблюдения за динамикой растительности проводились в прямокострово-низкоосоково-типчаковой ассоциации нагорной луговой степи (*Bromus riparius* [+ *Filipendula vulgaris*] — *Festuca sulcata* [+ *Alopecurus vaginatus*] — *Carex humilis* [+ *Thymus callieri*]) на двух топографически различных местообитаниях — северо-западном (участок I) и юго-восточном (участок II) склонах с крутизной 5—7°. Менее разнообразные наблюдения проводились также в петрофитной степи на западном (участок III) и южном (участок IV) склонах и над луговой растительностью (участок V). Участки III—V располагаются в непосредственной близости от участков I—II.

Систематические наблюдения на стационаре начинались с первой декады июня и продолжались по сентябрь — первую декаду октября в течение 1965—1968 гг. Раньше и позднее этих сроков проводились эпизодические выезды в район стационара для взятия укосов, проведения фенонаблюдений и сбора разнообразной другой научной информации. Естественно, первый выезд старались приурочить к моменту снегосхода и началу вегетации растительности, а последний — перед самым установлением снежного покрова. В ранневесенний период доступ к стационару на машине закрыт многочисленными снежными заносами дороги в районе яйлы, в результате чего приходилось добираться пешком.

Микроклиматические наблюдения. На Никитской яйле нет метеостанции, ближайшая к стационару метеостанция «Ай-Петри» находится в 15 км к западу. Микроклиматические наблюдения проводились в период полевых работ на постоянных участках (I—II) в нагорной луговой степи. Изучался температурный режим воздуха внутри травостоя на высоте 10 см от поверхности почвы, 3 раза в сутки (в 7, 13 и 21 час, с поправкой в 43 мин. на местное время), снимались показания срочного, минимального и максимального термометров. Температура почвы измерялась на глубинах 20, 40 и 70 см (глубже залагает известняк) с помощью почвенно-вытяжных термометров один раз в сутки (13 час. 43 мин.). На высоте 1 м измерялась сила ветра ручным чашечным анемометром типа «А» 3 раза в сутки, одновременно с другими наблюдениями. Влажность почвы определялась весовым методом, в процентах от сухой почвы. В слое 0—25 см образцы почвы брались стандартным буром через каждые 5 см, с промежутком между бурениями в 15 дней. Осадки учитывались дождемерами Давитая по два на участок (в верхней и нижней частях склона).

Эколого-биологические исследования. Среди большого разнообразия эколого-биологических особенностей изучались только те, которые мы обозначаем термином «биоморфологические». Значительная часть данных по биоморфологии растений получена в процессе ежедневных фенологических наблюдений по расширенной программе в течение полного вегетационного периода. Наблюдения проводились над всеми видами, встречающимися на Никитской яйле, в разных экологических и

фитоценологических условиях. Общий осмотр и анализ строения растений позволил получить представление об общем габитусе, структуре наземных побегов, способах возобновления. Для выявления структуры корневой системы и подземных побеговых органов растения откапывались и гербаризировались.

В ходе фенологических наблюдений во время полевых работ устанавливались точные даты начала массового и конца цветения на стационарных участках и в целом на Никитской яйле; длительность вегетации отдельных видов и их органов. Выяснились все нюансы распределения растений по местообитаниям и ценозам.

Характер перезимовки (наличие или отсутствие зеленых органов, их величина и пр.) изучался посредством тщательного осмотра растений в разных условиях в предзимнее и ранневесеннее время — перед образованием снежного покрова и сразу вслед за его разрушением. Использовались также фиксированные особи, у которых зеленые органы маркировались и измерялись в самом конце и начале вегетации. Подобным же образом определялась цикличность развития побегов в теплое время года.

Степень сформированности побегов будущего года в почках возобновления выявлялась по методике И. Г. Серебрякова (1947) путем сбора в осеннее время почек и фиксирования их в 70-процентном растворе спирта с последующей камеральной обработкой в лаборатории под бинокулярной лупой.

В середине сентября, до наступления регулярных заморозков, для выяснения особенностей зимнего покоя растения осторожно выкапывались вместе с комом земли, пересаживались в ящики, а затем перевозились на машине вниз и помещались в теплицу Никитского сада. При пересадке растения подробно описывались, имеющиеся листья маркировались краской для разграничения с вновь образующимися. Наблюдения в теплице проводились через 3—5 дней, при этом фиксировались как новообразование органов и цветение, так и интенсивность роста и форма листьев.

Изучение роста вегетативных побегов злаков, осок и других видов проводилось над 10—15 побегами, расположенными группами (по 5) в разных местах пробных площадей фитоценозов. Побеги отмечались этикетками из тонкой латунной проволоки, надетыми на их основания, с выгнутым порядковым номером. 6, 16 и 26 числа каждого месяца измерялась общая длина и живая часть листьев побега, отмечались вновь образующиеся и отмирающие листья. Измерения новых листьев начинались с момента появления их из влагалища. За признак отмирания принималось пожелтение листа.

Эта методика позволила установить сроки формирования новых листьев и отмирания старых, продолжительность жизни, общую длину живых и мертвых частей листьев по срокам наблюдений (кривая роста), длительность и интенсивность (или скорость) роста и отмирания листьев, динамику их количества, изменения длины живых частей в зимний период, так как, помимо лета, измерения проводились ранней весной, вскоре после снегосхода и осенью перед установлением снежного покрова.

Менее строгие наблюдения над этикетированными особями видов дали материал для суждения о длительности и интенсивности роста вегетативных и генеративных побегов, цикличности их развития, что в конечном итоге позволило выделить типы роста наземных органов.

Модификацией анализа ритмов цветения является изучение аспектов, под которыми мы подразумеваем внешний вид сообщества, главным образом цвет, обусловленный массовым цветением обильных компонентов. Растения с энтомофильными цветками образуют красочные аспекты. Анемофильные растения, по преимуществу злаки, тоже создают характерные аспекты своими распускающимися соцветиями. Эти признаки и служат основанием для практического определения длительности и порядка следования аспектов во времени.

Ритмы цветения всех компонентов сообщества являются исходным материалом для составления кривых цветения фитоценозов (Голубев, 1969б). Наиболее оправданы кривые цветения, основанные на декадных суммах зацветающих, цветущих и отцветающих видов. Пользуясь списком видов ценоза с датами начала и конца цветения, для их получения достаточно распределить точками каждую дату зацветания и отцветания в декадную сетку вегетационного периода. Обозначая через a_i число зацветающих видов в любой декаде вегетационного периода от $i=1$ до n , а через b_i — число отцветающих по декадам видов, расчетным способом находим количество цветущих видов (x_i) в каждую декаду вегетации по формуле:

$$x_i = \sum_{j=1}^i a_j - \sum_{j=i}^{n-1} b_j$$

Эмпирические декадные суммы зацветающих, цветущих и отцветающих видов выравнивались методом скользящих средних по триадам (Урбах, 1964).

Микроклимат и почвы стационарных участков. Микроклиматические условия I и II участков (рис. 1—9) отличаются незначительно, но закономерно, по всем наблюдавшимся показателям. Для краткости подробно проанализируем условия I участка, а в заключение отметим специфику микроклимата II участка.

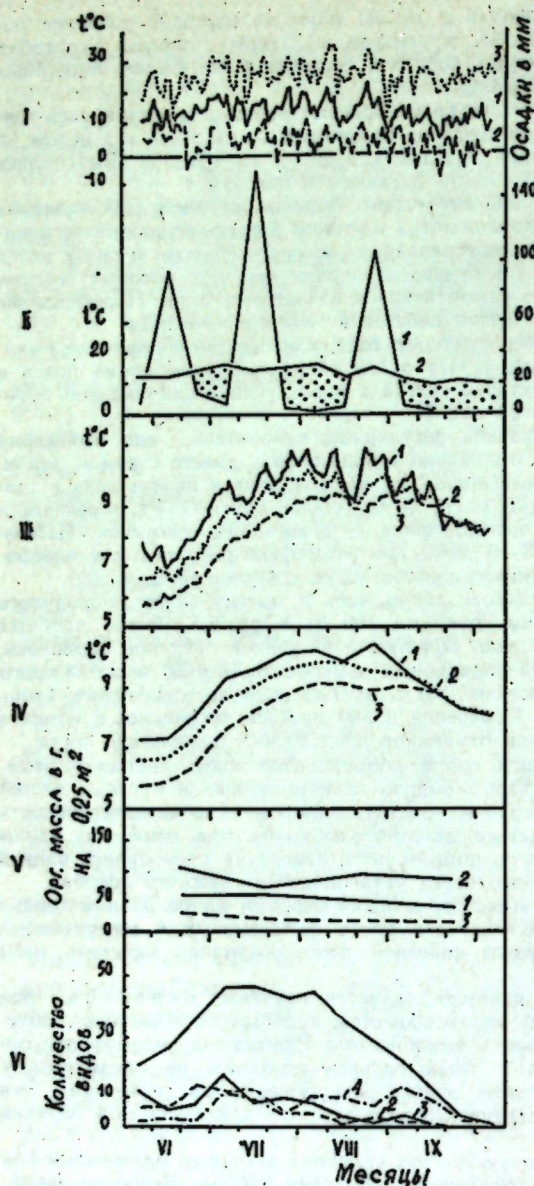


Рис. 1. Климатический график нагорной луговой степи Никитской яйлы, участок I, 1965. I — суточные температуры воздуха на высоте 10 см от поверхности: 1 — среднесуточные, 2 — минимальные, 3 — максимальные; II — климатодиаграмма: 1 — сумма осадков по декадам, 2 — среднедекадные температуры воздуха (точечная штриховка — засушливые периоды); III — суточные температуры почвы: 1 — на глубине 20 см, 2 — на глубине 40 см, 3 — на глубине 70 см; IV — среднедекадные температуры почвы: 1 — на глубине 20 см, 2 — на глубине 40 см, 3 — на глубине 70 см; V — динамика продуктивности наземной части растительности: 1 — фитомасса, 2 — ветошь, 3 — подстилка; VI — кривые цветения (подекадные суммы): количество цветущих (1), зацветающих (2), массово цветущих (3) и отцветающих (4) видов.

Среднедекадные температуры воздуха I участка в летние месяцы весьма умеренные и характеризуются довольно постепенным изменением с абсолютным максимумом в первую декаду июля и первую декаду августа (1967) и вторую декаду июля (1968).

Наиболее теплыми можно считать летние месяцы 1966 г., в остальные годы они были более прохладными. Минимальные суточные температуры отличаются низкими значениями. Возможно их падение до 0° и ниже в любой летний месяц. В сентябре, главным образом в ночное время, отрицательные минимальные температуры становятся обычным явлением. Максимальные суточные температуры воздуха летом колеблются между 20 и 30°. Иногда они опускаются ниже 20° или поднимаются выше 30°.

Весьма характерными за годы наблюдений были периодические похолодания в течение летнего периода. Особенно устойчивым было падение температуры воздуха в первую-вторую декады июля, совпадающее обычно с обильными осадками, приносимыми северо-западными ветрами. В это время нередко выпадает град, иногда очень крупный и сильный. Похолодания зарегистрированы и в разные декады июля и августа. Часто они тоже совпадают с большими осадками, но не всегда.

Температуры почвы обычно соответствуют изменениям температур воздуха с некоторым запазданием. Большее совпадение, естественно, наблюдается на меньшей глубине, у нас — на глубине 20 см. Температуры почвы на глубине 40 и 70 см изменяются очень плавно, без резких скачков, особенно среднедекадные. В начале июня температура почвы по годам на глубине 20 см колебалась от 6,5 (1967) до 8,5° (1966). Максимальные значения отмечены в третью декаду августа (1965), третью декаду июля (1966), вторую декаду августа (1967) и первую декаду сентября (1968). Они варьируют в пределах 10—12°. По-видимому, наиболее низкие температуры почвы были в 1965 г. Разница температур почвы на глубинах 20 и 70 см составляет в летние месяцы обычно 1—2°. По вполне понятным причинам в сентябре бывают моменты, когда температура почвы выравнивается на всех

трех уровнях, после чего обычно на глубине почва становится более теплой по сравнению с верхними ее слоями.

За годы наблюдений во все три летних месяца выпадало большое количество осадков (табл. 1), значительно превосходящее осадки, зафиксированные данными метеостанции «Ай-Петри». Исследования В. Н. Дублянского (1964) вполне объясняют эти расхождения. Из-за своего местоположения показания осадков метеостанции «Ай-Петри» на 15—30% ниже экспериментально найденных на плато Ай-Петринской яйлы.

Таблица 1

Месячные суммы осадков (в мм) на экспериментальных участках нагорной луговой степи. Никитская яйла, 1965—1968 гг.

Месяцы	I участок				II участок			
	1965 г.	1966 г.	1967 г.	1968 г.	1965 г.	1966 г.	1967 г.	1968 г.
Июнь	115	130	95	141	108	128	109	148
Июль	166	102	176	62	108	107	178	79
Август	108	102	123	144	116	108	103	148
Сентябрь	5	55	2	454	5	57	3	446

В отдельных случаях отклонения достигали 100—200 и даже 290%. Поэтому вполне естественно, что на Никитской яйле, значительно удаленной от Ай-Петринской, общая сумма осадков и их распределение имеют свои особенности.

Обычно мало осадков выпадает в сентябре. Однако в 1968 г. их выпало очень много — свыше 450 мм! В целом за период с июня по сентябрь в течение четырех лет соответственно выпало 394, 389, 386 и 801 мм, т. е., за исключением 1968 г., количество осадков было стабильным. Так как в 1968 г. превышение суммы осадков произошло за счет ливней в сентябре, надо заключить, что в годы наблюдений летние осадки были более или менее однородными. Лишь июль 1968 г. можно назвать относительно недостаточно влажным. В выпадении осадков наблюдается известная порционность. Особенно ярко она выражена в 1965 г., когда было 3 периода сильных осадков — во вторую декаду июня и июля и в третью декаду августа. В остальные годы эта четкость несколько нарушилась, но характерная многовершинность кривой осадков (2—3 пика) сохранялась. Изменение распределения осадков во время вегетационного периода, конечно, сказывается на динамике продуктивности растительности яйлы и ритмике сезонного развития растений.

Большим значениям летних осадков отвечают высокие показания влажности почвы. Они необъяснимо высоки, хотя методика определения строго соответствовала стандартной (Роде, 1960).

II участок характеризуется более высокими температурами воздуха и почвы — в пределах 1—2°. Этого оказывается достаточно, чтобы вызвать заметные изменения в составе растительности. Отличия в осадках, как правило, несущественны, расхождения бывают в сторону как понижения, так и повышения.

Приводим описания почвенных разрезов, выполненных почвоведом В. И. Доношниковым.

Участок I — 1000 м западнее «Беседки ветров». Склон северо-западной экспозиции 6°. От 10% HCl по профилю не вскипает. 27.VII.1966 г.
 Н_{дер.} 0—11 см темно-серый с буроватым оттенком, рыхлый, среднесуглинистый, комковато-пылеватый, обильно пронизан корнями травянистой растительности, переход в следующий горизонт постепенный.
 Н 11—28 см темно-серый, среднесуглинистый, пылевато-комковатый, слегка уплотнен, пронизан корнями травянистой растительности, щебень и камни известняка 15—20%, переход в следующий горизонт постепенный.
 Н_р 28—50 см темно-серый с бурым оттенком, тяжелосуглинистый, комковато-ореховатый, уплотнен, пронизан корнями травянистой растительности, щебень и камни известняка до 50%, переход в следующий горизонт постепенный.
 РН 50—60 см бурый, тяжелосуглинистый, комковато-ореховатый, плотный, редкие корни травянистой растительности, камни известняка до 75%, с 60 см известняк.

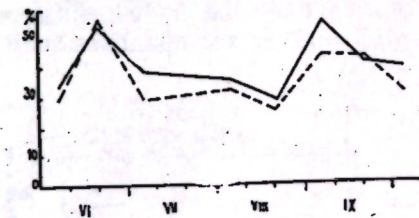


Рис. 2. Динамика влажности почвы под лугово-степной растительностью (в процентах на сухую почву, средние данные для слоя 0—20 см). Никитская яйла, 1965 г. Сплошная линия — данные для I участка, пунктирная линия — для II участка.

Почва: горнолуговая черноземовидная тяжелосуглинистая на известняках. Гумус: 0—5 см—20,8%, 10—20 см—14,7%, 20—30 см—11,4%, 50—60 см—6%; азот валовой: 0—5 см—1,31%, 10—20 см—1,09%, 20—30 см—0,79%, 50—60 см—0,39%; фосфор валовой: 0—5 см—0,24%, 10—20 см—0,21%, 20—30 см—0,19%, 50—60 см—0,18%.

Участок II — 700 м юго-западнее «Беседки ветров», склон юго-восточной экспозиции 6°. От 10% HCl вскипает с глубины 32 см. 27.VII. 1966 г.

Н_{пер.} 0—9 см темно-серый с буроватым оттенком, комковато-пылеватый, рыхлый, среднесуглинистый, обильно пронизан корнями травянистой растительности, переход в следующий горизонт постепенный.

Н 9—32 см темно-серый, пылевато-комковатый, среднесуглинистый, слегка уплотнен, пронизан корнями травянистой растительности, щебень и камни известняка 10—15%, переход в следующий горизонт постепенный.

НР_к 32—60 см бурый, тяжелосуглинистый, комковато-ореховатый, плотный, редкие корни травянистой растительности, щебень и камни известняка более 50%.

Почва: горнолуговая черноземовидная среднесуглинистая на известняках. Гумус: 0—5 см—18%, 10—20 см—12,2%, 20—30 см—10,0%, 30—40 см—5,7%, 50—60 см—5,4%; азот валовой: 0—5 см—0,77%, 10—20 см—0,62%, 20—30 см—0,49%, 30—40 см—0,34%, 50—60 см—0,28%; фосфор валовой: 0—5 см—0,23%, 10—20 см—0,23%, 20—30 см—0,17%, 30—40 см—0,16%, 50—60 см—0,15%.

ОСНОВНЫЕ ТИПЫ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЯЙЛЫ

Представляется уместным в самых общих чертах охарактеризовать основные типы растительности яйлы, преимущественно те, с которыми связаны проведенные здесь стационарные исследования. Но этому обзору мы предпосылаем теоретическое введение, рассматривающее принципиальные вопросы классификации и ординации растительности, выдвинувшиеся в последнее время в число наиболее актуальных и дискуссионных. Без такого предварения обзор растительных сообществ яйлы оказался бы недостаточно подготовленным.

К теории классификации и ординации растительности. Концепция континуума растительности, сформулированная впервые Л. Г. Роменским (1910, 1915, 1924), в настоящее время находится в стадии энергичной разработки. Подробную историческую справку с обзором литературы по этому вопросу можно найти в работах В. М. Понятовой (1959), Т. А. Работнова (1962, 1963, 1968), В. Д. Александровой (1965, 1969), Х. Х. Трасса (1966), В. И. Василевича (1966, 1969). Идея непрерывности нередко противопоставляется пониманию растительного покрова как дискретного явления. Теоретические расхождения в определении сущности растительности имеют своим следствием расхождения в методах изучения фитоценозов. Так, П. Грейт-Смит (1967) утверждает: «Теоретически два описанных нами подхода к изучению растительных сообществ (т. е. классификация и ординация. — В. Г.) совершенно различны и основаны на существенно различных концепциях, касающихся природы сообществ. Классификация предусматривает отсутствие непрерывности в составе не только между конкретными участками

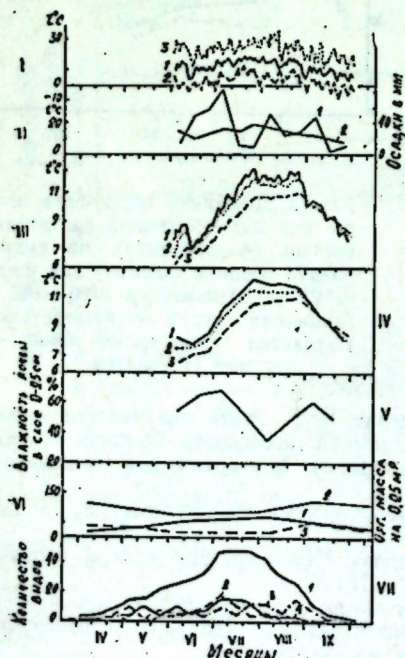


Рис. 3. Климато-экологический график нагорной луговой степи, участок I, 1966 г. I—IV — так же, как на рис. 1; V — влажность почвы в процентах на сухую почву, среднее для слоя 0—20 см; VI и VII — так же, как V и VI на рис. 1.

в поле, но также между абстрактными классами, по которым можно теоретически распределить всю растительность. Ординация предполагает вариацию в составе растительности, хотя и не исключает отсутствия непрерывности в поле, соответствующей прерывистости в действии определяющих факторов» (стр. 233—234). Этой точки зрения придерживаются многие другие авторы.

Факт существования непрерывности растительного покрова является твердо установленным благодаря ряду тщательно выполненных исследований (Curtis, 1959; Whittaker, 1951, 1956; Василевич, 1963, 1966, и мн. др.). Вместе с тем, как утверждает ряд исследователей, классическая фитоценология раньше базировалась исключительно на дискретности растительного покрова, на признании известной целостности фитоценозов, исторически сформировавшихся в данных условиях, на существовании типов сообществ, более или менее четких границ между ними и т. д. Как же согласуются эти точки зрения?

По мнению В. Д. Александровой (1965), существование континуума не противоречит типологии сообществ, структурная определенность и обособленность которых может объясняться действием (в совокупности или порознь) следующих причин: 1) резких перепадов условий внешней среды; 2) средообразующим влиянием доминантов; 3) переломными границами в изменении прямодействующих факторов. Поэтому фитоценозы должны рассматриваться как реальные единицы растительности и могут служить объектами изучения и классификации. В. И. Василевич (1968) полагает, что в большинстве случаев в природе имеет место непрерывное варьирование растительности и между отдельными геоботаническими таксонами, как бы они ни выделялись, есть переходные категории. Даже при распределении ценозов в многомерном пространстве трудно предположить, чтобы они располагались совершенно равномерно, не образуя тех или иных скоплений, которые можно типологизировать. По Х. Х. Трассе (1966), дискретность и непрерывность составляют диалектическое единство как две стороны одного явления — растительного покрова. «В нем могут встречаться все возможные формы — от явных дискретных до непрерывных сообществ. При этом две крайние формы, несомненно, представляют исключительное редкое явление» (стр. 177). В цитируемой работе имеется богатый набор суждений по этому вопросу большого круга геоботаников, преимущественно зарубежных.

В. В. Мазинг (1969) пишет: «Ординация и классификация — не противоположности. Ординацию можно рассматривать как один из методов классификации, именно как классификацию отдельных точек, в противоположность классификации территориальных единиц, как множества точек» (стр. 67). Обширный опыт прошлых фитоценологических работ, основывавшихся на классификационной концепции, свидетельствует о многочисленных фактах наличия переходов между фитоценозами. Чтобы соблюсти принципы системы классификации, геоботаники обычно опускают промежуточные группировки, о

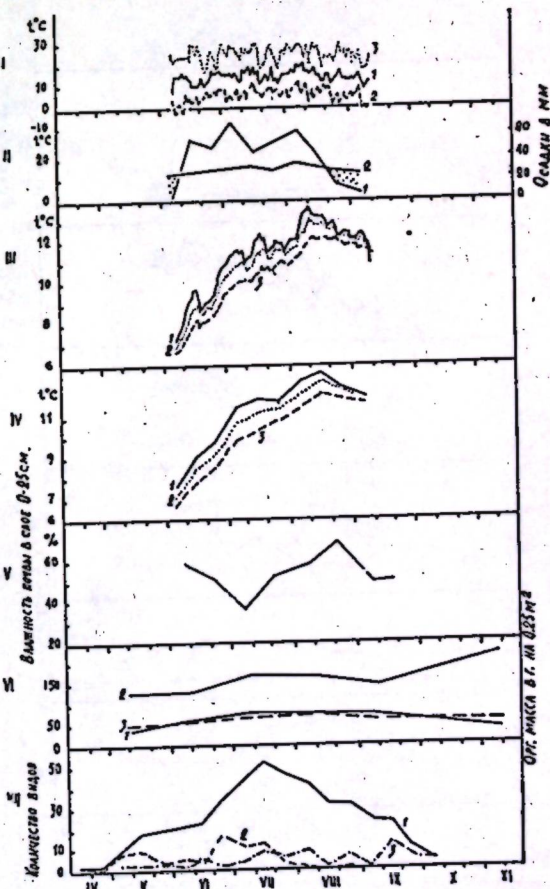


Рис. 4. Климато-экологический график нагорной луговой степи, участок I, 1967 г. I—IV — так же, как на рис. 1; V—VI — так же, как на рис. 3; VII — кривые цветения (подкадные суммы): количество цветущих (1), зацветающих (2) и отцветающих (3) видов.

чем делаются соответствующие пометки и ссылки. Более того, самой методикой полевого описания растительности предусматривалось выбирать для подробного изучения «типичные» участки ассоциаций (Шенников и др., 1932; Алексин и др., 1933; Ярошенко, 1961, и др.). Таким образом, опыт классификации несколько не противоречит идеям континуума растительности и вовсе не подтверждает мнения (Грейг-Смит, 1967), будто классификация основывается на признании дискретности фитоценозов. Типология таких природных объектов, как растительные сообщества, — операция по большей части произвольная. И хотя она в качестве руководящей цели ставит перед собой выделение естественных сообществ (типов, ассоциаций и т. д.), практически определяемые границы между фитоценозами в подавляющем большинстве случаев являются условными. Это тем более очевидно, если принять во внимание условность самих принципов выделения фитоценозов и требований к их однородности (по составу и количественным соотношениям видов, пространственной структуре, распределению особей видов по площади и пр.). В самом деле, нет абсолютно тождественных фрагментов (пробных площадок любых размеров) фитоценоза, абсолютна лишь безграничная изменчивость. Поэтому более логичным, строго научно обоснованным подходом к расчленению (группировке, упорядочению, классификации в широком смысле) растительных сообществ, как и многих других природных объектов, является произвольный отбор признаков для анализа и произвольное (субъективное, заранее согласованное, по договоренности) принятие степени однородности ценоза, в совокупности определяющие характер и принципы классификации в соответствии с конкретными практическими и теоретическими задачами.

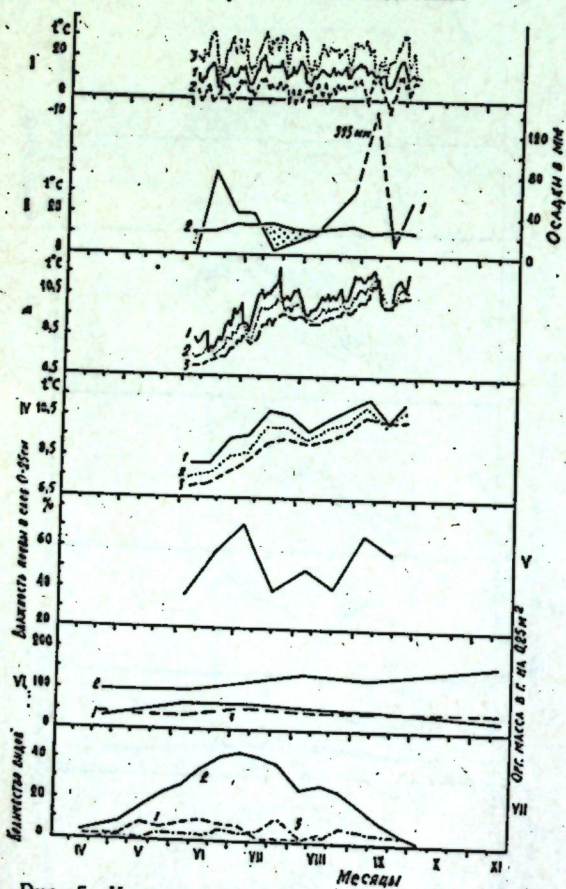


Рис. 5. Климатоценотический график нагорной луговой степи, участок I, 1968 г. Обозначения те же, что и на рис. 4.

С первого взгляда может показаться, что высказанные суждения противоречат принципам объективности научных исследований, в том числе и естественной классификации ценозов. Но это, конечно, не так. Ординация растительности, а в более широком аспекте — применение количественно-статистических и новейших математических методов изучения ценозов, анализа и обработки данных, служит мощным средством максимальной объективизации расчленения растительных сообществ, выделения однородных групп и их типологии. Опыт ординации, распределения фитоценозов (или более или менее дробных фрагментов) в одно-, двух- или многомерной системе координат, в которой отдельные оси соответствуют различным признакам сообществ, показывает, что и здесь процесс деления, расчленения поля или скопления точек на отдельности является в значительной мере условным. И здесь не обойтись без произвольно устанавливаемых критериев деления.

Можно с определенностью полагать, что классификация и ординация не только не противоречат друг другу, а взаимно дополняют и обогащают друг друга, расширяют сферу своих возможностей и служат целям объективизации выделения однородных растительных группировок, их упорядочения и приведения в систему. С этой точки зрения понимание соотношения дискретности и непрерывности растительного покрова лучше всего достижимо в философских категориях, и, как кажется, в формулировке С. Т. Мелюхина (1958) находит достаточно удовлетвори-

тельное решение: «дискретность связана со структурностью непрерывного» (стр. 128). Близость классификации и ординации вытекает уже из того, что оба метода в качестве исходного материала используют почти одними и теми же данными, а именно: описаниями пробных площадок (площадок), в которых содержатся списки видов и указания на меру количественного их участия в составе ценоза (в шкалах глазомерной оценки обилия, присутствия или отсутствия, или более точных количественных показателей — это не меняет существа дела). Ординация, вообще количественно-математические методы дают исследователю возможность более строго оценивать фактический материал в соответствии с логическими и формально-теоретическими закономерностями анализа и обобщения. Более того, центр тяжести лежит вовсе не в сопоставлении ординации и классификации, смысл которых достаточно ясен, а в той роли, которая принадлежит фитоценологии как науке о растительности, в контроле и руководстве при применении ординации и математических методов в целях классификации и изучения закономерностей растительных сообществ. В этой связи рассмотрим еще несколько общих положений.

Совершенно не требуется никакой ординации, если перед нами сообщества разного видового состава, к тому же с четко очерченными особенностями жизненных форм доминантов. В самом деле, ординация излишня при расчленении луговой и лесной растительности, сосновых и еловых лесов и т. д. Но она может оказать услугу при классификации лугово-степной, луговой, степной и другой растительности.

Фитоценоз представляет собой сочетание популяций видов, между которыми устанавливаются взаимоотношения, главным образом экологические. Степень целостности ценозов различна и зависит от средообразующего значения эдификаторов. Замкнутость лесных сообществ с весьма своеобразным фито-климатом обычно выше, чем травяных. Но и среди травянистых сообществ встречаются довольно обособленные, с «сильными» эдификаторами. Примером последних на яйле и прилегающих северных склонах могут служить сообщества из коротконожки перистой**, с абсолютным доминированием этого вида, предельно угнетающего большинство других компонентов. Среди лугово-степной растительности эти ценозы имеют вид густых зарослей с четкими границами.

Впрочем, о степени замкнутости сообществ в общем говорить, по-видимому, нельзя. В самом деле, иногда лесные ценозы весьма замкнуты для развития светолюбивых, например, луговых, элементов, но в такой же мере в тех же географических условиях луговые сообщества почти недоступны для произрастания тенелюбивых лесных трав.

* Из этого следует, что ординация нам представляется в качестве подчиненного метода, в то время как классификация растительности имеет более широкое значение, обладает большими возможностями обобщающего характера.

** Русские названия растений приводятся, как правило, по «Определителю высших растений Крыма» (1972).

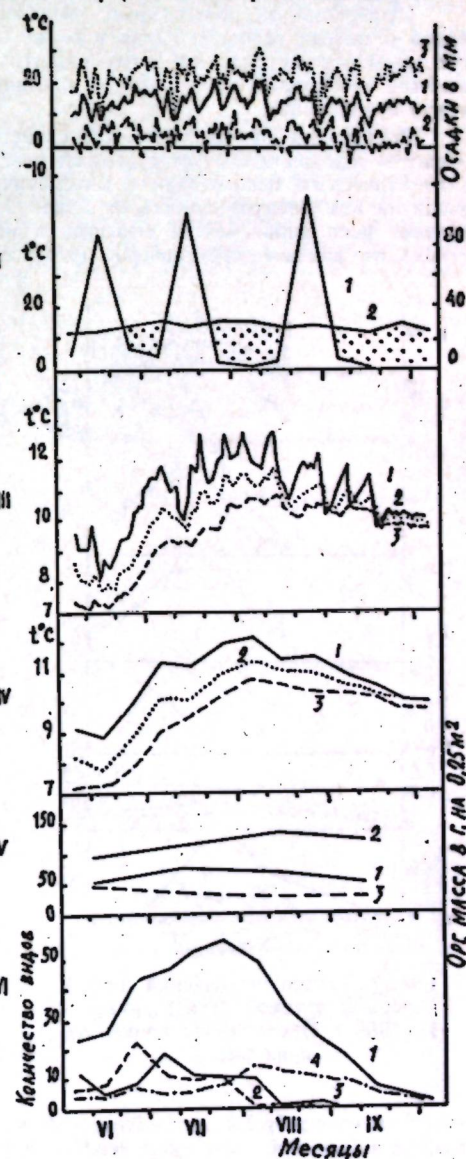


Рис. 6. Климатоценотический график нагорной луговой степи, участок II, 1965 г. Обозначения те же, что и на рис. I.

(главные изменения состава видов и количественных отношений в связи с условиями среды (ограниченного диапазона) возможны лишь для более или менее экологически близких видов, сформировавшихся в сходных эколого-фитоценологических условиях).

Общим правилом является экологическая индивидуальность видов, следствием которой бывает постепенное изменение состава видов и их количественного участия в связи с изменением экологических условий в пространстве и времени. Эдификаторная функция видов накладывает ограничения на проявление этой закономерности пропорционально средообразующему влиянию.

Существенную роль играет выявление биологических признаков и свойств видов в данных условиях. Одни и те же виды в разных географических областях могут заметно отличаться по ритму развития и другим биологическим свойствам. Эти отличия необходимо принимать во внимание, чтобы исключить ошибки при классификации и ординации.

Вообще эколого-биологические свойства видов и в целом фитоценологические особенности сообществ следует учитывать всегда и везде, где только намечается тенденция автоматического использования математических методов, стирающих индивидуальные различия компонентов сообществ. Такой недостаток заключает, например, метод определения расстояний между ценозами в многомерном пространстве В. И. Василевича (1962) по данным прерывного покрытия всех составляющих фитоценозы видов.

Обобщенное «расстояние» при этом теряет экологическую специфику, что, очевидно, представляет нежелательное явление. Чтобы освободиться от него, надо либо ограничить применение метода в отношении экологически близких видов и ценозов, либо расчет расстояний проводить по главным эколого-биологическим группам видов.

В последнее время высказываются мнения об условности моноиерархии таксономических единиц растительности (Whittaker, 1962; Василевич, 1968, 1969; Мазинг, 1968, 1969). Моноиерархическая классификация растительности не подкрепляется монофилиетизмом генезиса, как это имеет место в классификациях растений и животных. Многие единицы растительности формируются полифилиетически, слагаются из разнородных флористических элементов, а в ходе сукцессий происходят разнообразные конвергенции (Дохман, 1958, а, б; Василевич, 1968). В оценке Г. И. Дохман (1958а) «существующие классификационные системы, претендующие на звание генетических, вряд ли таковыми являются, вследствие того, что: 1) отражают в своей структуре в отличие от организмов не столько историю происхождения, сколько современную природную обстановку (Горюхов); 2) характеризуются неоднократным, на протяжении своего развития, вторжением мигрантов (процесс селектогенеза Сукачев), а также несомненным наличием так называемых «вкладчиков» из других типов растительности (Ярошенко)» (стр. 25). В. И. Василевич (1968) полагает, что в

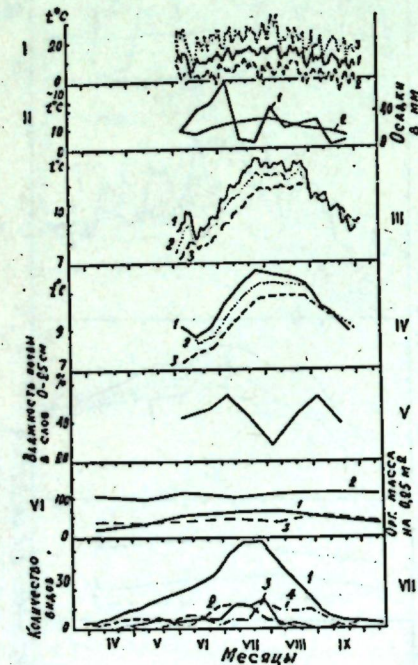


Рис. 7. Климатенологический график нагорной луговой степи, участок II, 1966 г. Обозначения те же, что и на рис. 3.

понятиях многомерной математической модели «иерархия естественных единиц выражается в том, что скопления первого порядка образуют скопления второго порядка, те в свою очередь — скопления третьего порядка и т. д.» (стр. 140). При равномерном распределении скоплений первого порядка естественная иерархия отсутствует. Вместе с тем все исследователи единодушны в признании практической целесообразности иерархической классификации растительных сообществ.

Перенесение принципа естественности системы организмов (в смысле единства их происхождения и эволюции) на классификацию растительности неправомерно. Но поэтому несостоятелен и упрек в условности классификации растительности. Последняя непременно должна быть искусственной, но, построенная на логических принципах деления понятий разного ранга, она может быть строго обоснованной и последовательной. Подчеркивание условности такой классификации как будто лишено смыс-

ла. В своей условности она представляется на данном уровне познания единственно возможной. Что касается представления моноиерархичности классификации в понятиях многомерной модели, то можно лишь вскользь заметить, что такая модель в настоящем ее виде представляется весьма несовершенной и практически недоступной для изображения всей неограниченной системы фитоценологических типов растительности Земли. Сказанное не умаляет значения многомерной модели для проведения ординации на всех таксономических уровнях иерархической классификации растительности.

Наиболее практически приемлемой, очевидно, является эколого-фитоценологическая классификация растительности, основанная на признаках самой растительности, таксономические единицы которой отражают экологические условия существования фитоценозов (Шенников, 1962). С этими принципами согласно большинство геоботаников (Исаченко и Рачковская, 1961; Сукачев, 1956, 1957; Лавренко, 1959; Дохман, 1958а, б; Камышев, 1961, и др.).

В выделении таксономических единиц, особенно низших, большое значение имеют доминанты и эдификаторы. Это виды, в значительной мере определяющие эколого-фитоценологическую специфику сообщества, принимающие наибольшее участие в накоплении органического вещества и энергии, в формировании структуры и взаимоотношений компонентов. По этому поводу было высказано много критических замечаний (Дохман, 1960, 1968; Миркин, 1968а, б, в; Василевич, 1968; Матвеева, 1964, и др.). Нет правила без исключений. Но и сами исключения иногда хорошо дополняют и раскрывают правило. Надо отличать формальное использование принципов от их подлинного содержания. Хороший пример преодоления затруднений в классификации по доминантам дает Б. М. Миркин (1968а), устанавливающий для пойменных лугов сменно-доминантные комплексы и экологические свиты замещения. Здесь избран путь объединения доминант в экологически близкие группы.

В полидоминантных сообществах с весьма неустойчивым по годам составом видов этот прием вскрывает закономерности структуры ценозов и позволяет обосновать рациональную классификацию. При этом следует учитывать и другие виды, в том числе детерминанты, характерные и прочие. В конце концов только весь состав компонентов ценоза и степень их количественного участия могут полноценно характеризовать его эколого-фитоценологические особенности.

Деление на данном этапе объема понятия на части осуществимо лишь по одному признаку, называемому в логике основанием деления. Между тем при выделении ассоциаций и других таксономических единиц выдвигается требование принимать во внимание совокупность признаков и свойств. В такой форме данное положение довольно неопределенно. Делить совокупность объектов сразу по большому числу признаков невозможно. Совокупность признаков можно использовать для классификации двумя путями: можно последовательно делить на каждом этапе по одному признаку или сконструировать комплексный, учитывающий ряд признаков» (Василевич, 1968,

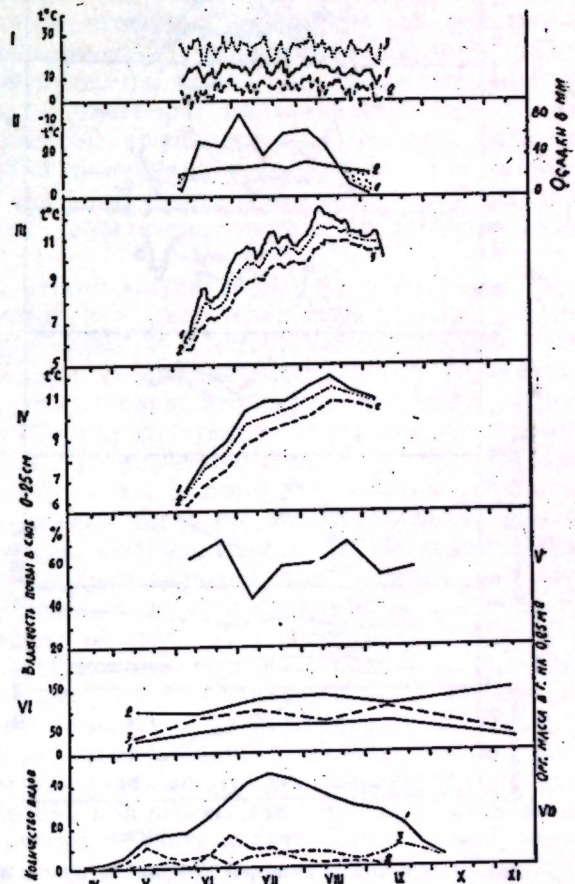


Рис. 8. Климатенологический график нагорной луговой степи, участок II, 1967 г. Обозначения те же, что и на рис. 4.

В. И. Василевич, 1968).

стр. 141—142). Отрицательные свойства комплексных показателей или индексов фитоценотической значимости видов хорошо известны (Макаревич, 1964; Фрей, 1966). В них стирается специфика каждого количественного показателя, и одна и та же общая оценка может быть получена на основе разных составляющих компонентов.

В разрешении противоречия положительную роль может сыграть использование для классификации таксономических единиц растительности любого ранга (начиная с ассоциаций и выше) принципов политомического ключа (Балковский, 1964). Каждый его признак должен быть взаимоисключающим в отношении остальных. Любой таксон его признака характеризуется одинаковым числом признаков. Каждому таксону в результате ключа соответствует неповторимая комбинация признаков. Правила логического деления и определения при этом неукоснительно соблюдаются. Конечно, требует специальной разработки вопрос об отборе признаков, их количественном выражении для определения ассоциаций разных типов и других таксонов. И при использовании политомического ключа возникает вопрос о градациях при количественном изменении признаков, который может быть решен лишь анализом фитоценотической значимости разных уровней количественного развития признаков.

Растительные группировки крымской яйлы. Обзор растительности Крымской яйлы посвящен ряд работ (Талиев, 1908; Вульф, 1914, 1925, 1948; Яната, 1916а, б, в, г, 1918, 1931; Поплавская, 1925а, б, 1930а, 1948; Троицкий, 1936; Н. А. Троицкий, 1948; Чернова, 1951; Лавренко, 1956; Привалова, 1956, 1958; Рубцов, 1958; Рубцов и др., 1966; Посохов, 1961а, б; Пожидаева, 1967 и др.). Многочисленные более ранние публикации носят преимущественно флористический характер, а геоботанические вопросы концентрируются вокруг проблемы безлесия крымской яйлы.

На основании этих исследований можно выделить четыре основных типа растительности яйлы: лугово-степной, лесной, петрофитно-степной и луговой. Первые три названных типа являются коренными, последний — вторичным. Однако столь четкая и определенная схема была выработана не сразу. Так, А. А. Яната (1916а, б) всю травянистую растительность яйлы рассматривал в качестве луговой, выделяя внутри нее ксерофильный злако-

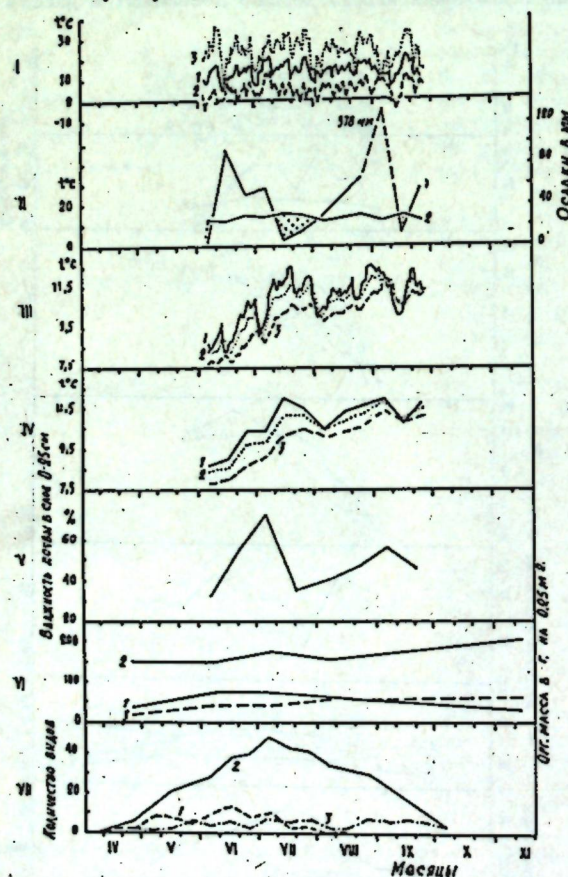


Рис. 9. Климатоэкологический график нагорной луговой степи, участок II, 1968 г. Обозначения те же, что и на рис. 4.

вый вариант и более влаголюбивые типичные луга с господством двудольных растений. Аналогичный тип «луговин» описывал Е. В. Вульф (1925) с таким же подразделением на варианты, уточняя первый вариант указанием на преобладание в нем овсяницы скальной. В другой работе Е. В. Вульф (1948) писал, что эти луговины носят лесостепной

или степной характер (стр. 58). Г. И. Поплавская (1930, 1948) шла еще дальше в интерпретации лугового типа растительности, включая в него как сообщества настоящих лугов с типичными мезофитами (овсяница луговая, ежа сборная и др.), так и низкоосоково-типчаковые ценозы. Г. И. Поплавская подчеркивала высокогорные признаки этих лугов, усматривала в них черты субальпийских и даже альпийских лугов других горных стран. Такой вывод отчасти подкреплялся данными В. Н. Аггеевского (1890), который относил к альпийским растениям яйлы крупную вытянутостолбиковую, проломник крымский, фиалку скальную и пришел к мысли, что «флора плоскости яйлы заключает в себе несомненные зачатки альпийского пояса». Сообщества петрофитов с господством полукустарничков (видов солнцезвезда, тимьяна, дубровника и др.) Г. И. Поплавская относил к высокогорному степному типу растительности. Этот тип Н. И. Рубцовым и Л. А. Приваловой рассматривается в качестве фриганоидного или петрофитно-степного (Рубцов и др., 1966).

Первым крупным систематическим исследованием растительности яйлы в геоботаническом плане была работа Н. М. Черновой (1951). Однако в области типологии растительных сообществ эта работа довольно несовершенна, таксономические ранги в большинстве своем остались неопределенными, а принципы выделения классификационных подразделений, равно как и их номенклатура, оставляют желать лучшего. По мнению Н. М. Черновой, преобладающая площадь травянистых сообществ яйлы занята ассоциациями ксерофитного типа, но таксономического уточнения не дается. В списке групп ассоциаций травянистой растительности границы собственно степного и лугового типов сливаются.

Е. М. Лавренко (1956), несколько генерализуя картину, описывает для крымской яйлы всего один тип растительности горных луговых степей и остепненных лугов и включает в него также сообщества с доминированием полукустарничков на щебнисто-каменистых субстратах.

Л. А. Привалова (1956, 1958) подразделяет растительность восточных яйл, Баугана и Чатыр-Дага на следующие категории: 1) степную, 2) луговую, 3) фриганоидную (петрофитно-степную), 4) сильно изреженную растительность осыпей и скал, 5) лесную, 6) сорную растительность стойбищ скота. Сюда можно было бы присоединить и седьмой тип — растительность водоемов, отмеченную Н. М. Черновой (1951) и др. В территориальном отношении значение этого типа ничтожно.

Приведенный выше перечень основных подразделений растительности яйлы и следует взять за основу для обсуждения. В этом списке не требуют какой-либо новой мотивировки типы 5—7. Напротив, тип степной растительности заслуживает большего внимания. Л. А. Привалова, анализируя отдельные группы ассоциаций данного типа, особо выделяет разнотравно-типчаковые степи, подчеркивая их значение в сложении растительного покрова яйлы. Означает ли это, что ценозы с господством типчака в эколого-фитоценотическом отношении занимают особое положение, судя по работам автора, сказать нельзя. Такой вопрос возникает неминуемо, если принять во внимание ареал типчака, распространяющегося в степной зоне Евразии, заходящего в смежные лесостепную и полупустынную зоны, а также в соответствующие пояса горных систем Кавказа, Крыма, Карпат. Если исходить в классификации растительности только из видового состава доминант и эдификаторов, то яйлинские группировки с абсолютным преобладанием типчака над суммарным количеством других компонентов ценозов следовало бы относить к типу настоящих степей.

Однако мы отклоняем это предположение по крайней мере в отношении типчаковых сообществ западных яйл, в частности Никитской яйлы. В случае с эвритопными доминантами при классификации растительности надо учитывать общие климатические условия территории, дифференциацию эвритопного вида на экотипы в разных частях ареала, эколого-биологические особенности его в данных условиях. Е. П. Матвеева (1964) для луговой растительности установила экологическую и фитоценотическую неоднородность доминант и эдификаторов и указала на необходимость в классификации ценозов учитывать эколого-фитоценотическую дифференциацию ареала доминант.

Овсяница скальная (типчак) на Никитской яйле редко образует более или менее чистые группировки с абсолютным доминированием. Чаще типчак является ведущей доминантой, как это сложилось на II участке, и произрастает в смеси с другими видами — мезоксерофитами, которые относятся к лугово-степному фитоценоческому элементу: с осокой низкой, костром береговым, лабазником обыкновенным, подмаренником настоящим, солнцезвездом крупноцветковым, лисохвостом влагаллистым, тонконогом гребенчатым, тысячелистником щетинистым, тимьяном Калле и др. Уже одно это обстоятельство заставляет усомниться, что такая и подобные комбинации типчака с другими компонентами являются представителями настоящих степей. Многие из названных спутников типчака, например осока низкая, зерна береговая, лабазник обыкновенный, подмаренник настоящий, тысячелистник щетинистый, а также земляника зеленая, тимфея степная, лапчатка узколистная, кульбаба щетинистая и другие, существенно участвуют в сложении растительных сообществ луговых степей лесостепи на равнине. Подлинная ценность этого факта выявляется лишь при анализе общих климатических условий яйлы. Особенно показательны осадки, которые на Никитской яйле в летние месяцы достигают 400 мм при более или менее равномерном распределении их по месяцам.

В связи с экологическим своеобразием яйлы находятся и эколого-биологические особенности видов, в том числе типчака. В определении фитоценотической специфики растений большую роль играют признаки роста вегетативных побегов (Голубев, 1969в). В условиях Никитской яйлы у типчака максимум запаса длины живых листьев вегетативного побега приходится на разные декады июля, в зависимости от экспозиции местопребывания, а депрессия прироста наблюдается в конце июля — начале августа. Сходными признаками роста характеризуются в этих условиях лугово-степные виды: костер береговой, осока низкая, мятлик узколистный и др. В литературе пока нет аналогичных данных для типчака в зоне настоящих степей. Однако, как сообщает П. Д. Ярошенко (1961), в настоящих степях в середине вегетационного периода у типчака надземные органы полностью или почти полностью высыхают. Уже таких относительно простых эколого-биологических наблюдений достаточно, чтобы увидеть непреходимую разницу между типчаковыми сообществами на яйле и в зоне степей. Если учесть количество выпадающих осадков на яйле в летние месяцы, то отношение типчаковых сообществ яйлы к типу настоящих степей лишается всякой основы. При этом мы еще ничего не знаем об экотипической принадлежности популяций типчака на яйле в сравнении с его экотипами в каком-либо пункте степной зоны. Вместе с тем сходство роста побегов типчака с лугово-степными видами, а также его совместное с ними произрастание позволяют объединять их в один эколого-фитоценотический элемент — лугово-степных растений. Вследствие климатических отличий яйлы от лесостепных районов равнинной территории европейской части сооб-

щества лугово-степных видов Крымского нагорья выделяются в особый географический вариант нагорных луговых степей.

Попутно заметим, что Е. М. Лавренко (1956) в числе преобладающих видов горной луговой степи Крыма называет помимо осоки низкой и других также овсяницу скальную, очевидно, полагая, что понтико-сарматский тип ареала вида еще не определяет фитоценотическую специфику его в данных условиях.

По совокупности фактов следует признать, что нагорная луговая степь Крымского нагорья является коренным типом растительности. Этот вывод сделала и Г. И. Поплавская (1948, стр. 53), конечно, с поправкой на номенклатуру данного типа.

На щебнисто-каменистых грунтах и выходах известняка на яйле развиваются группировки петрофитной степи или фриганоидная (полукустарничковая) растительность (Привалова, 1956; Рубцов и др., 1966). В собственном смысле петрофитная растительность как коренной тип, формирующийся на первично свободных местоположениях, представляет собой изреженную растительность скал и осыпей с преобладанием полукустарничков, но включающую ряд травянистых петрофитов и отчасти примесь других эколого-фитоценотических элементов, неизбежную при массовом развитии вокруг иных типов растительности.

В таком понимании петрофитные группировки существуют, по-видимому, с момента образования горных поднятий и, следовательно, являются весьма древними. Специфика происхождения и развития отразилась в эколого-биологических особенностях петрофитов, обуславливающих взаимоотношения с растениями других типов.

Скалы и осыпи представляют собой внеконкурентную резервацию петрофитов, из которых при соответствующих условиях они могут производить экспансию на соседние территории. Благоприятную среду для распространения петрофитов на территории яйлы создает чрезмерный выпас скота, который в прошлом практиковался в течение нескольких столетий. Разрушение дернового покрова, смыв почвы и мелкозем дождевыми и тальными водами обнажают горную породу и при сниженной конкуренции с лугово-степными видами вызывают массовое развитие петрофитов. На Никитской яйле с установлением заповедного режима луговая степь вновь восстанавливает свои позиции на значительных площадях, которые стали ареной борьбы двух несходных эколого-фитоценотических типов растений. Возникли смешанные петрофитно-лугово-степные группировки, в которых на ранних стадиях развития помимо петрофитов заметную роль играют осока низкая и другие лугово-степные виды. Такие сообщества Л. А. Привалова (1958) называет остепненными фриганами. На наш взгляд, эти сообщества лучше всего оценивать петрофитным вариантом нагорной луговой степи. В такой трактовке находит отражение серийный характер ценозов, их ценогенетическая связь с типом горных луговых степей и возможность восстановления коренного типа.

Наибольшую фитоценотическую значимость имеют следующие петрофиты Никитской яйлы: полукустарнички — солнцезвезд Стевена, с. восточный, тимьян крымский, проломник крымский, ясменник дернистый, дрок беловатый, д. прижатый, дубровник яйлинский, приноготовник головчатый, дубровник обыкновенный, железница крымская, иберийка скальная, ясколка Биберштейна, вероника крымская; травы — лапчатка узколистная, л. гравилатовидная, бедронец камнелюбивый, костер капдокийский, тонконог лопастный, козелец курчавый, подмаренник мягкий, василек наклоненный, эспарцет яйлинский, колокольчик крымский, язвенник Биберштейна и др.

Луговая растительность, или сообщества травянистых мезофитов (Шенников, 1935, 1938), на поверхности яйл занимает небольшие площади дна долин, карстовых воронок и прочих понижений с дополнительным увлажнением за счет поверхностного стока вод с соседних склонов или накопления снежных наносов. Из наиболее важных доминант лугов яйлы отметим овсяницу луговую, ежу сборную, мятлик луговой, пырей ползучий, полевицу гигантскую, тимopheевку узловатую, клевер луговой, к. ползучий, манжетку, нивяник обыкновенный, веронику дубравную и др. В большинстве своем яйлинские луга имеют вторичное происхождение и развиты на месте уничтоженной древесно-кустарниковой растительности. Об этом свидетельствуют и прямые индикаторы существовавшего раньше леса — типичные лесные травы, еще сохраняющиеся иногда среди луговых ценозов, в соседстве со скалистыми барьерами, под которыми обычно формируются лужайки, нередко используемые под сенокосы: купена душистая, смолевка замещающая, кипрей горный, пион трижды-тройчатый, норичник Скополи, гравилат городской, вероника лекарственная, безвременник теневой, аронник удлиненный и др. Все указанные виды нами встречены, например, на пятом стационарном участке и на других луговинах Никитской яйлы.

Сообщества, в состав которых входят луговые и лугово-степные элементы, чаще всего развиты на склонах и граничащие с лесным поясом, можно, по-видимому, рассматривать в качестве остепненных лугов. Значительная часть их, несомненно, вторичного происхождения, возникшая на месте сведенного леса. Видную роль в них играют лесопушечные элементы, такие, как котовник венгерский, пахучка обыкновенная, душица обыкновенная, репейничек лекарственный и др. В зависимости от степени участия в них лугово-степных (костра береговой, лабазника обыкновенного, лисохвоста влажлищного, мятлика узколистного, горчавки крестообразной и др.) и луговых (овсяницы луговой, ежи сборной и др.) элементов в каждом конкретном случае их можно относить либо к лугово-степному, либо к луговому типу.

Особое место занимают сообщества коротконожки перистой, обильно развитые местами на северных склонах яйлы, но часто выходящие и на территорию собственно нагорья. Этот вид, широко распространенный по лесостепной зоне Евразии, поселяется преимущественно в осветленных дубравах (Европа) или березовых колках (Сибирь), но способен выносить и открытое освещение. Сообщества коротконожки перистой встречаются на площадях, ранее занятых лесом. Думается, отнесение ценозов коротконожки к типу остепненных лугов (Привалова, 1958) несколько искусственно. Оно расходится с подлинной природой и происхождением этих ценозов. Для всех таких и подобных им группировок следовало бы найти особую таксономическую категорию, которая бы отображала подпологовое происхождение травяного типа лесостепного распространения. Временно, до выделения соответствующего типа, мы относим эти сообщества на яйле к лугово-степным, с которыми их объединяют еще особенности и уровень продуктивности.

Лесной тип растительности на Никитской яйле выражен в основном сосновыми редколесьями с кустарниковидной и стланцевой формой, представленной разновидностью сосны обыкновенной вар. крючковой (Вульф, 1927). Все эти сообщества возникли в результате естественного возобновления в сравнительно недавнее время — после введения запovedного режима. В редколесьях между деревьями на яйле при наличии почвенного покрова развивается лугово-степная растительность, а при отсутствии почвы обычны различные петрофиты с примесью лугово-степных видов.

В защищенных и относительно влажных местах формируются более сомкнутые сосняки, где под пологом отдельных сосен и в узких промежутках между ними обильно развиваются коротконожка перистая, виды манжетки, клевер средний, к. альпийский и другие лугово-степные и луговые виды.

В сухих сосняках по скалистым склонам уже встречаются изредка некоторые специфические лесные бореальные виды — такие, как ортлия однобокая, одноцветка одноцветковая, грушанка зеленоцветковая, мятлик дубравный, и другие вместе с рядом типичных яйлинских петрофитов: солнцезветом Стевена, ясколкой Биберштейна, дроком беловатым, вероникой крымской, дубровником обыкновенным, д. яйлинским, а также лугово-степные виды.

Буковые леса (из бука восточного) подходят по склонам очень близко к самой поверхности яйлы, приобретая кустарниковидную форму, или уживаются на крайнем пределе в виде своеобразных криволесий, где их физически подавляют и деформируют мощные снеговые наносы и ураганные ветры.

Условно обозначая все перечисленные основные подразделения как «типы растительности», мы вполне сознаем, что в таксономическом плане они требуют специального исследования. Луговая степь в пределах Никитской яйлы, по-видимому, таксономически соответствует формации. Другую формацию лугово-степных ценозов образуют группировки с господством ковылей, как, например, на Бабуган-яйле — с ковылем узколистным. Доминирующие во многих ценозах луговой степи Никитской яйлы осока низкая, овсяница скальная, костер береговой, мятлик узколистный, лабазник обыкновенный и др. — в единственном числе или в комбинациях друг с другом — могут служить основой для выделения групп ассоциаций. В пределах групп отдельные ассоциации можно различать по вариации количественного участия доминант, а также по грациям набора субдоминантных и сопутствующих видов. Это схема, пригодная для практического пользования. Применение методов ординации и математической статистики позволит на эколого-биологической и фитоценотической основе наполнить эту схему интересным содержанием, применить критерий значимости к проведению границ между ценозами, выявлению степени сходства и естественных различий.

Необходимо оговориться, что растительные группировки яйлы, в отличие, например, от пойменных луговых ценозов (Миркин, 1968а), особенно при сложившихся эдафических условиях (на развитой почве или при ее отсутствии), характеризуются большой устойчивостью основных слагающих компонентов, что облегчает классификацию растительности и обязывает отдавать предпочтение в дифференциации сообществ по составу доминантных, субдоминантных и сопутствующих видов.

Естественная классификация растительности крымской яйлы — дело будущего. Некоторые направления наших стационарных исследований — эколого-биологические особенности видов, структура и динамика продуктивности ценозов, восстановительная смена и пр., как нам кажется, могут оказать известную помощь в разработке и обосновании такой классификации.

Подведем итоги сказанному.

1. Классификация и ординация представляют собой два направления по упорядочению и систематизации растительных сообществ. Их нельзя противопоставлять друг другу, хотя ординация в фитоценологии по сравнению с классификацией имеет подчиненное значение. При на-

стоящем уровне знаний практически доступной и целесообразной является лишь искусственная система растительных сообществ Земли, понимаемая в смысле удовлетворения ее логическим и статистико-математическим принципам построения систем природных объектов.

2. Наиболее существенными признаками растительных сообществ как таксономических единиц в фитоценотической классификации следует признать состав видов и их количественные соотношения. Поэтому в классификации более или менее устойчивых по видовому составу ценозов принцип доминант сохраняет свое полное значение. Представляется оправданным изучение экологической дифференциации видов с целью выделения эколого-биологических групп, на основе которых возможно таксономическое упорядочение растительных сообществ с весьма выраженными флуктуациями состава и структуры.

3. Основными коренными типами растительности яйлы являются лугово-степной, лесной и петрофитно-степной. Сообщества западных яйл с господством типчака относятся к лугово-степному типу. Луговая растительность на яйле занимает ограниченную площадь и имеет вторичное происхождение. Весьма малую роль играют типы сорной и водной растительности, которые по преимуществу возникли вторично в связи с хозяйственной деятельностью человека.

ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РАСТЕНИЙ И РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ ЯЙЛЫ

Эколого-биологические признаки определяют реакции растений на факторы внешней среды, на основе которых складываются их взаимоотношения в ценозе. Роль прямых воздействий видов на много уступает опосредованным. Этим обуславливается важность изучения эколого-биологических свойств растений для познания структуры и динамики растительных сообществ.

На расширение исследований биологии и экологии в рамках ритма сезонного развития растений естественных фитоценозов большое влияние оказали у нас работы И. Г. Серебрякова (1947, 1952, 1961, 1964). Проведены многочисленные исследования такого рода в различных ботанико-географических зонах и поясах растительности в горах (Серебрякова, 1956; И. В. Борисова, 1965; Барабанов, 1967, 1968; Иванова, 1974; и др.). Обстоятельно проанализированы методы изучения сезонного развития растительности И. В. Борисовой (1972). Состояние фактического материала дает возможность широких географических сопоставлений и выявления эколого-фитоценологических закономерностей морфогенеза растений и ритмики развития сообществ. Однако накопление новых фактов для еще не исследованных фитоценозов из разных зон остается весьма актуальным. Становится возможным выявлять новые эколого-биологические показатели высокой экологической ценности, а также проводить структурно-функциональный анализ растений по более корректной и информативной программе, изложенной в линейной системе экобиоморф (Голубев, 1972).

Эколого-биологические особенности заключают в себе все многообразие морфологических, физиологических и биохимических признаков и свойств растений (Голубев, 1968в). Но значение разных признаков для целей фитоценологии неодинаково. Мы рассматриваем здесь только некоторые эколого-морфологические (биоморфологические) признаки, наиболее важные фитоценотически (Голубев, 1962, 1965).

Говоря о фитоценотическом значении анализа биоморфологических

особенностей, следует иметь в виду, что они характеризуют приспособительные черты видов и экологическую специфику растительных сообществ. Отсюда вытекает прямая возможность сравнения разных ценозов по эколого-биологическому составу компонентов и оценки их природы.

Наше понимание эколого-биологического состава фитоценозов более или менее отвечает традиционным понятиям о составе жизненных форм. На данном этапе, когда интегральное понимание жизненной формы еще слабо разработано, на первый план выступает многообразие морфологических и физиологических признаков, по которым каждый вид и даже отдельные внутривидовые категории могут рассматриваться в качестве своеобразной жизненной формы (Голубев, 1959, и др.). В этой связи мы отдаем предпочтение анализу некоторых биоморфологических признаков, выведению количественных соотношений их в разных ценозах, что обеспечивает однородность материала и возможность эколого-географических сопоставлений. С другой стороны, современные методы математической статистики позволяют определить степень сопряженности разных признаков, что является первой ступенью в отыскании путей их координации.

Ниже мы помещаем биоморфологическую матрицу растений Никитской яйлы (табл. 2), в которой для каждого вида в условном шифре приводятся основная биоморфа (общий габитус), структура корневой системы и подземных побеговых органов, некоторые специальные приспособления к вегетативному передвижению и размножению, структура и способ возобновления надземных побегов, цикличность развития побегов, типа роста надземных органов, длительность вегетации, степень сформированности побега будущего года в почках возобновления, ритмы цветения, состояние зимнего покоя, способ перезимовки.

Характеристика этих биоморфологических категорий нами дана в предыдущих работах (Голубев, 1962, 1965, 1972), и на ней мы здесь не останавливаемся. Данные биоморфологической матрицы дают возможность количественно проанализировать разные сообщества и всю флору яйлы. Отдельно, в виде небольших разделов, рассматриваются вопросы экологических особенностей распространения, сопряженности биоморфологических признаков растений, ритмики цветения сообществ, аспектов растительности, сопряженности ритмики цветения с экологическими факторами, влияния заморозков и сильных ветров на растения яйлы, некоторых форм роста в связи с ветровым режимом. В заключение дается сравнительный анализ нагорной и предгорной луговой степи Крыма и других типов растительности.

Экологические особенности распространения некоторых видов на яйле. В таблице 2 приведено основное подразделение растений яйлы по принадлежности их к главным типам растительности. При этом из поля зрения выпадают многие своеобразные экологические особенности видов, определяющие их реакции на условия различных склонов, на условия увлажнения и термического режима, почвенно-грунтовые условия, что проявляется в специфике распределения видов по различным местообитаниям яйлы. Цель данного раздела — восполнить этот пробел.

Прежде всего выделим группу растений, предпочитающих менее нагреваемые и более влажные западные, северные и восточные склоны поверхности яйлы, занятые луговой степью. Это виды, либо совсем выпадающие из состава травостоя южных сухих склонов (где отсутствует дополнительное снегонакопление зимой) — зиглиния лежачая, лютик раздельный, мытник Сибторпа, кошачья лапка двудомная, аконит противоядный, овсец Шелля, кокушник комарниковый, — либо произрастающие на склонах всех экспозиций, но на южных заметно сокращающие свое обилие — володушка высокая, вероника горечавковая, мелкопестичник восточный, минуарция волохистая, клевер луговой, чистец германский. Последний вид наиболее обильно развивается по влажным ложинам и балкам с луговой растительностью.

В составе типичных петрофитов, образующих полукустарничковые (фриганоидные)

Биоморфологические особенности растений Никитской яблы

Вид	Тип растительности		Общий габитус	Структура корневой системы	Структура подземных побегов	Структура надземных побегов	Способ возобновления	Линейность разветвления побегов	Тип роста надземных побегов	Длительность вегетации	Характер зимнего покоя	Способ перезимовки	Характер почечной возобновления	Ритм цветения	Длительность цветения, дни
	луговая степь	петрофитная степь													
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13		
<i>Achillea setacea</i> Wald. et Kit.	+		д	п	с	2	II ₂ III ₁	д	1	в	2	4-6	81		
<i>Acinos thymoides</i> Moench.	+		к	п	с	—	III ₁	д	1	в	2	3-5	85		
<i>Aconitum anthora</i> L.			к	п	с	—	II ₂	д	1	в	2	5-7	61		
<i>A. lasiostomum</i> Rechb.			к	п	с	—	I ₁ II ₂	д	1	в	2	4-5	53		
<i>Agrimonia eupatoria</i> L.			к	п	с	—	I ₁ II ₂	д	1	в	2	4-6	67		
<i>Agropyron repens</i> (L.) P. B.			к	п	с	—	I ₁ II ₂	д	1	в	2	5	18		
<i>A. strigosum</i> (M. B.) Boiss.			к	п	с	—	III ₁	д	1	в	2	4	10		
<i>Agrostis alba</i> L.			к	п	с	—	III ₁	д	1	в	2	5-6	39		
<i>Ajuga orientalis</i> L.			к	п	с	—	III ₁	д	1	в	2	2-3	36		
<i>Alchemilla aemula</i> Juz.			к	п	с	—	II ₂	д	1	в	2	2-3	47		
<i>A. brevidens</i> Juz.			с	п	с	—	II ₂	д	1	в	2	3-4	55		
<i>Alchemilla taurica</i> Juz.			с	п	с	—	II ₂	д	1	в	2	2-3	54		
<i>A. lythantha</i> Juz.			с	п	с	—	II ₂	д	1	в	2	2-4	58		
<i>Allium paniculatum</i> L.	+		л	р	с	103	III ₂	эд	1	з	2	5-6	36		
<i>A. rotundum</i> L.	+		л	р	с	103	III ₂	эд	1	з	2	3-5	56		
<i>A. saxatile</i> M. B.	+		л	р	с	2	IV ₁	эд	1	з	2	4-5	32		
<i>Alopecurus pratensis</i> L.			к	п	с	2	IV ₁	л	1	в	1	1-2	63		
<i>A. vaginatus</i> Pall.			к	п	с	2	IV ₁	л	1	в	1	2-4	28		
<i>Alyssum tortuosum</i> W. K.			к	п	с	2	III ₁	л	1	в	1	2-4	75		
<i>Ancusa leptophylla</i> Roem. et Schult.	+		(р)	п	с	103	III ₁	л	1	в	1	2-4	132		
<i>Androsace taurica</i> Ovcz.			к	п	с	2	II ₂	л	1	в	2	3-7	52		
<i>Antennaria dioica</i> (L.) Gaertn.	+		п	р	с	2	IV ₂ IV ₁	л	1	в	1	2-3	34		

* Содержание условных обозначений в столбцах указано в табл. 3—14.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Anthemis jaiensis</i> Zefir.	п	к	(p)	п	с	2	IV ₁	д	1	в	2	3-6	97
<i>Anthyllis biebersteiniana</i> (Taliev) Popl.	п	с	—	п	с	—	IV ₁	с/д	1	в	2	3-5	71
<i>Arabis caucasica</i> Willd.	п	с	—	п	с	—	IV ₁	с/д	1	в	2	2-3	52
<i>Arenaria longifolia</i> M. B.	п	с	—	п	с	—	IV ₁	с/д	1	в	2	4	20
<i>A. serpyllifolia</i> L.	п	с	—	п	с	—	IV ₁	с	1	3	2	3-4	45
<i>Artemisia absinthium</i> L.	п	с	(p)	п	с	2	IV ₁	с	1	3	2	5-6	40
<i>Arum elongatum</i> Stev.	п	с	(p)	п	с	103	IV ₁	с	1	3	2	3-4	14
<i>Asperula caespitans</i> Juz.	п	с	(p)	п	с	—	IV ₁	с	1	3	2	3-6	93
<i>A. rumelica</i> Boiss.	п	с	(p)	п	с	—	IV ₁	с	1	3	2	4-5	48
<i>Asphodeline taurica</i> Kunth.	п	с	(p)	п	с	—	IV ₁	с	1	3	2	4-6	65
<i>Aster amelloides</i> Bess.	п	с	(p)	п	с	—	IV ₁	с	1	3	2	2-3	39
<i>Barbarea arcuata</i> (Opiz) Reichb.	п	с	(p)	п	с	—	IV ₁	с	1	3	2	4-5	37
<i>Beta trigyna</i> W. K.	п	с	(p)	п	с	—	IV ₁	с	1	3	2	4-6	57
<i>Betonica fusca</i> Klok.	п	с	(p)	п	с	—	IV ₁	с	1	3	2	4-5	26
<i>Brachypodium pinnatum</i> (L.) Beauv.	п	с	(p)	п	с	—	IV ₁	с	1	3	2	4-5	26
<i>Briza media</i> L.	п	с	(p)	п	с	—	IV ₁	с	1	3	2	4-5	28
<i>Bromus cappadocicus</i> Boiss. et Bal.	п	с	(p)	п	с	—	IV ₁	с	1	3	2	4-5	24
<i>B. inermis</i> Leyss.	п	с	(p)	п	с	—	IV ₁	с	1	3	2	4-5	16
<i>B. riparius</i> Rehm.	п	с	(p)	п	с	—	IV ₁	с	1	3	2	4-5	30
<i>Bunium ferulaceum</i> Smith.	п	с	(p)	п	с	—	IV ₁	с	1	3	2	4-5	45
<i>Bupleurum exaltatum</i> M. B.	п	с	(p)	п	с	—	IV ₁	с	1	3	2	4-6	76
<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth.	п	с	(p)	п	с	—	IV ₁	с	1	3	2	5	17
<i>Campanula bononiensis</i> L.	п	с	(p)	п	с	—	IV ₁	с	1	3	2	4-6	60
<i>C. taurica</i> Juz.	п	с	(p)	п	с	—	IV ₁	с	1	3	2	4-6	78
<i>Carduus nutans</i> L.	п	с	(p)	п	с	—	IV ₁	с	1	3	2	4-6	77
<i>Carex halleriana</i> Asso	п	с	(p)	п	с	—	IV ₁	с	1	3	2	4-6	22
<i>Carex hirta</i> L.	п	с	(p)	п	с	—	IV ₁	с	1	3	2	4-6	24
<i>C. humilis</i> Leyss.	п	с	(p)	п	с	—	IV ₁	с	1	3	2	4-6	20
<i>C. michelii</i> Host.	п	с	(p)	п	с	—	IV ₁	с	1	3	2	4-6	26
<i>C. pallescens</i> L.	п	с	(p)	п	с	—	IV ₁	с	1	3	2	4-6	30
<i>C. spicata</i> Huds.	п	с	(p)	п	с	—	IV ₁	с	1	3	2	4-6	72
<i>C. tomentosa</i> L.	п	с	(p)	п	с	—	IV ₁	с	1	3	2	4-6	105
<i>Carlina vulgaris</i> L.	п	с	(p)	п	с	—	IV ₁	с	1	3	2	4-6	48
<i>Centaurea declinata</i> M. B.	п	с	(p)	п	с	—	IV ₁	с	1	3	2	4-6	48
<i>C. fuscomarginata</i> Juz.	п	с	(p)	п	с	—	IV ₁	с	1	3	2	4-6	48
<i>C. jacea</i> L.	п	с	(p)	п	с	—	IV ₁	с	1	3	2	4-6	48

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>C. pseudocoryacea</i> Dobroc.	п	к	к	п	п	2	II ₂	д	1	л	2	5-6	46
<i>Cerastium biebersteinii</i> DC.	оо	к	п	п	с	103	IV ₂	д	1	л	1	3-7	119
<i>Cerastium triviale</i> Link.		с	п	п	с	—		д	1	л	1	3-4	43
<i>Chaerophyllum maculatum</i> Willd. ex DC.													
<i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop.	п	с	к	п	с	2	II ₂	д	1	л	2	3-5	61
<i>C. laniflorum</i> M. B.	оо	с	к	п	с	1	II ₂	д	1	л	2	4-7	68
<i>Clematis integrifolia</i> L.	п	с	(p)	п	с	2	II ₂	д	1	л	2	5-7	63
<i>Clinopodium vulgare</i> L.	п	с	(p)	п	с	1	II ₂	д	1	л	2	3-4	21
<i>Colchicum umbrosum</i> Stev.	п	с	к	п	с	103	III ₁	д	1	л	2	4-6	68
<i>Convolvulus arvensis</i> L.	п	с	к	п	с	1	II ₂	д	1	л	2	6-7	23
<i>C. tauricus</i> (Bornm.) Juz.	п	с	(p)	п	с	2	III ₁	д	1	л	2	4-6	69
<i>Coronilla varia</i> L.	п	с	к	п	с	103	II ₂	д	1	л	2	3-6	91
<i>Corydalis paczkowii</i> N. Busch.	п	с	к	п	с	1	II ₂	д	1	л	2	1-3	45
<i>Cotoneaster integririmus</i> Medic.	п	с	к	п	с	1	II ₂	д	1	л	2	2	22
<i>Crocus speciosus</i> M. B.	п	с	к	п	с	1	II ₂	д	1	л	2	6-7	34
<i>C. tauricus</i> (Trautv.) Puring.	п	с	к	п	с	2	II ₂	д	1	л	2	1	29
<i>Cuscuta epithymum</i> (L.) L.	п	с	к	п	с	1	IV ₁	д	1	л	2	4-6	65
<i>Cytisus polytrichus</i> M. B.	п	с	к	п	с	103	III ₁	д	1	л	2	3	35
<i>Dactylis glomerata</i> L.	п	с	к	п	с	2	II ₂	д	1	л	2	4-5	34
<i>Delphinium pallasii</i> Nevsky.	п	с	к	п	с	2	IV ₁	д	1	л	2	4-5	45
<i>Dianthus capitatus</i> Bald. ex DC.	п	с	к	п	с	1	II ₂	д	1	л	2	1	27
<i>Draba cuspidata</i>	п	с	к	п	с	—		д	1	л	2	2-4	60
<i>D. nemorosa</i> L.	п	с	к	п	с	2	II ₂	д	1	л	2	5-6	49
<i>Echinops ritro</i> L.	п	с	к	п	с	—		д	1	л	2	4-6	104
<i>Echium vulgare</i> L.	п	с	к	п	с	103	III ₁	д	1	л	2	3-4	63
<i>Epilobium montanum</i> L.	п	с	к	п	с	2	IV ₁	д	1	л	2	2-4	97
<i>Erigeron orientalis</i> Boiss.	п	с	к	п	с	2	II ₂	д	1	л	2	3-6	65
<i>Erysimum cuspidatum</i> (M. B.) DC.	п	с	к	п	с	1	IV ₁	д	1	л	2	2-3	32
<i>Euphorbia agraria</i> M. B.	п	с	к	п	с	—		д	1	л	2	3-4	71
<i>E. stricta</i> L.	п	с	к	п	с	—		д	1	л	2	4-6	75
<i>Euphrasia tatarica</i> Fisch.	п	с	к	п	с	—		д	1	л	2	4-5	31
<i>E. taurica</i> Ganesch.	п	с	к	п	с	2	IV ₁	д	1	л	2	3-4	30
<i>Festuca pratensis</i> Huds.	п	с	к	п	с	2	II ₂	д	1	л	2	3-5	46
<i>F. rupicola</i> Heuff.	п	с	к	п	с	2	II ₂	д	1	л	2	2-4	53
<i>Filipendula vulgaris</i> Moench.	п	с	к	п	с	1	II ₂	д	1	л	2	1	27
<i>Fragaria viridis</i> Duch.	п	с	к	п	с	—		д	1	л	2	—	
<i>Gagea transversalis</i> Stev.	п	с	к	п	с	—		д	1	л	2	—	

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>G. germaniae</i> Grossh.	п	к	л	п	с	1	II ₂	гэ	1	л	1	1	14
<i>Galium mollugo</i> v. elatum (Thuill.) K. Br.	п	с	(p)	п	с	103	III ₁	д	1	л	2	4-5	42
<i>G. m. v. erectum</i> (Boiss.) F. et Fe	п	с	(p)	п	с	103	III ₁	д	1	л	2	3-4	58
<i>G. tauricum</i> (Willd.) Roem. et Schult.	п	с	д	п	с	103	IV ₂	д	1	л	2	2-3	65
<i>G. verum</i> L.	п	с	д	п	с	1	II ₂	д	1	л	2	4-6	49
<i>Genista albida</i> Willd.	п	с	д	п	с	1	II ₂	д	1	л	2	3-4	40
<i>G. depressa</i> M. B.	п	с	д	п	с	1	II ₂	д	1	л	2	5-7	56
<i>Gentiana amarella</i> L.	п	с	д	п	с	1	II ₂	д	1	л	2	4-6	63
<i>G. cruciata</i> L.	п	с	д	п	с	1	II ₂	д	1	л	2	3-6	97
<i>Geranium pyrenaicum</i> Burm.	п	с	д	п	с	1	II ₂	д	1	л	2	3-5	64
<i>Geranium sanguineum</i> L.	п	с	д	п	с	1	II ₂	д	1	л	2	3-5	54
<i>Geum urbanum</i> L.	п	с	д	п	с	1	II ₂	д	1	л	2	4-5	37
<i>Gnaphalium silvaticum</i> L.	п	с	д	п	с	1	II ₂	д	1	л	2	4	26
<i>Gymnadenia conopsea</i> R. Br.	п	с	д	п	с	1	II ₂	д	1	л	2	3-4	32
<i>Haplophyllum suaveolens</i> (DC.) G. Don. f.	п	с	д	п	с	1	II ₂	д	1	л	2	3-6	95
<i>Helianthemum grandiflorum</i> (Scop.) DC.	п	с	д	п	с	1	II ₂	д	1	л	2	3-5	57
<i>H. orientale</i> (Grosser) Juz. et Pozd.	п	с	д	п	с	103	IV ₁	д	1	л	2	3-5	52
<i>H. stevenii</i> Rupr.	п	с	д	п	с	1	IV ₁	д	1	л	2	4	17
<i>Helictotrichon schellianum</i> (Hack.) Kil.	п	с	д	п	с	1	IV ₁	д	1	л	2	4-5	58
<i>Helichrysum graveolens</i> (M. B.) Sweet	п	с	д	п	с	1	IV ₁	д	1	л	2	3-4	39
<i>Heracleum ligusticifolium</i> M. B.	п	с	д	п	с	1	IV ₁	д	1	л	2	3-5	63
<i>H. stevenii</i> Maud.	п	с	д	п	с	1	IV ₁	д	1	л	2	3-4	25
<i>Hieracium pilosella</i> L.	п	с	д	п	с	1	IV ₁	д	1	л	2	3-5	73
<i>H. auricula</i> Lam. et DC.	п	с	д	п	с	1	IV ₁	д	1	л	2	3-6	81
<i>H. baubini</i> Bess.	п	с	д	п	с	1	IV ₁	д	1	л	2	4-6	82
<i>H. echioides</i> Lumn. ex N. P.	п	с	д	п	с	1	IV ₁	д	1	л	2	4-6	72
<i>Hypericum linarioides</i> Bosse	п	с	д	п	с	1	IV ₁	д	1	л	2	4-7	77
<i>H. perforatum</i> L.	п	с	д	п	с	1	IV ₁	д	1	л	2	1-2	29
<i>Iberis saxatilis</i> L.	п	с	д	п	с	1	IV ₁	д	1	л	2	4-6	57
<i>Inula ensifolia</i> L.	п	с	д	п	с	1	IV ₁	д	1	л	2	5-6	29
<i>I. oculus-christi</i> L.	п	с	д	п	с	1	IV ₁	д	1	л	2	—	

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>I. aspera</i> Poir.	п	к	д	-6	с	1	II ₁	д	3	л	2	5-6	31
<i>Juniperus depressa</i> Stev.	к	с	-	п	м	-	IV ₁	с/д	1	в	1	3-4	46
<i>Jurinea mollis</i> Richb.	п	к	п	п	с	2	IV ₁	д	1	в	2	3-4	13
<i>Koeleria delavignei</i> Czern.	п	к	п	п	с	2	IV ₁	д	1	в	2	3-4	29
<i>K. cristata</i> (L.) Pers.	п	к	п	п	с	2	IV ₂	д	1	в	2	2-5	23
<i>K. splendens</i> Presl.	п	к	п	п	с	2	IV ₂	д	1	в	2	2-5	86
<i>Lamium maculatum</i> (L.) L.	п	к	п	п	с	2	IV ₂	д	1	в	2	3-5	60
<i>Lapsana grandiflora</i> M. B.	п	к	п	п	с	2	IV ₂	д	1	в	2	3-5	59
<i>Lathyrus pratensis</i> L.	п	к	п	п	с	2	IV ₂	д	1	в	2	4-5	49
<i>L. tuberosus</i> L.	п	к	п	п	с	2	IV ₂	д	1	в	2	4-6	68
<i>Lavatera thuringiaca</i> L.	п	к	п	п	с	2	IV ₂	д	1	в	2	3-5	58
<i>Leontodon hispidus</i> L.	п	к	п	п	с	2	IV ₂	д	1	в	2	4-6	47
<i>Leucanthemum vulgare</i> Lam.	п	к	п	п	с	2	IV ₂	д	1	в	2	5	105
<i>Libanotis montana</i> Gratzl.	п	к	п	п	с	2	IV ₂	д	1	в	2	2-4	23
<i>Linaria vulgaris</i> Mill.	п	к	п	п	с	2	IV ₂	д	1	в	2	2-4	58
<i>Linomyris vulgaris</i> Cass. ex Less.	п	к	п	п	с	2	IV ₂	д	1	в	2	2-4	55
<i>Linum marschallianum</i> Juz.	п	к	п	п	с	2	IV ₂	д	1	в	2	3-4	21
<i>Linum nervosum</i> W. K.	п	к	п	п	с	2	IV ₂	д	1	в	2	3-4	99
<i>Lithospermum arvense</i> L.	п	к	п	п	с	2	IV ₂	д	1	в	2	3-6	38
<i>Lotus corniculatus</i> L.	п	к	п	п	с	2	IV ₂	д	1	в	2	2-3	62
<i>Luzula campestris</i> (L.) DC.	п	к	п	п	с	2	IV ₂	д	1	в	2	4-6	118
<i>Medicago falcata</i> L.	п	к	п	п	с	2	IV ₂	д	1	в	2	3-6	91
<i>M. lupulina</i> L.	п	к	п	п	с	2	IV ₂	д	1	в	2	4-5	54
<i>Melandrium album</i> (Mill.) Garcke	п	к	п	п	с	2	IV ₂	д	1	в	2	5-7	12
<i>M. noctiflorum</i> L.	п	к	п	п	с	2	IV ₂	д	1	в	2	3-4	38
<i>Melica taurica</i> C. Koch.	п	к	п	п	с	2	IV ₂	д	1	в	2	3-4	59
<i>Mentha longifolia</i> (L.) L.	п	к	п	п	с	2	IV ₂	д	1	в	2	3-6	99
<i>Minuartia adenotricha</i> Schischk.	п	к	п	п	с	2	IV ₂	д	1	в	2	3-4	45
<i>M. hirsuta</i> (M. B.) Hand.-Mazz.	п	к	п	п	с	2	IV ₂	д	1	в	2	1-2	36
<i>M. taurica</i> (Stev.) Graebn.	п	к	п	п	с	2	IV ₂	д	1	в	2	2-5	100
<i>Muscari racemosum</i> Mill.	п	к	п	п	с	2	IV ₂	д	1	в	2	4-5	64
<i>Myosotis lithospermifolia</i> Hornem.	п	к	п	п	с	2	IV ₂	д	1	в	2	5-7	52
<i>Nepeta pannonica</i> L.	п	к	п	п	с	2	IV ₂	д	1	в	2	5	98
<i>Odontites glutinosa</i> (M. B.) Benth.	п	к	п	п	с	2	IV ₂	д	1	в	2	3-6	39
<i>O. serotina</i> (Lam.) Dum.	п	к	п	п	с	2	IV ₂	д	1	в	2	3-4	50
<i>Onobrychis jaiiae</i> N. Tschern.	п	к	п	п	с	2	IV ₂	д	1	в	2	4-5	
<i>Onosma polyphyllum</i> Ledeb.	п	к	п	п	с	2	IV ₂	д	1	в	2	4-5	
<i>Origanum vulgare</i> L.	п	к	п	п	с	2	IV ₂	д	1	в	2	4-5	

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Ornithogalum fimbriatum</i> Willd.	п	к	д	п	с	1	I ₂	л ²	2	л	1	1-2	24
<i>Paeonia triternata</i> Pall. ex DC.	п	к	д	п	с	1	I ₂	л	1	л	1	3	12
<i>Paronychia cephalotes</i> (M. B.) Bess.	п	к	п	п	с	2	IV ₁	д	2	л	2	3-4	52
<i>Pedicularis sibthorpii</i> Boiss.	п	к	п	п	с	2	IV ₁	д	3	л	2	3-4	35
<i>Pheleum nodosum</i> L.	п	к	п	п	с	2	IV ₁	д	1	л	2	5	15
<i>P. phleoides</i> (L.) Karsten.	п	к	п	п	с	2	IV ₁	д	1	л	2	4	17
<i>Phlomis tuberosa</i> L.	п	к	п	п	с	2	IV ₁	д	1	л	2	4-5	48
<i>P. pungens</i> Willd.	п	к	п	п	с	2	IV ₁	д	1	л	2	4-5	38
<i>Picris rigida</i> Ledeb.	п	к	п	п	с	2	IV ₁	д	1	л	2	6-7	24
<i>Pimpinella lithophila</i> Schischk.	п	к	п	п	с	2	IV ₁	д	1	л	2	4-6	68
<i>Plantago major</i> L.	п	к	п	п	с	2	IV ₁	д	1	л	2	3-5	51
<i>P. media</i> L.	п	к	п	п	с	2	IV ₁	д	1	л	2	3-5	88
<i>Poa angustifolia</i> L.	п	к	п	п	с	2	IV ₁	д	1	л	2	3-4	27
<i>P. annua</i> L.	п	к	п	п	с	2	IV ₁	д	1	л	2	4	14
<i>P. compressa</i> L.	п	к	п	п	с	2	IV ₁	д	1	л	2	4	25
<i>P. pratensis</i> L.	п	к	п	п	с	2	IV ₁	д	1	л	2	4	31
<i>Polygala andrachnoides</i> Willd.	п	к	п	п	с	2	IV ₁	д	1	л	2	4	119
<i>P. major</i> Jacq.	п	к	п	п	с	2	IV ₁	д	1	л	2	3-7	41
<i>P. vulgaris</i> L.	п	к	п	п	с	2	IV ₁	д	1	л	2	4-5	
<i>Polygonatum odoratum</i> (Mill.) Druce	п	к	п	п	с	2	IV ₁	д	1	л	2	3	11
<i>Polygonum bistorta</i> L.	п	к	п	п	с	2	IV ₁	д	1	л	2	3-4	39
<i>Potentilla angustifolia</i> DC.	п	к	п	п	с	2	IV ₁	д	1	л	2	3-4	29
<i>P. argentea</i> L.	п	к	п	п	с	2	IV ₁	д	1	л	2	4-6	87
<i>P. canescens</i> Bess.	п	к	п	п	с	2	IV ₁	д	1	л	2	4-6	86
<i>P. crassa</i> Tausch.	п	к	п	п	с	2	IV ₁	д	1	л	2	4-6	65
<i>P. geoides</i> M. B.	п	к	п	п	с	2	IV ₁	д	1	л	2	2-3	48
<i>P. heptaphylla</i> L.	п	к	п	п	с	2	IV ₁	д	1	л	2	1-3	56
<i>P. reptans</i> L.	п	к	п	п	с	2	IV ₁	д	1	л	2	3-4	38
<i>P. umbrosa</i> L.	п	к	п	п	с	2	IV ₁	д	1	л	2	1-2	30
<i>P. micrantha</i> Ramond ex DC.	п	к	п	п	с	2	IV ₁	д	1	л	2	2	27
<i>Poterium polygamum</i> W. K.	п	к	п	п	с	2	IV ₁	д	1	л	2	1-3	56
<i>Primula macrocalyx</i> Bunge	п	к	п	п	с	2	IV ₁	д	1	л	2	1-3	35
<i>P. vulgaris</i> Huds.	п	к	п	п	с	2	IV ₁	д	1	л	2	4-5	38
<i>Prunella lacinata</i> (L.) L.	п	к	п	п	с	2	IV ₁	д	1	л	2	1	21
<i>P. vulgaris</i> L.	п	к	п	п	с	2	IV ₁	д	1	л	2	1	
<i>Pulsatilla taurica</i> Juz.	п	к	п	п	с	2	IV ₁	д	1	л	2	1	

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Pyrethrum parthenitolum</i> Willd.													64
<i>Ranunculus dissectus</i> M. B.													38
<i>R. illyricus</i> L.													25
<i>Ranunculus polyanthenos</i> L.													63
<i>Rhinanthus major</i> L.													62
<i>Rosa canina</i> L.													17
<i>R. ischayrdagi</i> Chrsan.													20
<i>Rumex multifidus</i> L.													18
<i>R. crispus</i> L.													36
<i>R. obtusifolius</i> L.													29
<i>R. tuberosus</i> Led.													76
<i>Salvia tesquicola</i> Klock. et Pobed.													50
<i>S. verticillata</i> L.													27
<i>Sanguisorba officinalis</i> L.													61
<i>Saxifraga irrigua</i> M. B.													64
<i>S. tridactylites</i> L.													90
<i>Scabiosa columbaria</i> L.													32
<i>Scorzonera crispa</i> M. B.													69
<i>Scrophularia scopoli</i> Hoppe													48
<i>Sedum acre</i> L.													38
<i>S. hispanicum</i> L.													59
<i>S. pallidum</i> M. B.													73
<i>Senecio jacobaea</i> L.													41
<i>S. jalicola</i> Juz.													34
<i>Serratula bracteifolia</i> (Iljin) Stank.													46
<i>Seseli lehmannii</i> Degen.													46
<i>Sideritis catillaris</i> Juz.													46
<i>Silene commutata</i> Guss.													35
<i>S. longiflora</i> Ehrh.													18
<i>Siegingia decumbens</i> (L.) Bernh.													57
<i>Solidago virgaurea</i> L.													73
<i>Stachys germanica</i> L.													88
<i>Stellaria graminea</i> L.													21
<i>Stipa lithophila</i> P. Smirn.													97
<i>Symphytum tauricum</i> Willd.													62
<i>Tanacetum vulgare</i> L.													49
<i>Taraxacum officinale</i> Web.													52
<i>T. serotinum</i> (Wald. et Kit.) Poir.													

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Teucrium chamaedrys</i> L.													73
<i>T. jallae</i> Juz.													83
<i>Thalictrum minus</i> L.													19
<i>Thesium ramosum</i> Hayne													25
<i>Thlaspi praecox</i> Wulf.													35
<i>Thymus callieri</i> Borb.													77
<i>T. hirsutus</i> M. B.													49
<i>T. jallae</i> (Klok. et Schost.) Stank.													89
<i>T. pseudohumilimum</i> Klok. et Schost.													52
<i>T. tauricus</i> Klok. et Schost.													75
<i>Trifolium alpestre</i> L.													51
<i>T. ambiguum</i> M. B.													76
<i>T. pratense</i> L.													93
<i>T. repens</i> L.													80
<i>Trinia stankovii</i> Schischk.													30
<i>Turritis glabra</i> L.													51
<i>Tussilago farfara</i> L.													50
<i>Urtica dioica</i> L.													34
<i>Valeriana officinalis</i> L.													34
<i>Verbascum orientale</i> M. B.													78
<i>V. pyramidalatum</i> M. B.													83
<i>V. spectabile</i> M. B.													77
<i>V. thapsus</i> L.													51
<i>Veronica arvensis</i> L.													89
<i>V. chamaedrys</i> L.													51
<i>V. gentianoides</i> Vahl.													24
<i>V. officinalis</i> L.													43
<i>V. serpyllifolia</i> L.													55
<i>V. taurica</i> Willd.													28
<i>V. teucrium</i> L.													25
<i>Vicia cracca</i> L.													28
<i>V. tenuifolia</i> Roth.													97
<i>Viola alba</i> Bess.													83
<i>V. arvensis</i> Murr.													
<i>V. orcaides</i> M. B.													

сообщества, можно выделить облигатные термофильные виды: пырей щетинистый, выюнок крымский, перловник крымский, минуарцию железистую, лапчатку гравилато-видную, железницу крымскую, ковыль камнелюбивый; облигатные мезофильные — минуарцию крымскую, камнеломку орошенную. Ряд петрофитов предпочитает экспозиции южных хорошо прогреваемых склонов: пупавка яйлинская, ясменник дернистый, дрок беловатый, иберийка скальная, бедренец камнелюбивый, тимьян крымский, вероника крымская, подмаренник мягкий вар. прямой. Другие, наоборот, обильнее и лучше развиваются на более влажных и холодных западных и близких по экспозиции склонах, таковы раkitник многоволоосковый, солнцезвезд восточный, дрок прижатый, прострел крымский, крестовник яйлинский.

Весьма своеобразны экологические пологие юго-восточные склоны с щебнистым грунтом, у подножия скалистых барьеров, где накапливаются значительные наносы снега зимой, таяние которых порой затягивается до конца мая и позже. В этих условиях очень обильно развиваются василек наклоненный, дрок прижатый — петрофитные мезофиты и мезоксерофиты. Обычен здесь и колючник обыкновенный. Наряду с петрофитами весьма характерными являются лугово-степные виды: костер береговой, лабазник обыкновенный, зверобой лынянковидный, незабудка Попова. На пологих участках нередко развивается, и очень обильно, эспарцет яйлинский. Но среди эспарцета лабазник обыкновенный почти полностью выпадает. Все перечисленные виды в этих условиях являются аспектабельными.

В данных или близких к ним условиях характерными становятся пахучка обыкновенная, вязель пестрый, герань кроваво-красная, лядвенец рогатый, черноголовка разрезная, ч. обыкновенная. На равнине пахучка обыкновенная и черноголовка обыкновенная обычно являются лесопушечными элементами лесной и лесостепной зон, а вязель пестрый и герань кроваво-красная обильны на луговой степи и лесных полянах в области лесостепи. В условиях яйлы все они растут исключительно на щебнисто-мелкоземистых осыпях с достаточным увлажнением и в лугово-степной растительности не встречаются. Это замечательный случай эколого-фитоценологической трансформации видов в новых географических условиях. Из других подобных видов отметим колокольчик болонский — верный лугово-степной равнинный вид, ставший на яйле петрофитом. Только на маломощных почвах он еще нередко встречается в лугово-степном травостое. Приурочены к каменистым субстратам ломонос цельнолистный, девясил мечелистный, д. иволжистый, зопник клубненосный, василистик малый, т. е. преимущественно лугово-степные виды на равнине. Раkitник многоволоосковый произрастает на щебнистых зарастающих осыпях у подножия скалистых барьеров, а также на пологих склонах среди камней с мелкоземом.

Очень специфичен петрофит лук скальный, обитающий на сильно промытом щебнисто-мелкоземистом субстрате, на узкие между выше расположенным выходом известняка и щебня и ниже развивающимся травяно-дерновым покровом.

В числе экологических феноменов на яйле следует отметить горцы змеиный, нередко в очень большом количестве встречающийся в составе нагорной луговой степи северо-западных экспозиций.

Несколько слов надо сказать об эвритопных видах яйлы: бурачке извилистом, осике низкой, ясколке Биберштейна, васильке буроотороченном, тимьяне Калле, клевере сходном. Первый вид встречается во всех типах растительности яйлы, но оптимального генеративного развития и обилия достигает на южных склонах, часто в сообществе с эспарцетом яйлинским. Обильно представлен в луговых сообществах, в хорошо прогреваемых ложбинах с развитым почвенным покровом. Аналогично распространены и василек буроотороченный, только в меньшем количестве. Ясколка Биберштейна способна расти как в ценозах луговой степи, в петрофитных группировках, так и на голом известняке скал, в расщелинах камня на любых экспозициях в качестве типичного петрофита. Остальные три вида хорошо выживают и в петрофитной, и в луговой степи. Для последней они все же более типичны и являются характерными компонентами. В отличие от петрофитов в узком смысле они выдерживают условия сомкнутого ценоза.

Мезофит валериана блестящая показывает своеобразную литофильность: в разломе скал при значительном затенении ютится на каменных уступах, слегка прикрытых перегнойной почвой. Клевер луговой встречается на северо-западных склонах среди лугово-степного травостоя, но типичен и для луговых сообществ, изредка попадается на щебнистых с мелкоземом участках даже на южных склонах, но там, где есть дополнительное влажное обеспечение. Лютик многоцветковый предпочитает скашиваемые участки лугов и луговой степи любых экспозиций, если есть добавочное увлажнение.

Состав растительных сообществ по биоморфологическим особенностям компонентов. По составу основных биоморф во всех типах растительности и во флоре Никитской яйлы доминирующее положение занимают поликарпические

травы, в петрофитной степи видную роль играют полукустарнички и монокарпики (табл. 3).

Таблица 3
Состав растительности и флоры Никитской яйлы по общему габитусу растений

Основная биоморфа	Нагорная луговая степь	Петрофитная степь	Луговая растительность	Флора Никитской яйлы
Кустарники прямостоячие (к)	—	—	—	2/0,7
Кустарники стелющиеся (ск)	—	—	—	2/0,7
Кустарнички шпалерные вегетативнонеподвижные (шк)	—	2/2	—	2/0,7
Полукустарнички (пк)	5/8,6*	25/25	1/1,8	26/9,6
Поликарпические травы (п)	52/88,0	59/60	50/87,7	198/72,7
Двулетние и многолетние монокарпики (м)	1/1,7	9/9	3/5,2	28/10,0
Однолетники (иногда двулетники) озимые (о $\odot$)	—	—	2/3,5	8/3,0
Однолетники яровые (оя)	1/1,7	2/2	1/1,8	7/2,6
Итого...	59/100	97/98,0	57/100	273/100

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

Преобладающее значение по структуре корневой системы растений в составе нагорной луговой степи и луговой растительности имеют кистекорневые, в петрофитной степи — стержнекорневые. Во флоре Никитской яйлы в целом стержнекорневые и кистекорневые присутствуют почти в равном количестве (табл. 4).

Таблица 4
Состав растительности и флоры Никитской яйлы по структуре корневой системы растений

Тип растений по структуре корневой системы	Нагорная луговая степь	Петрофитная степь	Луговая растительность	Флора Никитской яйлы
Стержнекорневые (с)	19/32	64/65	17/30	129/48
Стержне-кистекорневые (с-к)	—	—	1/2	7/2
Кистекорневые (к)	40/68	34/35	39/68	134/50
Итого...	59/100	98/100	57/100	270/100

Касаясь состава растительных группировок по структуре подземных органов (табл. 5), следует отметить особую группу рыхлокустовых двудольных. Это преимущественно полукустарнички и стержнекорневые растения, у которых формируются многочисленные побеги, образующие куст, подобный рыхлому кусту злаков и осок. В основе такого типа структуры лежит ветвистое корневище (у стержнекорневых и др.) или разветвленная система приземных многолетних побегов (у полукустарничков). В морфологическом отношении это близкие между собой структуры побеговой системы, приближающиеся к типу среднекорневищных растений. Последние, однако, отличаются менее выраженной способностью побегообразования и рыхлого куста не образуют.

Не укладываются в рамки настоящей типологии корнеотпрысковые растения, характеризующиеся одновременно как определенной морфологической структурой корневой системы, так и типом подзем-

Таблица 5

Состав растительности и флоры Никитской яйлы по структуре подземных побеговых органов и некоторым другим приспособлениям к вегетативному передвижению и размножению

Тип растений по структуре подземных побеговых органов	Нагорная луговая степь	Петрофитная степь	Луговая растительность	Флора Никитской яйлы
Длиннокорневищные (д)	8/14	11/13	12/23,5	33/14,5
Ползучие (п)	2/3,5	11/13	4/7,7	18/8
Надземностолонные (нс)	3/3,3	—	2/3,8	4/1,8
Подземностолонные (пс)	—	—	—	1/0,4
Среднекорневищные (с)	4/7	—	3/5,8	7/3,1
Рыхлокустовые двудольные (р)	6/10,5	32/38	3/5,8	42/18,5
Рыхлокустовые злаки и осоки (р)	7/12	4/4,8	6/11,5	19/8,4
Короткокорневищные (к)	22/38	21/25	21/40,0	89/39
Растения со стеблевыми клубнями (кс)	—	1/1,2	—	1/0,4
Луковичные (л)	3/5,3	2/2,5	1/1,9	8/3,6
Плотнокустовые (пк)	2/3,5	2/2,5	—	4/1,8
Итого...	57/99,1	84/100	52/100	226/99,5

ных (или наземных) побеговых органов. Всего зарегистрировано корнеотпрысковых растений: в нагорной луговой степи один вид (лен жилковатый), в петрофитной степи — два вида (вязель пестрый, молочай пашенный), на луговинах — один вид (выюнок полевой); помимо указанных в пределах Никитской яйлы встречены зверобой продырявленный, льнянка русская, щавель многораздельный.

В составе нагорной луговой степи наиболее обильна видами группа короткокорневищных растений (38%); далее идут длиннокорневищные (14%), рыхлокустовые злаки и осоки (12%), рыхлокустовые двудольные (10,5%). В петрофитной степи на первом месте стоят рыхлокустовые двудольные (38%), затем в убывающем порядке располагаются короткокорневищные (25%), длиннокорневищные (13%), ползучие (13%). В группировках луговой растительности доминируют короткокорневищные (40%), длиннокорневищные (23,5%), рыхлокустовые злаки и осоки (11,5%). В целом по яйле ведущими группами являются короткокорневищные (39%), рыхлокустовые двудольные (18,5%), длиннокорневищные (14,5%), некоторую роль еще играют рыхлокустовые злаки и осоки (8,4%), ползучие (8%).

По структуре надземных побегов больше всего полурозеточных растений в нагорной луговой степи (59%), во флоре в целом (49,5%); в петрофитной степи преобладают безрозеточные растения (46%), а на полурозеточные приходится только 40% (табл. 6).

Таблица 6
Состав растительности и флоры Никитской яйлы по структуре надземных побегов растений

Тип растений по структуре надземных побегов	Нагорная луговая степь	Петрофитная степь	Луговая растительность	Флора Никитской яйлы
Безрозеточные (б)	16/27	45/46	18/31,6	103/38,4
Полурозеточные (п)	35/59	39/40	33/58	133/49,5
Розеточные (р)	8/14	14/14	6/10,4	33/12,1
Итого...	59/100	98/100	57/100	269/100

По способу возобновления во всех типах растительности доминируют симподиальные растения (табл. 7). Однако всюду заметную роль

Таблица 7

Состав растительности и флоры Никитской яйлы по способу возобновления побегов растений

Тип растений по способу возобновления побегов	Нагорная луговая степь	Петрофитная степь	Луговая растительность	Флора Никитской яйлы
Моноподиальные (м)	12/21	16/18,5	10/19,5	35/15
Симподиальные (с)	45/79	70/81,5	41/80,5	194/85
Итого...	57/100	86/100	51/100	229/100

играют и моноподиальные растения: в луговой степи их 21, в петрофитной степи — 18,5, на луговинах — 19,5, во флоре в целом — 15%.

По цикличности развития побегов (табл. 8) во всех типах растительности преобладают ди- и полициклические растения: в луговой степи их 54,2, в петрофитной степи — 57, на луговинах — 49, во флоре в целом — 52%. Однако число моноциклических растений тоже довольно велико.

Таблица 8

Состав растительности и флоры Никитской яйлы по цикличности развития побегов растений

Тип растений по цикличности развития побегов	Нагорная луговая степь	Петрофитная степь	Луговая растительность	Флора Никитской яйлы
Моноциклические (1)	21/37	23/27	21/41	83/36
Моноциклические озимые (1оз)	5/8,8	14/16	5/10	28/12
Ди- и полициклические (2)	31/54,2	49/57	25/49	118/52
Итого...	57/100	86/100	51/100	229/100

В классификации биоморфологических типов роста (табл. 9) приняты во внимание количество генераций листьев и побегов, длительность роста вегетативных и генеративных побегов, иногда характер цветения, так как образование цветущих побегов в безлистном состоянии тоже надо относить к явлениям роста.

Нами выделяются такие типы роста:

1. Растения с одной генерацией вегетативных побегов, листьев и генеративных побегов, с ограниченным их ростом, заканчивающимся в среднелетний период или раньше. Завершение роста вегетативных и генеративных побегов может происходить в разные сроки. Внутри типа выделяются группы: I₁ — основная, вегетация длится в течение всего или большей части вегетационного периода; I₂ — весенние и весенне-летние геоэфемероиды с ограниченной вегетацией, цветущие в весенний период; I₃ — геоэфемероиды с осенним цветением в безлистном состоянии, вегетация занимает весну и первую половину лета.

2. Растения с одной генерацией вегетативных и генеративных побегов и растянутым ростом, прекращающимся в конце лета и осенью. Расчленяются на группы: II₁ — растянутым ростом обладают генеративные побеги, а вегетативные побеги (и особи) заканчивают рост раньше, II₂ — рост генеративных побегов у разных видов варьирует в широких пределах, завершается в период от начала летнего сезона до конца его и осенью, вегетативные побеги и особи характеризуются длительным ростом стеблей и листообразованием в течение всего или почти всего вегетационного сезона.

3. Растения с основной одной генерацией вегетативных и генеративных побегов, формирование которой обычно заканчивается к концу среднелетнего периода или раньше, но возможен и растянутый рост побегов до конца вегетации. Эта генерация играет преобладающую роль в ассимиляции и генеративном развитии. В середине или конце лета и осенью возникает вторая, второстепенная, или малозначимая, в ассимиляции генерация вегетативных побегов, выполняющая функцию перезимовки. Среди этих растений установлены две группы: III₁ — основная, III₂ — весеннецветущие эфемероиды, у которых весенняя генерация вегетативных и генеративных побегов отмирает в начале — середине лета и после большого или меньшего перерыва вегетации

Состав растительности и флоры Никитской яйлы по длительности вегетации растений

Тип растений по длительности вегетации	Нагорная луговая степь	Петрофитная степь	Луговая растительность	Флора Никитской яйлы
Длительновегетирующие (д)	51/86,4	82/83,8	53/93,0	224/82,8
Со среднепродолжительной вегетацией (с)	1/1,7	1/1	1/1,7	9/3,3
Средне-длительновегетирующие (с/д)	2/3,4	5/5,1	—	10/3,7
Коротко-длительновегетирующие (к/д)	—	1/1	1/1,7	2/0,7
Коротковегетирующие:				
эфемероиды (эд)	2/3,4	4/4,1	—	8/2,8
геоэфемероиды (гэ)	2/3,4	3/3	2/3,6	10/3,7
озимые эфемеры (эо)	—	—	—	3/1,1
яровые эфемеры (эя)	—	—	—	1/0,4
эфемеры летне-осенние (эл)	1/1,7	2/2	—	4/1,5
Итого...	59/100	98/100	57/100	271/100

4. Растения с двумя и более генерациями вегетативных побегов, с одной или несколькими генерациями генеративных побегов. В пределах типа различаются две группы по характеру роста вегетативных побегов. IV₁ — рост розеточных побегов первой генерации продолжается в течение всего вегетационного периода путем регулярного образования новых листьев, у безрозеточных вегетативных побегов наблюдается растянутый рост за счет формирования новых междоузлий и листьев, вегетативные побеги второй генерации обычно возникают во вторую половину вегетации и растут до ее конца подобно побегам весенней генерации. IV₂ — в росте вегетативных побегов происходит среднелетний перерыв, после чего вновь продолжается рост.

В составе яйлинских типов растительности и флоры преобладающим является тип II₂, кроме того, весьма существенную роль играют типы I₁, IV₁ и III₁ (табл. 9). В петрофитной степи тип III₁ наиболее обильный видами после II₂. Значительная выравненность состава биоморфологических типов роста в разных группировках растительности свидетельствует о том, что доминирующая роль в их формировании принадлежит общим экологическим условиям, более или менее однородным на ограниченной площади яйлы в районе стационара.

Таблица 9

Состав растительности и флоры Никитской яйлы по биоморфологическим типам роста надземных органов растений

Биоморфологический тип роста надземных органов растений	Нагорная луговая степь	Петрофитная степь	Луговая растительность	Флора Никитской яйлы
С одной генерацией надземных органов ограниченного роста средне- или длительновегетирующие (I ₁)	9/17,3	13/18,8	6/12	37/18
Весенне-раннелетние геоэфемероиды (I ₂)	2/3,8	3/4,3	—	7/3,5
Геоэфемероиды с осенним цветением (I ₃)	—	—	2/4,1	2/1
С одной генерацией надземных органов и, растянутым ростом генеративных побегов (II ₁)	2/3,8	1/1,4	—	6/3
С одной генерацией надземных органов и растянутым ростом вегетативных побегов (II ₂)	16/30,8	24/35	17/35	71/34,5
С основной одной и осенней генерацией побегов возобновления (III ₁)	4/7,7	18/26	9/18,4	37/18
Весенние эфемероиды (III ₂)	2/3,8	1/1,4	—	4/2
С двумя генерациями вегетативных и генеративных побегов, с непрерывным ростом (IV ₁)	16/30,8	7/10,1	13/26,4	36/17,5
С двумя генерациями побегов и среднелетним перерывом роста (IV ₂)	1/2	2/3	2/4,1	5/2,5
Итого...	52/100	69/100	49/100	206/100

Подразделения растений по длительности вегетации весьма близки к предыдущим типам. И все-таки длительность вегетации здесь выступает в чистом виде, обладает некоторой спецификой и будет оправданной, если ее рассматривать отдельно (табл. 10).

Во всех без исключения типах ведущую роль играют длительновегетирующие растения. Некоторое значение в петрофитной степи приобретают средне-длительновегетирующие (5,1%) и эфемероиды (4,1%).

Рассмотрим подробнее особенности вегетации растений яйлы. Начало ее у большинства видов отмечается вскоре после снеготаяния, спустя одну-полторы декады. У злаков при этом на вегетативных побегах фор-

мируется первый молодой лист, но и перезимовавшие листья осенней генерации также способны к интеркалярному росту. Начинается распускание листьев и побегов у двудольных. Раньше всего трогаются в рост листья и побеги геоэфемероидов (хохлатки Пачоского, шафрана крымского, гусиноного лука поперечного, птицемлечника бахромчатого), эфемероидов (лука круглого, лютика иллирийского), некоторых весеннецветущих поликарпиков и полукустарничков (живучки восточной, лисохвоста влагилистного, крупки вытянуто-столбиковой, иберийки скальной, ожики луговой, лапчатки узколистной, первоцвета обыкновенного, прострела крымского, лютика раздельного, ярутки ранней, вероники крымской, фиалки скальной и др.). У одних видов прежде всего формируются цветки и генеративные побеги (у шафрана крымского, крупки вытянуто-столбиковой, прострела крымского, ярутки ранней и др.), после чего уже развиваются листья. У других вначале отрастают листья и побеги, позднее переходящие к цветению. Единичные виды на яйле характеризуются поздним вступлением в вегетацию — спустя около месяца после снеготаяния (горечавка крестообразная, грудница обыкновенная, серпуха лучевая и др.).

Несмотря на господствующий на яйле тип длительновегетирующих, представляют интерес и растения, вегетация которых короче вегетационного периода. Некоторые из них весьма своеобразны, чем и отличаются группировки яйлинской растительности от других типов. Растения со значительно сокращенной вегетацией можно условно назвать коротковегетирующими. Промежуточное положение занимают растения со среднепродолжительной вегетацией.

Коротковегетирующие растения. Характерные для яйлы геоэфемероиды по соотношению времени вегетации и цветения можно подразделить на весенние, весенне-среднелетние и осенние. Весенние и весенне-среднелетние геоэфемероиды цветут весной, а вегетация первых завершается в мае — начале июня (хохлатка Пачоского, гусиный лук Жермены, г. л. поперечный), вторых — в разные сроки июля (шафран крымский, гадючий лук кистевидный, птицемлечник бахромчатый). У бузины ферулового, вегетирующего до конца июля, наблюдается летнее цветение. Весенне-среднелетним геоэфемероидам свойственна растяну-

тость отмирания особей в популяции. Даже в одном биотопе отдельные экземпляры шафрана крымского отмирают еще в июне, а полное отмирание происходит лишь к самому концу июля и даже в начале августа. Более ксерический режим местообитаний при этом способствует и более раннему отмиранию. Осенние геоэфемероиды представляют типично средиземноморскую группу, вегетация которых длится до конца июля—августа, а цветение бывает в сентябре—октябре, уже в безлистном состоянии (безвременник теневой, шафран прекрасный). Оба вида на яйле приурочены к ложнякам с развитым почвенно-дерновым покровом, достаточно увлажняемым, покрытым травостоем смешанного состава из луговых и лугово-степных элементов.

Группа эфемероидов имеет средне-позднелетний перерыв вегетации, после чего формируется новая генерация листьев и вегетативных побегов, уходящих под зиму. Это лук метельчатый, л. круглый, л. скальный, лютик иллирийский, шавель клубненосный. По типу эфемероидов развиваются генеративные особи живучки восточной, ожики луговой, незабудки Попова, лютика раздельного, крестовника яйлинского, у которых с фазой отцветания и созревания семян связано полное или почти полное отмирание ассимилирующей поверхности, а затем образуются новые вегетативные розетки листьев. Ювенильные и взрослые вегетативные особи сохраняют зеленые листья в течение всей вегетации. Потеря листового аппарата у многих особей зопника клубненосного отмечена в середине лета на южных склонах.

К группе эфемероидов близко примыкают гемиефемероиды: проломник крымский, крупка вытянуто-столбиковая. Вегетативное тело последней состоит из более или менее многочисленных кубаревидных розеток. Наружные листья отмирают и долго сохраняются в засохшем виде. С наступлением засухи, в середине лета, особенно на каменистых южных склонах, розетки складываются; наружные мертвые листья плотно охватывают внутренние живые. Розетки свертываются в шарики, внешне безжизненные, на время прекращающие вегетацию. Но с первыми же дождями, при улучшении режима влажности розетки раскрываются и вегетация возобновляется, продолжается образование новых листьев и отмирание периферийных.

В особую группу можно выделить средне-длительновегетирующие растения, у которых генеративные особи отмирают в августе, а вегетативные остаются зелеными в течение всего вегетационного периода. Это монокарпические дву-многолетние растения: язвенник Биберштейна, колокольчик крымский, живокость Палласа, борщевик лигустиколостный, наголоватка грязная, дрема ночная, очиток испанский, о. бледный. Аналогичны данной группе коротко-длительновегетирующие, у которых генеративные особи отмирают в начале лета.

К числу коротковегетирующих можно условно отнести несколько однолетников разного ритма развития: озимых, яровых, цветущих в первую половину вегетации или в конце лета и осенью (табл. 2).

Растения среднепродолжительной вегетации теряют ассимилирующую поверхность в конце августа — первых числах сентября: аронник удлиненный, борщевик Стевена, мытник Сибторпа, серпуха лучевая.

На яйле наблюдается эпизодическое явление ухудшения вегетации разных биоморфологических типов растений вследствие падения тургора в листьях, т. е. завядания, связанного с временными засухами, возможными в разное время вегетационного периода. Завяданию скорее всего подвержены мелкокорневые растения мезофитной природы. В течение всех лет наблюдений были зафиксированы случаи завядания в дневное время. Но два-три особенно выразительных случая отметим

особо. 11 августа 1965 г. после трехдневной жаркой и солнечной погоды было повсеместное завядание листьев (свертывание, частичное отмирание более старых листьев) у подорожника среднего, лапчатки серебристой, л. прижатой, крестовника Якова, клевера сходного, вероники дубравной, в. горечавковой.

К 16 июня 1968 г. вследствие сухой погоды мая и начала июня признаки завядания и другие реакции растения на засуху проявились в полную меру. В состоянии завядания и частичного отмирания находились листья у язвенника Биберштейна, колокольчика крымского, василька буроотороченного, мелколепестника восточного, горечавки крестообразной, ястребинки, клевера сходного, вероники горечавковой. Преждевременно прекратил цветение, не исчерпав своих возможностей, бурачок извилистый. Раньше обычного стали отмирать вегетативные особи лука круглого, шафрана крымского, буннума ферулового, птицемлечника бахромчатого. Началось усыхание кончиков молодых листьев лисохвоста влагалитного, осоки низкой, овсяницы скальной и др. — более раннее и интенсивное, чем в обычных условиях. Ветошь почти не разлагалась, и ее обильное присутствие придавало лугово-степной растительности бурый оттенок. В еще более крупных масштабах действие засухи в этот же период наблюдалось в 1969 г.

Весьма обильны во всех растительных группировках яйлы растения с вынужденным периодом зимнего покоя (табл. 11). В убывающем порядке при низком видовом богатстве идут растения с кратким, средним и глубоким покоем.

Таблица 11

Состав растительности и флоры Никитской яйлы по характеру зимнего покоя растений

Тип растений по характеру зимнего покоя	Нагорная луговая степь	Петрофитная степь	Луговая растительность	Флора Никитской яйлы
С вынужденным покоем (1)	46/79,4	74/77	53/94,7	220/84,7
С кратковременным покоем (2)	8/13,8	14/14,6	—	23/8,8
Со среднепродолжительным покоем (3)	2/3,4	6/6,3	2/3,6	11/4,2
С глубоким покоем (4)	2/3,4	2/2,1	1/1,7	6/2,3
Итого...	58/100	96/100	56/100	260/100

По способу перезимовки наиболее многочисленными во всех ценозах яйлы являются вечнозеленые растения (табл. 12). Летнезеленые занимают подчиненное положение. Их примерно в два раза меньше вечнозеленых.

Вскользь коснемся продолжительности жизни перезимовавших

Таблица 12

Состав растительности и флоры Никитской яйлы по способу перезимовки растений

Тип растений по способу перезимовки	Нагорная луговая степь	Петрофитная степь	Луговая растительность	Флора Никитской яйлы
Вечнозеленые (в)	38/64,5	69/70,4	38/67	165/61,4
Зимнезеленые (з)	2/3,3	3/3,1	—	11/4,1
Летнезеленые (л)	19/32,2	26/26,5	19/33	93/34,5
Итого...	59/100	98/100	57/100	269/100

листьев вечнозеленых растений. У вечнозеленых злаков перезимовавшие листья отмирают в течение первых двух месяцев вегетации. Дольше живут листья у некоторых двудольных, например, видов ястребинки (я. прежесткая, я. Баугини, я. волосистая и др.), прошлогодние зеленые листья которых встречаются еще в июле. Сходны с ними виды солнцезвезда (с. восточный, с. Стевена). Дольше всего живут листья у осок (осоки низкой, о. Микели), сохраняющиеся до конца августа, а на более влажных и менее нагреваемых местообитаниях — до сентября—октября; близка к ним фиалка скальная.

На продолжительность жизни перезимовывающих надземных органов существенное влияние оказывают условия и характер перезимовки. Несмотря на большую устойчивость типов перезимовки, у отдельных видов наблюдаются известные колебания в величине зимующей зеленой поверхности. Так, ясколка Биберштейна, как правило, зимует в виде разветвленного куста приземистых побегов с зачаточными зелеными побегами возобновления, которые после схода снега сразу трогаются в рост. В зиму 1967/68 г. у многих особей произошло отмирание части или всей системы надземных побегов и возобновление их затянулось дольше обычного.

Во всех растительных сообществах яйлы доминируют растения, у которых осенью в почках возобновления отсутствуют зачаточные соцветия и цветки (табл. 13). Наибольший процент растений с заранее сформированными соцветиями и цветками в почках возобновления отмечает-

Таблица 13

Состав растительности и флоры Никитской яйлы по степени сформированности побегов будущего года в почках возобновления

Тип растений по степени сформированности побега будущего года в почках возобновления	Нагорная луговая степь	Петрофитная степь	Луговая растительность	Флора Никитской яйлы
С заранее сформированными зачаточными соцветиями и цветками в почках возобновления (1)	24/41	32/33	16/29	78/30
Без зачаточных цветков и соцветий в почках возобновления (2)	34/59	64/67	40/71	184/70
Итого...	58/100	96/100	56/100	262/100

ся в нагорной луговой степи (41%), в убывающем порядке далее идут петрофитная степь (33%), флора Никитской яйлы (30%); луговая растительность (29%).

Ритмы цветения растений нами устанавливаются по календарному принципу в соответствии с разделением вегетационного периода на сезоны: 1 — ранневесенний (оканчивающийся 5—10 мая), 2 — поздневесенний (31 мая), 3 — раннелетний (30 июня), 4 — среднелетний (31 июля), 5 — позднелетний (31 августа), 6 — раннеосенний (20 сентября), 7 — позднеосенний (октябрь—ноябрь). Календарный принцип обеспечивает идентичность данных и возможность географических сравнений сообществ по ритмике цветения компонентов. Несколько неустойчивыми являются лишь ритмы весеннего и осеннего цветения, т. е. в те сезоны, когда наблюдаются значительные колебания экологических условий, сдвигающих начало и конец вегетации и цветения. В отличие от зоны равнинной лесостепи (Голубев, 1965), в приведенном подразделении сезонов выпадают средневесенний и среднеосенний периоды. В этом проявляется специфика экологических условий яйлы, где биологически

данные сезоны не выражены и, например, ранняя весна незаметно сменяется поздней.

В зависимости от сроков и продолжительности цветения выделяются как основные (ранневесенние, поздневесенние и т. д.), так и промежуточные (поздневесенне-раннелетние и др.) ритмы цветения растений. Те и другие можно объединить в пять основных циклов: весенние, весенне-летние, летние, летне-осенние, осенние. Использование цифровых обозначений ритмов цветения удобно для количественной характеристики сообществ.

В составе нагорной луговой степи (табл. 14) главенствующую роль играют летнецветущие виды (40,7%), среди которых выделяются летние

Таблица 14

Состав растительности и флоры Никитской яйлы по ритмам цветения растений

Тип растений по ритмам цветения	Нагорная луговая степь	Петрофитная степь	Луговая растительность	Флора Никитской яйлы
Ранневесенние (1)	3/5,1	4/4	—	7/2,6
Поздневесенние (2)	—	1/1	2/3,6	5/1,8
Весенние (1—2)	2/3,4	3/3	—	8/3
Ранневесенне-раннелетние (1—3)	2/3,4	2/2	1/1,7	4/1,6
Ранневесенне-среднелетние (1—4)	1/1,7	1/1	—	1/0,4
Поздневесенне-раннелетние (2—3)	5/8,4	8/8,2	1/1,7	16/5,9
Поздневесенне-среднелетние (2—4)	4/6,8	6/6	3/5,3	12/4,4
Поздневесенне-позднелетние (2—5)	1/1,7	—	1/1,7	3/1,1
Раннелетние (3)	—	2/2	1/1,7	8/3
Среднелетние (4)	3/5,1	6/6	3/5,3	18/6,6
Позднелетние (5)	2/3,4	1/1	3/5,3	6/2,2
Ранне-среднелетние (3—4)	9/15,2	15/15,5	6/10,5	41/15,0
Летние (3—5)	10/17	9/9,3	10/17,5	26/9,6
Средне-позднелетние (4—5)	—	12/12,5	10/17,5	38/14,0
Раннелетне-раннеосенние (3—6)	4/6,8	7/7,2	6/10,5	15/5,5
Раннелетне-позднеосенние (3—7)	1/1,7	3/3	—	4/1,6
Среднелетне-раннеосенние (4—6)	9/15,2	10/10,3	4/7,1	28/10,3
Среднелетне-позднеосенние (4—7)	1/1,7	4/4	1/1,7	11/4,0
Позднелетне-раннеосенние (5—6)	1/1,7	2/2	1/1,7	9/3,3
Позднелетне-позднеосенние (5—7)	1/1,7	2/2	2/3,6	8/3,0
Осенние (6—7)	—	—	2/3,6	3/1,1
Итого...	59/100	98/100	57/100	271/100

в узком смысле (17%) и ранне-среднелетние (15,2%); сюда же следует отнести среднелетне-раннеосенние (15,2%), поздневесенне-среднелетние (6,8%), раннелетне-раннеосенние (6,8%). На остальные типы падает небольшая часть от общего числа видов: весеннецветущих видов 8,5, летне-осенних — 28,8 и весенне-летних — 22%.

В петрофитной степи соотношение фенотипов цветения остается сходным с луговой степью. Появляется группа средне-позднелетних видов (12,5%), лишь усиливающих позиции летних фенотипов с поздним цветением. Почти не изменяется число весеннецветущих растений (8%). Отдел летнецветущих в общей сложности составляет 46,3, летне-осенних — 28,5 и весенне-летних — 18,2%.

В луговой растительности летние фенотипы представлены еще большим количеством — 57,8%, на летне-осенние приходится 24,6, на весенне-летние — 10,4, весенние — 3,6 и осенние — 3,6%.

В целом во флоре Никитской яйлы состоит летних фенотипов

(в широком смысле). — 50,4, летне-осенних — 27,7, весенне-летних. — 13,4, весенних — 7,4 (в широком смысле) и осенних — 1,1%.

В заключение обзора количественных соотношений биоморфологических типов рассмотрим состав растительности и флоры яйлы по продолжительности цветения компонентов (табл. 15). В основу разделения взяты градации с однодекадным интервалом. По длительности цветения до одного месяца растения можно объединить в группу короткоцветущих, с периодом цветения от одного до двух месяцев — в группу среднецветущих и с периодом свыше двух месяцев — в группу длительноцветущих.

Таблица 15

Состав растительности и флоры Никитской яйлы по продолжительности цветения растений

Продолжительность цветения, сутки	Нагорная луговая степь	Петрофитная степь	Луговая растительность	Флора Никитской яйлы
1—10	—	1/1	—	1/0,4
11—20	3/5,1	3/3,1	6/10,7	19/7,2
21—30	12/20,3	16/16,5	6/10,7	45/17,2
31—40	6/10	12/12,4	9/16,1	39/14,8
41—50	5/8,4	17/17,5	5/9,0	35/13,3
51—60	8/14	15/15,5	11/19,6	39/14,8
61—70	4/6,8	8/8,2	5/9,0	28/10,7
71—80	9/15,1	11/11,3	3/3,3	21/8,0
81—90	7/11,8	5/5,2	6/10,7	15/5,7
91—100	4/6,8	6/6,2	4/7,1	14/5,3
101—110	—	—	1/1,8	3/1,1
111—120	1/1,7	3/3,1	—	3/1,1
131—140	—	—	—	1/0,4
Итого...	59/100	97/100	56/100	263/100

В луговой степи наиболее обильны виды с продолжительностью цветения в три (20,3%), восемь (15,1%), шесть (14%) и девять (11,8%) декад; с периодом в четыре декады — 10%. Всего короткоцветущих 25,4, среднецветущих — 32,4 и длительноцветущих — 42,3%.

В петрофитной степи многочисленны виды, цветение которых длится пять (17,5%), три (16,5%), шесть (15,5%), четыре (12,4%) и восемь декад (11,3%). На короткоцветущие приходится 20,6, среднецветущие — 45,4 и на длительноцветущие — 34,0% видов.

В луговых сообществах значительное участие в составе травостоя принимают растения, цветущие шесть (19,6%) и четыре декады (16,1%), цветущих две, три и девять декад — по 10,7%. Короткоцветущих насчитывается 21,4, среднецветущих — 44,7 и длительноцветущих — 31,9%.

Во флоре Никитской яйлы более всего растений с длительностью цветения в три декады (17,2%), далее идут виды, цветущие четыре, шесть (14,8%) и пять декад (13,3%). Короткоцветущие виды составляют 24,8, среднецветущие — 42,9 и длительноцветущие 32,3%.

Таким образом, в петрофитной степи, луговой растительности и в целом во флоре Никитской яйлы господствуют среднецветущие растения. Лишь в нагорной луговой степи преобладают длительноцветущие. Каждый тип растительности отличается свойственным ему набором фенотипов по продолжительности цветения.

Сопряженность биоморфологических призна-

ков растений. Представляет большой теоретический и практический интерес вопрос о внутренней связи биоморфологических признаков, определяющей их сопряженность. Данные биоморфологической матрицы (табл. 2) вполне допускают проведение статистического анализа сопряженности признаков. В качестве критерия связи мы использовали тетракорический показатель (Плохинский, 1970), который выражается формулой:

$$r = \frac{ad-bc}{(a+b)(c+d)(a+c)(b+d)}$$

Материал при этом обрабатывается по таблице 2 × 2. Полученные результаты сведены в таблицу 16.

Таблица 16

Сопряженность некоторых биоморфологических признаков растений Никитской яйлы

Сопряженные пары признаков	Коэффициент сопряженности, r^*	Число вариантов, n
Сформированность зачаточных соцветий и цветков в почках возобновления с осени и весеннее цветение	0,61*	262
Цикличность развития побегов и структура побегов	0,50	228
Состояние зимнего покоя и способ перезимовки	0,31	260
Структура корневой системы и структура надземных побегов	0,18	266
Структура надземных побегов и способ перезимовки	0,10	266
Длительность вегетации и состояние зимнего покоя	0,10	261
Структура надземных побегов и способ возобновления	0,07	228

* Критическое значение r для $n=200$ и $P_{0,95} = -0,138$, $P_{0,99} = -0,181$; $n=250$ и $P_{0,95} = -0,124$, $P_{0,99} = -0,163$.

Наиболее тесная связь установлена между степенью сформированности побега будущего года в почках возобновления и временем зацветания ($r = 0,61$). Весеннее зацветание обусловлено наличием в почках с осени зачаточных соцветий и цветков. Определенная зависимость существует между цикличностью развития и структурой побегов ($r = 0,50$). Растения с безрозеточными побегами обычно развиваются по моноциклическому типу, а розеточные и полурозеточные — по ди- или полициклическому. Обнаружена значимая связь между состоянием зимнего покоя и способом перезимовки ($r = 0,31$). Как правило, у зимне- и вечнозеленых растений наблюдается отсутствие органического зимнего покоя, а летнезеленым видам, наоборот, свойственно наличие покоя разной глубины и продолжительности.

Слабая, но все еще достоверная связь выявлена между структурой корневой системы и надземных побегов ($r = 0,18$). Для стержнекорневых растений более свойственны безрозеточные побеги, а для кистекокорневых — полурозеточные и розеточные. Эти данные обязывают внести коррективы в наши прежние представления (Голубев, 1962). Они хорошо согласуются с принципами эволюционной морфологии: более древней стержнекорневой структуре соответствует и первичный безрозеточный тип структуры побеговой системы.

Установленные взаимосвязи признаков находят весьма ясные эколого-биологические обоснования. Этот путь исследования дает возможность интегрального понимания жизненных форм растений.

Рост растений очень чутко реагирует на конкретные экологические условия. Поэтому у одних и тех же видов в разных топографических, фитоценоотических и географических условиях черты роста приобретают характерные отличия. В данном конкретном фитоценозе кривые роста изменяются в зависимости от погодных условий лет наблюдений.

Прежде чем приступить к анализу данных, следует заметить, что особенности роста связаны не только с экологическими условиями, но и зависят от фенологического и экологического типа видов. У растений, цветущих весной или в середине лета, мезофильных или ксерофильных, наблюдаются свои индивидуальные признаки ростовых процессов. Все это необходимо учитывать при использовании показателей роста в индикации фитоценологических условий.

На северо-западном склоне (I участок) кривые роста в общих чертах повторяют кривые для II участка. Максимум запаса длины листьев наблюдается также во вторую декаду июля. Зато наибольший прирост отмечается немного раньше — в третью декаду июля, хотя и в первую

Если сравнить кривые роста другого ксеромезофита — мятлика узколистного, близкого по ритму цветения к костру береговому, полученные для I участка в 1968 г. (рис. 10), то обнаруживается очевидное сходство. Максимум запаса длины листьев приходится на вторую декаду июля, наибольший прирост — на третью декаду июня, депрессия прироста — на первую декаду августа, максимальное отмирание — на первую и вторую декады сентября. Совершенно такие же показатели роста в этих условиях имеет ксеромезофит тимopheевка степная (рис. 10), цветение которой, однако, приходится на более поздние сроки.

раньше — в первую декаду июля. В росте вегетативных побегов ксерофита овсяницы скальной, цветущей в течение первой-второй декад июля, на обоих участках в 1966 г. наряду с проявлением некоторых индивидуальных черт наблюдаются и общие экологические закономерности (рис. 10, 11). На I участке максимум запаса длины листьев формируется в третью декаду июля (на одну декаду позже, чем у костра берегового в том же году), наибольший прирост — в первую декаду июля, депрессия прироста приходится на вторую декаду августа, интенсивное отмирание — на вторую декаду августа, первую и третью декады сентября. На II участке максимальный запас длины образуется на две декады раньше, чем на I участке, — в первую декаду июля, наибольший прирост совпадает во времени, а депрессия прироста наступает раньше — в первую декаду

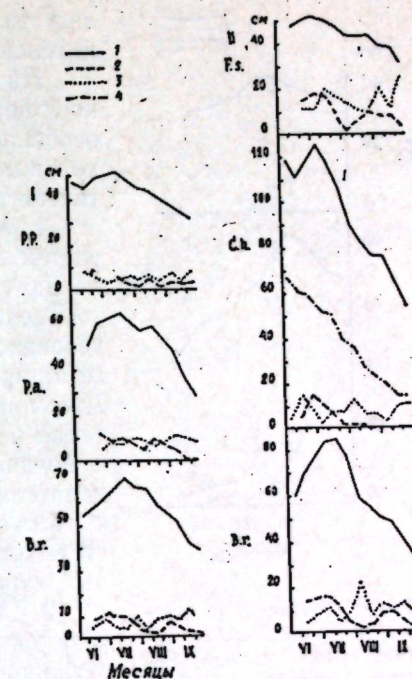


Рис. 10. Линейный рост и отмирание листьев вегетативного побега злаков и осоки низкой в условиях нагорной луговой степи Никитской яблы на первом (I) и втором (II) участках: В. г. = *Bromus riparius*, F. s. = *Festuca sulcata* (1966 г., повторность 15-кратная); Р. а. = *Poa angustifolia*, Р. р. = *Phleum phleoides*, С. h. = *Carex humilis* (1968 г., повторность 10-кратная); 1 — запас длины живых частей листьев (кривая роста) этого года, 2 — подекадный прирост, 3 — подекадное отмирание, 4 — запас длины перезимовавших листьев.

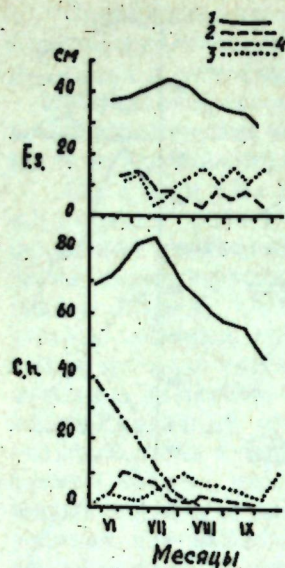


Рис. 11. Линейный рост и отмирание листьев вегетативного побега *Festuca sulcata* (1966 г., среднее из 15-кратной повторности) и *Сarex humilis* (1968 г., среднее из 10-кратной повторности) на I участке. Обозначения те же, что и на рис. 10.

(отношение к увлажнению) и фенотипические (ритм цветения) особенности видов.

Представляется необходимым накопление материалов о росте листьев и побегов доминантных растений разнообразных природных сообществ в целях их сравнения и изучения ведущих эколого-фитоценологических закономерностей.

Ритмика цветения растительных сообществ (анализ кривых цветения). Наблюдения за цветением всех компонентов в течение четырех лет дало возможность составить кривые цветения за каждый год и обобщенные кривые по средним срокам цветения. На графиках (рис. 12—21) представлены кривые как скользящие средние по триадам (Голубев, 1969б). Рассмотрим ритмику цветения каждого типа растительности в отдельности.

Луговая степь, I участок (рис. 12). По среднемноголетним данным максимум цветущих видов приходится на вторую декаду июля, в зацветании наблюдается два подъема; первый незначительный — в конце мая, второй основной — в первую декаду июля. Кривая отцветающих видов многовершинна, с наибольшим значением в первую декаду сентября. Начало цветения отмечается во вторую декаду апреля, конец — в третью декаду сентября. Подъем кривой цветущих видов более пологий, чем спуск. Последние зацветающие виды бывают в третью декаду августа.

Сопоставим теперь с этим средним типом ритмики цветения (его можно бы назвать константным типом, если бы было несколько большее количество лет наблюдений) кривые за отдельные годы. Начало

августа. Наблюдается также более раннее интенсивное отмирание листьев.

На основании приведенных данных можно сформулировать следующие характерные особенности роста вегетативных побегов злаков и осоки низкой, определяющие фитоценологическую специфику нагорной луговой степи.

1. Максимальный запас длины живых частей листьев побега образуется во вторую декаду июля, наибольший прирост — в третью декаду июля — первую декаду августа, интенсивное отмирание происходит в конце вегетации, но возможны и среднелетние пики. Для прироста листьев злаков весьма характерно наличие двух подъемов — раннелетнего и позднелетнего, между которыми четко выделяется депрессия нарастания, приуроченная к третьей декаде июля — первой декаде августа. Отмирание листьев носит многовершинный характер.

2. Эколого-топографические и климатические (в разные годы) колебания сроков наступления максимальных и показательных значений роста находятся в пределах одной декады. Они не могут затухать основную особенность роста злаков в данных эколого-фитоценологических условиях.

3. При выборе фитоценологических индикаторов по признаку роста надземных органов надо принимать во внимание экологические

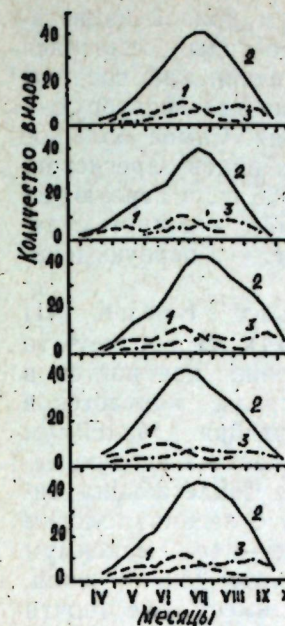


Рис. 12. Кривые цветения нагорной луговой степи (I участок): I — 1965 г., II — 1966 г., III — 1967 г., IV — 1968 г., V — среднее за 1965—1968 гг., по декадным суммам 1 — зацветающих, 2 — цветущих, 3 — отцветающих видов (скользящие средние по триадам).

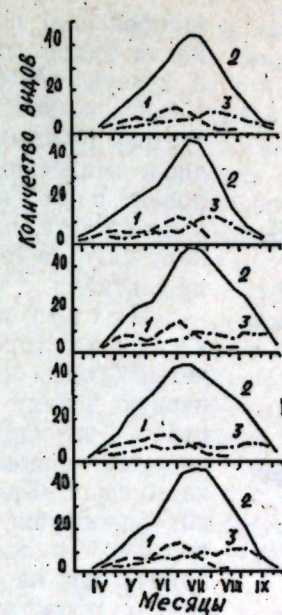


Рис. 13. Кривые цветения нагорной луговой степи (II участок). Обозначения те же, что и на рис. 12.

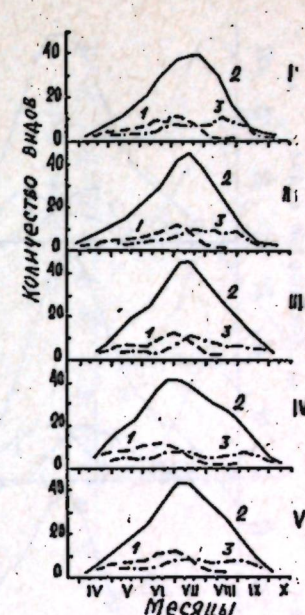


Рис. 14. Кривые цветения петрофитной степи (III участок). Обозначения те же, что и на рис. 12.

цветения за все годы совпадает со средним значением, исключая 1966 г., когда эта фаза началась в третьей декаде марта. Конец цветения в 1965 и 1966 гг. совпадал со средним, а в 1967 и 1968 гг. отмечен в первую декаду октября. Максимум цветущих видов в 1965—1967 гг. был одновременно со средним — во вторую декаду июля и только в 1968 г. передвинулся на декаду раньше. Основной подъем кривой зацветающих видов в 1965—1967 гг. по срокам соответствовал среднему значению, а в 1968 г. — во вторую декаду июня. Максимум отцветающих видов в 1965 г. наблюдался в третью декаду августа, в 1966 г. — во вторую декаду августа, в 1967 г. — в третью декаду сентября, в 1968 г. — во вторую декаду июля.

Луговая степь, II участок (рис. 13). Среднемноголетние черты цветения характеризуются следующими параметрами. Начало фазы приходится на первую декаду апреля, конец — на первую декаду октября. Максимум цветущих видов падает на вторую декаду июля. Кривая зацветающих видов двухвершинна, с весенним наименьшим подъемом во вторую декаду мая, с абсолютным летним максимумом в первую декаду июля, конец зацветания отмечается во вторую декаду августа. Кривая отцветающих видов многовершинна, с наибольшим значением в первую декаду сентября.

Начало цветения в 1965 и 1967 гг. было во вторую декаду апреля, в 1966 г. — в третью декаду марта, конец цветения по годам совпадает со средним, за исключением 1966 г. (в третью декаду сентября). Максимум цветущих видов во все годы приходился на вторую декаду июля.

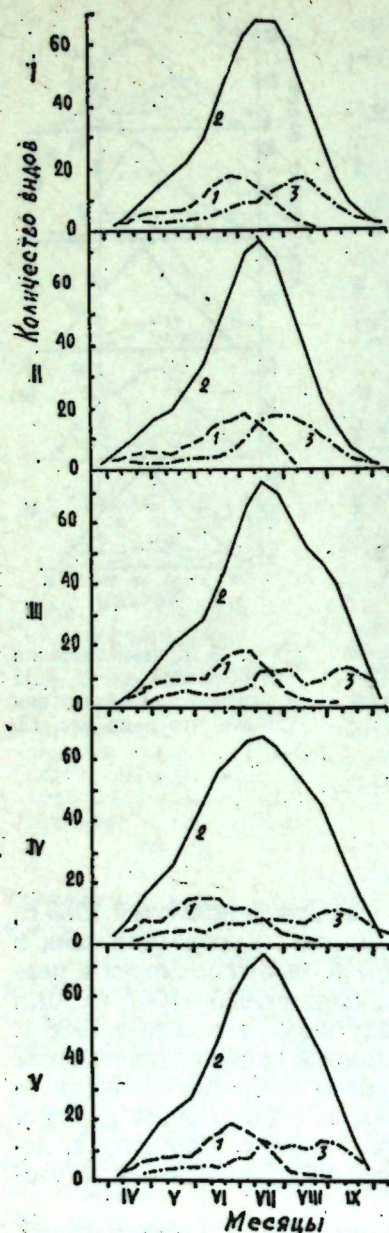


Рис. 15. Кривые цветения петрофитной степи (IV участок). Обозначения те же, что и на рис. 12.

Наибольший подъем кривой зацветающих видов во все годы отмечался в первую декаду июля, как среднее, и лишь в 1968 г. он был во вторую—третью декады июня. Самое большое число отцветающих видов зарегистрировано в 1965 и 1966 гг. в первую декаду августа, в 1967 г. — в третью декаду июля, в 1968 г. — в первую декаду сентября.

Петрофитная степь, III участок (рис. 14). В среднем за четыре года цветение начинается в первую декаду апреля, кончается в первой декаде октября. Максимум цветущих видов падает на первую декаду июля. Кривая зацветающих видов одновершинна, с весьма пологим подъемом в апреле—мае, максимум приходится на первую декаду июля. Кривая отцветания имеет две почти равные вершины: в первые декады июля и сентября.

В 1966 г. цветение началось в третьей декаде марта. Позднее завершение фазы — во второй декаде октября — наблюдалось в 1965, 1968 гг. Максимум цветущих видов в 1965 г. совмещался с третьей декадой июля, в 1966, 1967 гг. — со второй декадой июля, а в 1968 г. — с третьей декадой июня. Нормальная двухвершинность (с подъемами в весенний и летний периоды) кривой зацветания установлена в 1967 г., а в 1965 г. — двухвершинность летнего типа. Абсолютный максимум зацветающих видов был в 1965, 1967 гг. в первую декаду июля, в 1968 г. — во вторую декаду июня. Наибольшее число отцветающих видов отмечалось в 1965 г. во вторую декаду августа, в 1966 г. — во вторую декаду июля и первую декаду августа, в 1967 г. — во вторую декаду июля, в 1968 г. — в первые декады июля и сентября.

Петрофитная степь, южный склон, IV участок (рис. 15).

В среднем цветение начинается в первую декаду апреля, кончается в первую декаду октября. Максимум цветущих видов приходится на вторую декаду июля. Кривая зацветания близка к двухвершинной, с наибольшим значением в третью декаду июня. Кривая отцветания многовершинна, с максимальными значениями во вторую декаду июля и третью декаду августа.

Цветение в 1966 г. началось в третью декаду марта. Максимум

цветущих видов во все годы совпадал со средним. Наибольшее число зацветающих видов в 1965 г. было в третью декаду июня, в 1966 и 1967 гг. — в первую декаду июля, в 1968 г. — в третью декаду мая. Максимум отцветания отмечался в 1965 г. — во вторую декаду августа, в 1966 г. — в третью декаду июля, в 1967—1968 гг. — во вторую декаду сентября.

Луговая растительность, V участок (рис. 16). По среднемулетним данным цветение начинается в третью декаду апреля, заканчивается во вторую декаду октября. Максимум цветущих видов бывает во вторую— третью декаду июля. Последние зацветающие виды появляются во второй декаде сентября. Максимум зацветания совмещается с первой декадой июля. Кривая отцветания довольно выравненная, с наибольшими значениями в период с первой декады августа по вторую декаду сентября.

Начало цветения по годам сильно колеблется, что зависит от неравномерности снегового режима в западнине, где велись наблюдения: в 1965 г. — в третью декаду апреля, в 1966 г. — в первую декаду апреля, в 1967 г. — в первую декаду мая, в 1968 г. — во вторую декаду апреля. Окончание фазы во все годы совпадает со средним, только в 1966 г. она приходилась на первую декаду октября. Максимум цветущих видов в 1965, 1966, 1968 гг. отмечался во вторую декаду июля, в 1967 г. — в третью декаду июля. Наибольшее число зацветающих видов в 1965 и 1968 гг. было в третью декаду июня, а в 1966 и 1967 гг. в первую декаду июля. Максимум отцветающих видов зарегистрирован в 1965 г. в третью декаду августа, в 1966 г. — в первую декаду августа, в 1967—1968 гг. — во вторую декаду августа и в третью декаду сентября.

Флора Никитской яйлы (рис. 17—21). Цветение растений в среднем начинается в первой декаде апреля, заканчивается во второй декаде октября. Последние зацветающие виды встречаются в первой декаде сентября. Максимум цветущих видов приходится на вторую декаду июля, зацветающих — на третью декаду июня. Высокое число отцветающих видов свойственно значительному промежутку времени — со второй декады июля по вторую декаду сентября.

В отличие от других лет в 1966 г. цветение началось в третьей декаде марта и завершилось в первой декаде ноября. Максимум цветущих видов за все годы наблюдений совпадает со средним. Наибольшее число зацветающих видов в 1965 г. приходилось на третью декаду июня — первую декаду июля. В 1966 г. кривая зацветания двухвершинна — с пиками во второй декаде июня и первой декаде июля. В 1967 г. максимум падает на первую декаду июля, в 1968 г. — на третью декаду июня, кроме того, намечается неясно выраженный второй подъем кривой в первую декаду июня. Кривые отцветания за два года одновершинны, с максимумом в 1965 г. в третью декаду августа, в 1966 г. — в первую декаду августа. В 1967 г. кривая двухвершинна, с первым подъемом в третью декаду июля, вторым — в третью декаду сентября. Кривая отцветания в 1968 г. по форме приближается к предыдущему

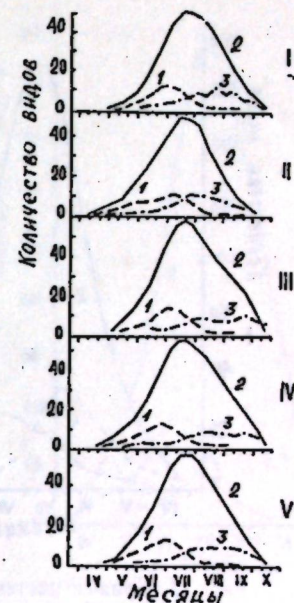


Рис. 16. Кривые цветения луговой растительности (V участок). Обозначения те же, что и на рис. 12.

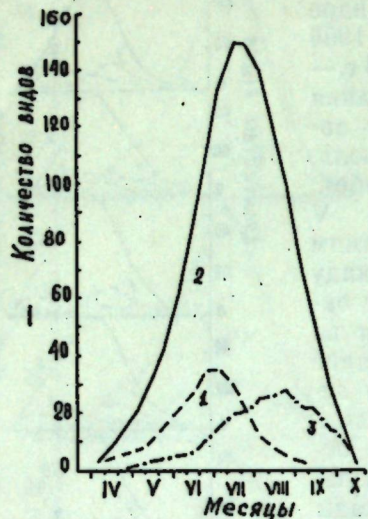


Рис. 17. Кривые цветения флоры Никитской яйлы, 1965 г.

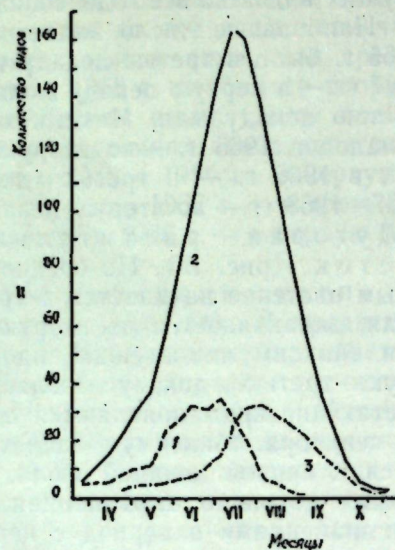


Рис. 18. Кривые цветения флоры Никитской яйлы, 1966 г.

году, с большими значениями со второй декады июля по первую декаду августа и абсолютным максимумом во вторую декаду сентября.

Из приведенного обзора видно, что для ритмики цветения растительных сообществ Никитской яйлы (по среднегодовым данным) свойственны вполне определенные закономерности. Максимальное число цветущих видов в абсолютном большинстве наблюдается в середине лета (во вторую декаду июля). Лишь в луговой группировке, где развитие растений в связи с более поздним таянием снега весной несколько

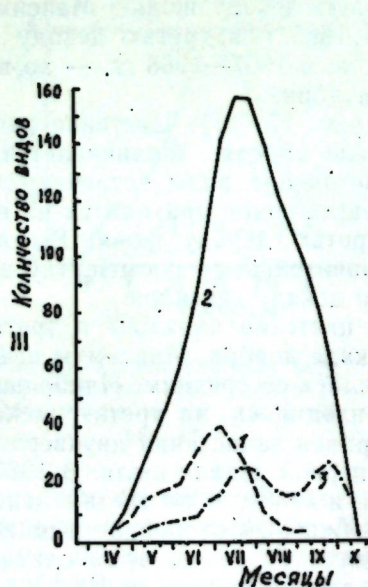


Рис. 19. Кривые цветения флоры Никитской яйлы, 1967 г.

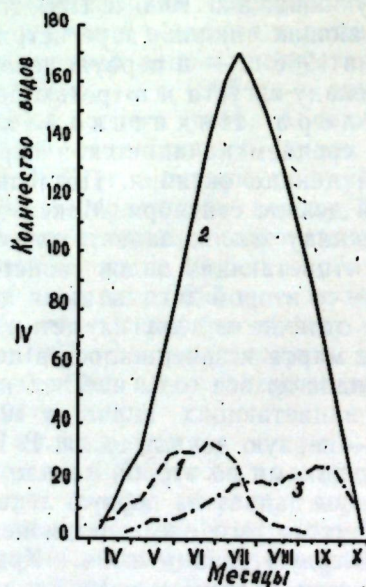


Рис. 20. Кривые цветения флоры Никитской яйлы, 1968 г.

запаздывает, период максимума распространяется и на третью декаду июля. В петрофитной степи западного склона максимум цветения смещается на первую декаду июля. Наибольшее значение кривой зацветающих видов в основном приурочено к первой декаде июля. Как и следовало ожидать, в петрофитной степи на южном склоне оно перемещается на более ранний срок — третью декаду июня. В это же время отмечается максимум зацветания всех видов Никитской яйлы. Отцветание характеризуется многовершинностью с наибольшими значениями в конце вегетации, а также с подъемами в засушливый период в июле или августе. В сравнении с константными кривыми цветения равнинной луговой степи в области лесостепи (Голубев, 1965) цветение нагорной луговой степи Крыма характеризуется значительным запаздыванием, примерно на месяц. Если самая высокая интенсивность цветения на равнине (сроки максимумов зацветания, цветения и отцветания) совмещается с июнем, то на яйле такая насыщенность проявляется в июле, причем максимумы отцветания приурочены к еще более поздним срокам. Общий период цветения растительных сообществ яйлы оказывается более продолжительным, занимающим весь летний, а также весенний и осенний периоды. В отличие от равнинной луговой степи, по определению В. В. Алексина (1935) фенологически ненасыщенной, для нагорной луговой степи с очевидностью выступает высокая фенологическая насыщенность, если при этом исходить лишь из распределения во времени цветущих растений.

Разногодичные колебания ритмики сводятся к изменениям начала и конца цветения растений и к незначительным смещениям сроков максимумов зацветания, цветения и отцветания в соответствии с метеорологическими особенностями тех или иных лет.

Несмотря на известную специфику ритмики цветения изученных типов растительности, всем им присущи и общие черты сходства, в которых находит проявление нивелирующее воздействие однородных климатических условий, свойственных данной ограниченной по площади территории.

Это положение нашло убедительное, совершенно неожиданное для нас подтверждение в специальном учете числа цветущих видов в летний период 1966 г. в многочисленных растительных группировках окрестности геоботанического стационара, относящихся к типам нагорной луговой и петрофитной степей со всеми наблюдающимися между ними переходными сочетаниями по видовому составу и степени количественного участия в составе ценозов. Всего обследовано 27 ассоциаций и установлено время максимума цветущих видов. В подавляющем большинстве группировок наибольшее число цветущих видов приходилось на вторую декаду июля.

Таким образом, мы можем весьма обоснованно говорить о сглаживающем действии общеклиматических условий на ритмику цветения сообществ близкой структурной организации. В самом деле, этот вывод

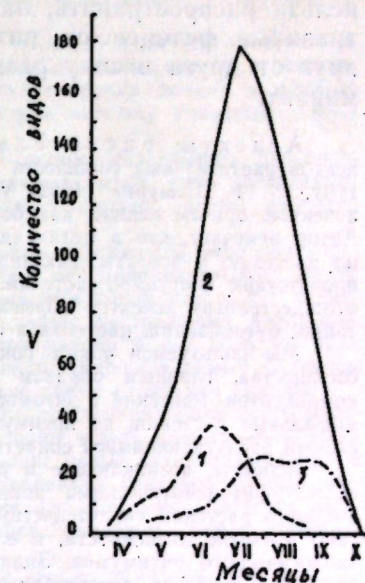


Рис. 21. Кривые цветения флоры Никитской яйлы, среднее за 1965—1968 гг.

нельзя распространить, например, на рядом расположенные лесные и травяные фитоценозы, ритмика цветения которых будет отличаться друг от друга в силу разнородности эдификаторной мощности их доминант.

Аспекты растительности крымской яйлы. В определении аспектов растительных сообществ существуют разные точки зрения. Анализируя литературу, В. Ф. Шамурии (1962) устанавливает фенологическое и синусальное понятия аспектов, причем первое, как более широкое, может включать в себя второе понятие. Автор отмечает, что в целях единства принципа нельзя ставить в один ряд аспекты по цветению и аспекты, связанные с общей физиономией сообщества, независимо от присутствия цветущих растений. Вместе с тем В. Ф. Шамуриным делается попытка отождествления аспектов с фенологическими фазами развития растений (аспекты вегетации, бутонизации, цветения и пр.), что вряд ли оправдано.

Мы пользуемся узким понятием аспекта, подразумевая под ним внешний вид сообщества, главным образом цвет, обусловленный массовым цветением обильных компонентов. Растения с энтомофильными цветами образуют красочные аспекты. Анемophilные растения, по преимуществу злаки, тоже создают характерные аспекты своими распускающимися соцветиями.

Аспекты, возникающие в результате цветения обильных компонентов, являются эколого-фитоценозическими показателями большой значимости. Постоянные аспекты цветения растений свидетельствуют, что в этих условиях аспектабельные виды достигают высокой жизнеспособности, т. е. у них наблюдается совмещение экологического и физиологического оптимумов. Зная эколого-биологические (морфологические и физиологические) свойства аспектабельных видов, можно постулировать основные признаки изучаемого ценоза.

Следует заметить, что фиксирование внимания на красочности аспектов может найти важное применение в геоботанической картографии с помощью аэрофотосъемки, при ее дешифрировании. В этом смысле цвет аспектов, а также сроки их начала и конца приобретают особую ценность.

Исследования Г. Ш. Нахуришвили (1965) показывают, что каждый аспект характеризуется своеобразным фенологическим развитием компонентов, определенной растительной массой ценоза, структурой и фитоклиматом. Значит, аспекты представляют собой не чисто внешнее физиономическое явление, а заключают более глубокое фитоценозическое содержание. В полную меру сохраняют свое значение исследование последовательной смены аспектов, выявляющей существенные особенности сезонного развития растительности.

В литературе утвердилось мнение о смене аспектов как о замещении во времени развития (в смысле присутствия) то одних, то других видов. Так, В. В. Алехин (1951) писал: «Значение подобной смены во времени понятно: в сообществе подбираются растения, распределяющиеся в своих функциях по различным отрезкам вегетационного периода и, таким образом, менее мешающие друг другу» (стр. 47). Однако нельзя ставить знак равенства между временем аспектирования и присутствием вида в ценозе. Последнее связано с характером вегетации растений, а не с их цветением (аспектированием). Длительноцветущие виды до и после цветения продолжают играть в ценозе определенную роль по степени вещественного участия и эдификаторного воздействия.

Отдельные сведения об аспектах растительности крымской яйлы содержатся в некоторых флористических и геоботанических работах (Поплавская, 1948; Чернова, 1951; Привалова, 1956, 1958). Но они крайне отрывочны и неполны. Какая-либо систематизация и анализ аспектов определенных типов растительности — полный перечень аспектов с начала и до конца вегетационного периода, их продолжительность и последовательная смена, разногодичные изменения — отсутствуют совершенно.

В отличие от большинства работ, посвященных сезонной смене аспектов, мы не расчленим вегетационный сезон на фенологические периоды весны, лета и осени с дальнейшим подразделением их на фазы, так как придерживаемся в фенологическом членении развития растительности календарного принципа, вводящего единообразие и позволяющего сравнивать развитие ценозов из разных ботанико-географических зон.

Участок I. По сравнению с другими изученными ценозами в данных условиях установлено наибольшее количество аспектов, что связано с разнотравным составом сообщества. Вскоре после стаяния снега, когда степь выглядит бурой от прошлогодней отмершей травы, начинается цветение ранневесеннего первоцвета — шафрана крымского, образующего на низкотравных участках бледно-розовый аспект (1). В ранние весны этот аспект длится с конца марта по апрель, в поздние — с середины — конца апреля по первую декаду мая. Наряду с шафраном в это время цветут желтые гусиные луки и белые кистевидные соцветия ярутки ранней.

Обычно в третью декаду апреля появляются желтые пылящие колоски осоки низкой, образующей неяркий, но своеобразный и хорошо выраженный аспект (2).

В теплую солнечную погоду цветение осоки продолжается с неделю и дружно заканчивается.

С конца апреля открывается аспект (3) фиалки скальной и длится до середины мая. Выделяется крупными скоплениями желтых и фиолетово-синих цветов и рассеянными одиночными экземплярами. В это время доцветает ярутка ранняя и обильно цветет лапчатка тусклая, мелкие желтые цветки которой повсюду виднеются среди жухлой прошлогодней травы.

Во второй половине мая наблюдается аспект (4) лютика раздельного. Его большие золотисто-желтые цветы на низких стеблях образуют пятна, ярко сверкающие в погожие солнечные дни. В этот период еще довольно обильно цветет лапчатка тусклая, местами фиалка скальная.

Первая и вторая декады июня проходят под знаком аспекта (5) вероники горечавковой и бурачка извилистого. Слово бледно-голубое мерцание охватывает степь: то стройные соцветия вероники с цветами-однодневками, как свечи, там и тут поднимаются вверх. А из зеленеющей молодой травой выглядывают небольшие щитки мелких цветов бурачка. Стоит подчеркнуть, что именно в эту пору на яйле часты ураганной силы ветры, туманы, проливные дожди, сопровождаемые падением температуры. В середине периода появляются лазоревые цветы незабудки Попова.

Третья декада июня характеризуется аспектом (6) крестовника яйлинского и ясколки Биберштейна. По изумрудному фону молодой травы всюду поднимаются золотистые корзинки крестовника, а ясколка образует большие белые пятна разнообразной формы. Местами на смытой эродированной почве развиваются пепельно-зеленые, коврики кошачьей лапки двудомной с белыми корзинками. Продолжается цветение незабудки Попова и вероники горечавковой, хотя и менее обильное, чем в предыдущую фазу.

В конце июня — начале июля в аспекте (7) степи играют заметную роль метелки злаков костра береговой и овсяницы скальной, вступающих в фазу цветения.

Центральный летний месяц — июль — является периодом максимального красочного насыщения всех ценозов яйлы, когда одновременно цветет наибольшее количество видов. В лугово-степных сообществах доминирует золотисто-желтый аспект (8) солнцезвезда крупноцветкового и ястребинки.

В третьей декаде июля при господстве цветения указанных видов появляются белые щитки тысячелистника щетинистого, крупные золотистые щитки крестовника Якова, одиночные желто-оранжевые корзинки кулбабы щетинистой, стройные желтые кисти зверобоя льянковидного. С середины июля в аспекте заметнее проступают кремово-белые или розоватые метелковидные соцветия лабазника обыкновенного. В иные годы этот вид дает самостоятельный аспект (9), затушевывая остальные краски, в течение второй половины июля. В 1965 и 1968 гг. лабазник обыкновенный совершенно не участвовал в аспекте.

В первой и второй декадах августа аспектируют (10) подмаренник настоящий и володушка высокая, вносящие желтый и желтовато-коричневый оттенок. Продолжается цветение кулбабы щетинистой, крестовника Якова, тысячелистника щетинистого. В общем аспекте большую роль играют побуревшие соцветия злаков, к этому времени полностью усыхающие костер береговой, овсяница скальная, тонконог гребенчатый. В годы с поздней весной володушка обильно цветет и в последнюю декаду августа.

Завершающим является аспект (11) борца противоядного. Он длится с конца августа до середины сентября, когда становятся регулярными заморозки на почве. Его крупные зеленовато-желтые цветы неясно выделяются на фоне увядающей травы. Соломисто-бурый тон засохших побегов трав сохраняется до глубокой осени, пока не выпадает снег. В некоторые годы снеговой покров устанавливается лишь во вторую половину декабря, как это было в 1965 и 1966 гг.

Участок II. В более сухих условиях юго-восточного склона травостой менее разнотравный, в его составе преобладают овсяница скальная, осока низкая. Число аспектов сокращается. Выпадают аспекты мезофильных видов: шафрана крымского, фиалки скальной, вероники горечавковой, крестовника яйлинского, володушки высокой, борца противоядного. Несколько перераспределяется значение отдельных видов в аспектах. Одноименные аспекты иногда начинаются и оканчиваются раньше.

Как и на I участке, в третью декаду апреля аспектирует (1) осока низкая. Во вторую декаду мая и почти до конца месяца отмечается аспект лютика раздельного. Помимо основного вида, в аспекте принимают участие лапчатка тусклая, фиалка скальная.

С конца мая по первую и вторую декаду июня наблюдается аспект (3) бурачка извилистого. В небольшом количестве цветут вероника горечавковая, незабудка Попова, проломник крымский.

В третьей декаде июня — начале июля становятся заметными многочисленные соцветия злаков (4): костра береговая, овсяница скальная, тонконог гребенчатый. Отдельные фиолетово-голубые пятна образует корнеотпрысковое растение, растущее куртинами, — лен жилковатый.

В июле доминирует аспект (5) солнцесвета крупноцветкового и ястребинки. Во второй половине месяца в некоторые годы аспектирует (6) лабазник обыкновенный. В это время обильно цветет также зверобой льянковидный.

В первой половине августа бывает аспект (7) подмаренника настоящего, выраженный гораздо лучше, чем на I участке. Продолжается цветение солнцесвета крупноцветкового.

Участок III. Цветение открывается интенсивно желтым аспектом (1) крупки вытянуто-столбиковой, в ранние весны — с начала и до конца апреля. Одновременно цветут гусиные луки, местами шафран крымский, кое-где прострел крымский с пучками крупных лиловых цветков.

Со второй декады мая по начало июня господствует весьма яркий розово-белый аспект (2) проломника крымского. Мириады мелких изящных цветочков устилают поверхность щебинисто-мелкоземистого субстрата. В первую декаду июня заметную роль в аспекте играют фиолетово-синие цветы вероники крымской.

Очень характерен и ясно выражен в этих условиях желтый аспект (3) крестовника яйлинского и лапчатки узколистной, продолжающийся со второй декады июня по первую декаду июля. В меньшем обилии цветут бурачок извилистый, ясколка Биберштейна. На обращенных к югу щебинисто-каменистых участках в течение июня на яйле наблюдается заметный издали оранжевый аспект (4) дрока беловатого в совокупности с оранжево-желтым крестовником яйлинским и лимонно-желтой лапчаткой узколистной. Красновато-желтый оттенок добавляют головчатые соцветия язвенника Биберштейна, во множестве развивающиеся на пологих щебинисто-мелкоземистых склонах.

С конца первой и по начало третьей декады июля возникает самый яркий на яйле аспект (5) солнцесвета Стевена и в несколько меньшем числе — солнцесвета восточного. Обширные пространства эродированных участков, где почвенный слой почти полностью исчез, в середине июля становятся желтыми. В солнечные дни бесчисленные цветы как бы лучатся золотистым сиянием. Но стоит подуть холодному ветру, как они складываются, поникают и аспект временно угасает. Из других растений в эту пору цветет сине-фиолетовыми цветами колокольчик крымский. Всюду видны бледно-розовые соцветия ясенника дернистого. Заметное участие в аспекте принимает язвенник Биберштейна, теперь уже с красновато-бурыми головками. Появляются розовые коврики тимьяна Калле.

С третьей декады июля по первую декаду августа выражен аспект (6) тимьяна крымского. Интенсивная фиолетово-розовая окраска его контрастирует с бледно-розовыми веточками ясенника дернистого.

С начала и почти до конца августа наблюдается последний ярко выраженный аспект (7) бедренца камнелюбивого. Его розовато-белые зонтики особенно обильны на более теплых экспозициях щебинисто-каменистых участков, образуя сплошной фон. В дальнейшем красочность сообществ резко идет на убыль. Растительность приобретает бурый оттенок, характерный для осеннего состояния.

Участок IV. В отличие от III участка это местообитание получает больше тепла, что влечет за собой соответствующие изменения растительности: виды, требовательные к влаге, становятся редкими и в аспекте не участвуют, например, проломник крымский, крестовник яйлинский. В течение апреля наблюдается аспект (1) крупки вытянуто-столбиковой и фиалки скальной.

С середины мая по первую декаду июня аспектируют (2) желтушник шитовидный, бурачок извилистый и вероника крымская. Основным красочным фоном аспекта желтый, с которым в конце мая начинает контрастировать фиолетово-синий вероники крымской, образующей куртинки. По скалистым обнажениям в первую декаду июня доминирует оранжевый аспект (3) дрока беловатого.

Во второй и третьей декадах июня отмечается лимонно-желтый аспект (4) лапчатки узколистной. В это время обильно цветут клевер сходный, минuartин волосистая.

Первая и вторая декады июля характеризуются аспектом (5) солнцесвета Стевена и подмаренника мягкого. К основному светло-желтому цвету примешивается зеленовато-белый оттенок подмаренника. Средине июля и здесь является периодом наибольшего красочного разнообразия растительности: всюду бледно-розовые соцветия ясенника дернистого, группы ромашковидных корзинок пулавки яйлинской, розово-фиолетовые простертые коврики тимьяна Калле, заросли вяза пестрого с бело-розовыми головками и др.

В третьей декаде июля — начале августа образуется розово-фиолетовый аспект (6) тимьяна крымского.

С конца июля и до половины августа на отдельных местах аспектируют (7) бедренца камнелюбивый и володушка высокая.

Помимо описанных аспектов на постоянных участках, соответствующих определенным типам растительности, можно отметить несколько других аспектов, весьма характерных для района Никитской яйлы, но не встречающихся на наших пробных площадях:

1. Аспект василька склоненного — на щебинисто-каменистых крутых осыпях и

склонах южной экспозиции, достаточно влажных вследствие дополнительного накопления снега зимой. Доминирует лилово-розовый тон. Хорошо выражен в течение всего июня.

2. Аспект дрока прижатого — интенсивно желтый, наблюдается в третьей декаде июня — первой половине июля по щебинистым осыпям и задернованным склонам юго-восточной и северо-западной ориентаций.

3. Аспект эспарцета яйлинского — чрезвычайно яркий, малиново-розовый, возникающий на выпуклостях холмов на юго-восточных, южных и юго-западных склонах на щебинисто-мелкоземистых почвогрунтах. Продолжается в течение всего июля, но особенно заметен во вторую декаду. На Никитской яйле занимает большие площади. На смену эспарцетовому аспекту на этих участках обычно приходит белый аспект бедренца камнелюбивого.

4. Бело-желтый аспект нивяника обыкновенного, появляющийся в первую половину июля в мезофильных сенокосных ложбинах.

5. Аспект шафрана прекрасного, образуемый крупными лилово-синими одиночными цветами на мезофильных луговых участках, особенно сенокосных. Продолжается со второй декады сентября по первую декаду октября. Это самый поздний красочный аспект на яйле, выявляющий своеобразную черту растительности средиземноморского типа.

Изучение аспектированности сообществ крымской яйлы позволяет предполагать, что большинство установленных аспектов является постоянным, из года в год повторяющимся. Лишь некоторые аспекты подвержены резким разногодичным колебаниям. Их можно назвать периодическими, например аспект лабазника обыкновенного. Разногодичные изменения аспектов выражаются также в смещении сроков начала и конца, особенно ранневесенних аспектов, и в интенсивности цветения.

Сравнивая аспектированность горной луговой степи с равнинной луговой степью в зоне лесостепи под Курском (Алехин, 1936), можно обнаружить некоторые черты сходства и различия. Сходство заключается в большом количестве красочных аспектов, свойственных тому и другому варианту степей. Есть даже вполне однородные аспекты, — такие, как осоки низкой, крестовника яйлинского (близкого к равнинному к. Черняева), костра берегового, подмаренника настоящего.

Однако большинство других аспектов представлено разными видами. Существенное различие заключается в сроках наибольшей интенсивности цветения. Если в равнинной степи апогей цветения приходится на первый летний месяц (июнь), то в горной луговой степи Крыма он приурочен к июлю. Соответственно на месяц позднее смещается и самый последний аспект цветущих растений. Указанные отличия связаны как с климатическими особенностями сравниваемых территорий, так и с флористическими различиями. Основное средиземноморское ядро флоры крымской яйлы (Привалова, 1958) накладывает отпечаток и на явление аспектированности растительности.

Сопряженность ритмики цветения растительных сообществ с факторами экологического режима. Расчет корреляции показывает, что существует наиболее тесная связь изменения количества цветущих видов по декадам с ходом среднедекадных температур. Фактический материал сведен в табл. 17.

Таблица 17
Сопряженность количества цветущих видов (подекадные суммы) со среднедекадными температурами воздуха внутри травостоя нагорной луговой степи (среднее за 1965—1968 гг.)

Месяц, декада	I участок			II участок		
	колич. видов	температура воздуха, °C	$\bar{y}$	колич. видов	температура воздуха, °C	$\bar{y}$
Июнь, I	21	11,0	17	23	12,2	21
Июнь, II	26	11,2	18	28	11,6	18
Июнь, III	32	13,8	32	34	13,9	30
Июль, I	40	15,1	39	43	15,4	38
Июль, II	42	14,9	38	47	15,8	40
Июль, III	39	15,6	41	45	15,9	41
Август, I	34	15,2	39	37	16,3	43
Август, II	30	13,7	31	29	14,5	33
Август, III	25	13,7	31	24	14,6	34
Сентябрь, I	18	11,2	18	16	11,9	19
Сентябрь, II	12	10,0	12	11	11,5	17
Сентябрь, III	6	9,3	8	6	9,9	9

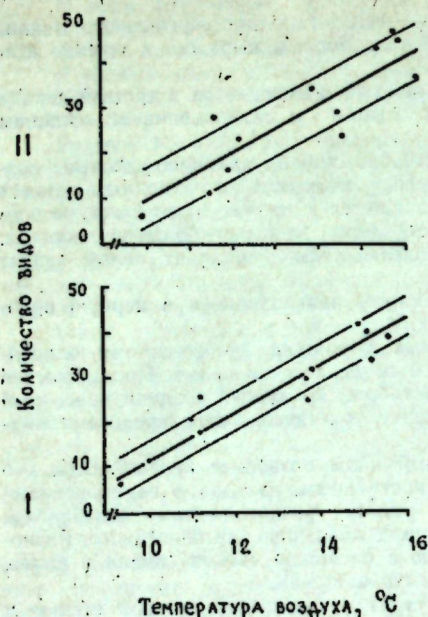


Рис. 22. Теоретические линии регрессии количества цветущих видов (подекадные суммы, среднее за 1965—1968 гг.) на среднедекадную температуру воздуха (среднее за 4 года) в нагорной луговой степи Никитской яйлы, на первом (I) и втором (II) участках; тонкие линии ограничивают доверительную зону регрессии в пределах $\pm\sigma$.

ком виде напоминает отрезок параболы. В пределах температур от 10 до 16° существует прямолинейная зависимость, криволинейность отчетлива в диапазоне низких температур, соответствующих началу и концу вегетационного периода.

Принимая прямолинейную связь в майско-августовский промежуток времени, мы рассчитали уравнение регрессии количества цветущих

Коэффициент корреляции для I участка $r=0,97$, для II — $r=0,88$. Эти коэффициенты являются достоверными, так как критические значения r при $df=11$ и уровнях значимости 95 и 99% соответственно равны 0,61 и 0,76. Столь сильная связь свидетельствует о наличии прямолинейной зависимости между величинами, что подтверждается и графическим изображением эмпирических данных (рис. 22). Следует, однако, заметить, что эту зависимость можно аппроксимировать функцией прямой линии только в пределах наблюдений от мая до конца вегетации. В ранневесенний период и в апреле связь между подекадным количеством цветущих растений и среднедекадными температурами воздуха резко отклоняется от прямолинейной. Это заключение базируется на данных анализа числа цветущих видов Никитской яйлы по всем декадам вегетации (среднее за 4 года) и среднедекадных температур по данным метеостанции «Ай-Петри» (табл. 18). Коэффициент корреляции для этих данных $r=0,83$. Эмпирическая регрессия числа цветущих видов на температуру в графичес-

Таблица 18

Подекадные суммы цветущих видов Никитской яйлы и среднедекадные температуры воздуха по данным метеостанции «Ай-Петри» (среднее за 1965—1968 гг.)

Показатели	Месяцы																			
	апрель			май			июнь			июль			август			сентябрь			октябрь	
	Декады																			
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2			
Число видов	3	16		39			72	133	186	150	111	67	11							
Температура	7			31	49		110	169	174	137	88	38		4						
	2,3	8,2		10,6			11,9	13,9	15,9	15,9	14,1	11,3	9,1							
	4			9,5	11,5		11,3	15,1	15,3	14,5	12,8	9,5		7,3						

видов на температуру воздуха для I и II участков (табл. 19). Как видно из таблицы, коэффициенты регрессии достоверны, а значит, имеет место и сама регрессия.

Таблица 19

Регрессия числа цветущих видов (y) на среднедекадную температуру воздуха (x) в нагорной луговой степи Никитской яйлы

Статистические данные	I участок	II участок
Уравнение регрессии (типа $y=a_0+a_1x$)	$\bar{y}=-42+5,35x$	$\bar{y}=-44+5,31x$
Погрешность регрессии ($\sigma_{\text{рег}}$)	шт./°C	шт./°C
Ошибка коэффициента регрессии a_1	$\pm 4,08$ шт./°C	$\pm 6,45$ шт./°C
Критерий Стьюдента (t) для коэффициента регрессии	0,57	0,9
Критическое t для $df=10$ и $P_{0,95}$	9,386	5,9
$P_{0,99}$	2,228	2,228
	3,169	3,169

Корреляция количества цветущих видов с осадками оказалась низкой и недостоверной. Напротив, можно было заранее предполагать, принимая во внимание ход кривых (рис. 1—9), что связь между числом цветущих видов и температурой почвы, хотя бы на глубине 20 см, будет сильной и значимой. При необходимости соответствующую регрессию нетрудно рассчитать, пользуясь исходными данными.

Таким образом, можно заключить, что в условиях Крымской яйлы температура воздуха (от которой зависит и температура почвы) имеет определяющее влияние на ритмику цветения растительности, позволяющее выразить эту зависимость математически. Зная температурный режим воздуха в условиях лугово-степной растительности в данном географическом пункте яйлы, путем расчета легко определить число цветущих видов для любой декады вегетационного периода.

Влияние заморозков и сильных ветров на растения яйлы. Резкие понижения температур, вплоть до заморозков, особенно характерны в июне. Обычно они сопровождаются сильными ветрами, дождями с градом, густыми холодными туманами. Особенно часты в июне отрицательные минимальные температуры, отмеченные почти во все декады за 4 года наблюдений. Естественно предположить, что июньские экстремальные явления должны наиболее заметно отражаться на растениях, так как они находятся в эту пору в стадии усиленного роста и многие вступают в генеративную фазу.

Однако эпизодически падения температур до отрицательных значений наблюдаются и в июле, а в последней декаде августа и в сентябре они опять становятся систематическими. Неожиданные глубокие похолодания в это время также наносят заметный ущерб растениям.

Представляется возможным на конкретном материале показать характер воздействия пониженных температур на растения и тем самым дополнительными фактами пополнить сведения о специфике экологического режима крымской яйлы, обуславливающего развитие растительности.

Сильное и разностороннее действие оказало резкое похолодание с 11 по 15 июня 1966 г. при необычайно сильном штормовом ветре. Наиболее заметной реакцией была массовая «сухостебельность», появившаяся у овсяницы скальной и костра берегового, при которой нормально развивавшиеся генеративные побеги в стадии колошения оказались поврежденными и вскоре стали сохнуть и желтеть. «Сухостебельность» злаков на яйле — очень распространенное явление как результат действия неблагоприятных условий. Так, холода, ветер и туман 1—2 июля 1968 г. погубили готовые к цветению многочисленные генеративные побеги костра берегового, овсяницы скальной, мятлика узколистного, которые вскоре пожелтели и засохли.

Особенно заметные повреждения получили растения, находившиеся в цвету. Побурели и отмерли не только распустившиеся цветы, но и зрелые цветочные бутоны у василька буроотроченного, ясколки Биберштейна, герани кроваво-красной, незабудки Попова, вероники дубравной, в. горечавковой и др.

Наряду с этим сильный ураган нанес механические повреждения — поломку стеблей у таких растений, как лисохвост влагаллишский, ястребинка прежесткая, нивяник обыкновенный, подорожник средний, лютик иллирийский, козелец курчавый, крестовник яйлинский, триinia Станкова, башенница гладкая.

Следует отметить веронику горечавковую, генеративные побеги которой обладают исключительной прочностью. При массовом их развитии (период аспекта) совсем не было замечено сломанных стеблей.

Можно с уверенностью утверждать, что отсутствие на открытых площадках яйлы высокостебельных растений целиком обусловлено действием своеобразного отбора на ветровую нагрузку и устойчивость. В самом деле, единичные высокостебельные травянистые растения яйлы в своем распространении локализованы исключительно в местах, защищенных от ветра, — в различных депрессиях, в расщелинах скал, под их защитой и пр. Таковы живокость Палласа, мордовник обыкновенный, бутень пятнистый, хатма гиригенская, башенница гладкая, коровяк восточный, к. пирамидальный, к. блестящий.

В результате похолодания и заморозков в конце мая — первых числах июня 1967 г. были повреждены цветы у бурачка извилистого, осоки Микели, о. шерстистой, молочая пашенного, льна Маршаллова, эспарцета яйлинского, истода большого, лапчатки прижатой, фиалки скальной; побурели цветы и отчасти соцветия у манжетки крымской, лапчатки тусклой, крестовника яйлинского; побурели и отмерли верхушки листьев и отдельные молодые вегетативные побеги лисохвоста влагаллишского, л. лугового, коротконожки перистой, костра берегового, ежи сборной, а также молодые вегетативные побеги дрока беловатого.

Похолодание 4—5 июня 1968 г. вызвало повреждение соцветий норичника Скополи, чистеца германского, вероники горечавковой. Понижение температуры с дождями, градом и ветром 30 июня—2 июля 1968 г. губительно отразилось на соцветиях лабазника обыкновенного, кокушника комарникового, чины клубненосной, эспарцета яйлинского, горца змеиного, кровохлебки лекарственной, железницы крымской, василистника малого и др.

В позднелетне-осеннее время ранние сильные заморозки неоднократно вызвали преждевременное окончание цветения вследствие гибели цветов и бутонов у ясколки Биберштейна, вьюнка полевого, солнцесвета крупноцветкового, зверобоя лянниковидного, кульбабы шетинистой, клевера лугового и др.

Таким образом, крымская яйла является территорией, где экстремальные климатические условия — периодические понижения температуры в вегетационном периоде, ветры и дожди с градом — оказывают прямое физическое воздействие на растения, определяя гибель частей вегетативных и генеративных побегов, поломку высоких стеблей, общее ослабление их жизненного состояния.

О формах роста растений яйлы. На пологих к северо-западу склонах, весьма характерных для Никитской яйлы и других яйл, открытых действию сильных ветров, отличительной чертой многих растений-петрофитов является приземистый рост надземных органов. Многочисленные полукустарнички настолько плотно прижимаются к поверхности субстрата, что повторяют все его неровности, возвышаясь зимующими частями, а нередко и в фазе цветения, всего на 1—5 см. Простратной формой роста побегов характеризуются проломник крымский, приноготовник головчатый, дубровник яйлинский, тимьян Калле, т. крымский. Вегетативные побеги солнцесвета восточного, с. Стевена, вероники крымской являются стелющимися, и только генеративные в период цветения поднимаются на 5—10 см.

Шпалерную форму роста имеют некоторые кустарнички яйлы: кизильник цельнокрайний, можжевельник полушаровидный, м. казачий. Их побеги возвышаются не более чем на 10—25 см. Эта форма роста кизильника цельнокрайнего здесь является факультативной.

Для рассматриваемых местообитаний яйлы весьма характерны шпалерные вегетативнонеподвижные кустарнички: ракитник многоволосковый, дрок беловатый (Голубев, 1968а) с крайне незначительной высотой вегетативных побегов.

Пронизрастающие здесь розеточные травы (жабрица Лемана, тонконог лопастный, лапчатка узколистная, козелец курчавый и др.) и полукустарнички (крупка вытянутостолбиковая) в вегетативном состоянии имеют приземное размещение листьев, особенно в зимний период.

К числу интересных особенностей морфогенеза относится увеличение длительности жизни и карпичности у некоторых однолетних монокарпиков: ясколки костенецевидной, люцерны хмелевидной, очитка испанского, о. бледного. В условиях яйлы у них длительность жизни возрастает до двух-трех лет с одновременным проявлением ди- или трикарпичности.

Многообразны приспособительные черты листьев яйлинских растений. Весьма характерен тип железницы крымской с густым беловойлочным опушением листьев и стеблей: кошачья лапка двудомная, василек наклоненный, в. буроотороченный, ясколка Биберштейна, вьюнок крымский, цмин сильнопахнущий, лапчатка серебристая, крестовник яйлинский, чистец германский, дубровник яйлы и др. Переходное положение занимает тип прострелка крымского с густым опушением длинными волосками, не образующими, однако, войлока: проломник крымский, пупавка яйлинская, лапчатка узколистная и др. Опушение короткими волосками характерно для бурачка извилистого, астры ложнотальянской, колокольчика крымского, дрока беловатого, подорожника среднего, тимьяна косматого и др. Хорошо выделяются растения типа козельца курчавого с сизыми обычно гладкими листьями, с кутикулярным покрытием: зверобой лянниковидный, лен Маршаллов, лен жилковатый, бедренец камнелюбивый, жабрица Лемана и др.

Сравнительный эколого-биологический анализ нагорной и предгорной луговой степи Крыма. Для выявления экологического своеобразия растительности представляет интерес сравнение эколого-биологического состава нагорной луговой степи с ее аналогом в предгорной лесостепи Крыма. Специальными исследованиями установлено, что с изменением условий у одних и тех же видов закономерно преобразуется вся система приспособлений, обнаруживая известную экологическую пластичность как в подземной, так и в надземной сфере (Серебряков, 1964; Голубев, 1962, и др.). Растения с более консервативной приспособительной структурой имеют ограниченные возможности к распространению в разных экологических условиях. В качестве объекта для сравнения взята разнотравно-прямокустово-типчакковая ассоциация (*Herbae + Bromus riparius — Festuca rupicola*), развитая на участке III и в окрестностях Симферополя, изучавшаяся нами с 1972 по 1975 г. Материалы этих исследований опубликованы лишь частично (Голубев, Кобчинская, 1975, 1976). Результаты сравнения сведены в табл. 20.

В составе основных биоморф нагорной и предгорной луговых степей преобладающее место занимают поликарпические травы. Почти равное количество полукустарничков. Резко возрастает в предгорной степи число двулетних и однолетних монокарпиков. По структуре корневых систем в нагорной луговой степи доминируют кистекорневые, а в предгорной — стержнекорневые. По структуре подземных побегов и другим приспособлениям к вегетативному возобновлению и размножению в яйлинской степи можно отметить повышенное количество среднекорневищных, длиннокорневищных, надземностолонных, почти равное количество короткокорневищных, плотнокустовых, ползучих; снижение числа корнеотпрысковых растений.

Сходны соотношения по структуре надземных побегов, но в конкретном значении на яйле меньше безрозеточных и несколько больше розеточных видов. Преобладающими являются полурозеточные. По способу нарастания побегов обращает на себя внимание на яйле значительный процент моноподальных растений по сравнению с предгорной степью. В условиях яйлы более многочисленными становятся растения

Таблица 20

Сравнительный биоморфологический состав компонентов нагорной луговой степи (Никитская яйла Крыма) и предгорной луговой степи и лесостепи в окрестностях Симферополя

Биоморфологические признаки	Никитская яйла	Окрестности Симферополя
1	2	3
Общий габитус		
Кустарники	—	2/1,0
Полукустарники	—	2/1,0
Полукустарнички	5/8,6	18/6,6
Поликарпические травы	52/88,0	104/49,5
Травянистые лианы	—	1/0,5
Травянистые паразиты	—	1/0,5
Монокарпические двулетники	1/1,7	31/14,7
Однолетники	1/1,7	50/23,8
Структура корневой системы		
Стержнекорневые	19/32,0	149/69,8
Кистекорневые	40/68,0	64/29,9
Структура подземных побегов и другие приспособления к вегетативному возобновлению и размножению		
Короткокорневишные	22/38,0	66/30,8
Среднекорневишные	10/17,5	8/3,7
Длиннокорневишные	8/14,0	17/7,9
Рыхлокустовые	7/12	8/3,7
Плотнокустовые	2/3,5	8/3,7
Ползучие	2/3,5	6/2,8
Надземностолонные	3/5,3	6/2,8
Подземностолонные	—	1/0,5
Корнеотпрысковые	1/1,7	13/6,1
Луковичные	3/5,3	9/4,3
Структура надземных побегов		
Безрозеточные	16/27,0	89/41,6
Полурозеточные	35/59,0	103/48,1
Розеточные	8/14,0	22/10,3
Способ возобновления побегов		
Моноподальный	12/21,0	12/5,6
Симподальный	45/79,0	125/58,4
Количество генераций листьев и побегов		
С одной генерацией	13/24,9	86/40,2
С основной одной и осенней генерацией побегов возобновления	4/7,7	29/13,5
С одной генерацией побегов, характеризующихся растянутым ростом	18/34,6	7/3,3
С двумя генерациями	17/32,8	72/33,7
С двумя генерациями (вторая — в виде побегов обогащения)	—	20/9,3
Длительность вегетации		
Длительновегетирующие	51/86,4	130/60,7
Среднепродолжительной вегетации	3/5,1	34/15,9
Коротковегетирующие	5/8,5	50/23,4
собственно коротковегетирующие	—	25/11,7
эфемеронды	2/3,4	13/6,1
геоэфемеронды	2/3,4	1/0,5

1	2	3
эфемеры	—	11/5,1
эфемеры летне-осенней вегетации	1/1,7	—
Способ перезимовки		
Вечнозеленые	38/64,5	75/35,7
Зимнезеленые	2/3,3	75/35,7
Летнезеленые	19/32,2	60/28,6
Состояние зимнего покоя		
1 группа — с вынужденным покоем	46/79,4	85/90,6
2 группа — с коротким покоем в 1—2 месяца	8/13,8	13/6,4
3 группа — покой прерывается в декабре — феврале	2/3,4	5/2,5
4 группа — с длительным покоем	2/3,4	1/0,5
Степень сформированности побега будущего года в почках возобновления		
I группа — с заранее заложёнными соцветиями и цветками	24/41,0	39/17,8
II группа — сформирована полностью или частично лишь вегетативная сфера побега	34/59,0	175/82,2
Ритм цветения		
Ранневесенние	3/5,1	13/6,1
Поздневесенние	—	30/14,0
Весенние	2/3,4	3/1,4
Ранневесенне-раннелетние	2/3,4	10/4,7
Ранневесенне-среднелетние	1/1,7	—
Поздневесенне-раннелетние	5/8,4	40/18,7
Поздневесенне-среднелетние	4/6,8	22/10,3
Поздневесенне-позднелетние	1/1,7	5/2,3
Раннелетние	—	9/4,2
Среднелетние	3/5,1	4/1,9
Позднелетние	2/3,4	—
Ранне-среднелетние	9/15,2	34/15,9
Средне-позднелетние	—	7/3,3
Летние	10/17	21/9,8
Раннелетне-раннеосенние	4/6,8	5/2,4
Раннелетне-позднеосенние	1/1,7	—
Среднелетне-раннеосенние	9/15,2	6/2,8
Среднелетне-позднеосенние	1/1,7	—
Позднелетне-раннеосенние	1/1,7	4/1,8
Позднелетне-позднеосенние	1/1,7	—
Длительность цветения		
Короткоцветущие	15/25,4	91/42,6
Среднецветущие	19/32,4	93/43,5
Длительноцветущие	25/42,3	29/13,5

с растянутым ростом побегов и менее многочисленными — виды с одной генерацией побегов и листьев. Пропорционально возрастает значение длительновегетирующих растений и уменьшается число коротковегетирующих, существенно уменьшается количество растений среднепродолжительной вегетации. Особенно выделяется в предгорье группа эфемеров. По способу перезимовки преобладающую роль на яйле играют вечнозеленые, но число зимнезеленых в узком смысле уменьшается. Соотношение всех трех групп в предгорье более или менее одинаковое.

На яйле сохраняется сходное соотношение типов по состоянию зимнего покоя лишь при некотором увеличении числа видов с коротким покоем. Очень заметно на яйле возрастает роль растений, в почках возобновления которых с осени сформированы полностью соцветия и зачаточные цветки (I группа). Весьма характерные особенности приобретает на яйле ритмика цветения растительности. Если в предгорной луговой степи основное ядро составляют виды весенне-раннелетнего цветения, то на яйле ранне-среднелетнего, летнего и среднелетне-ранне-осеннего цветения. Меньше в нагорной степи число поздневесенне-раннелетних, нет совсем раннелетних, но зато увеличивается число летних, позднелетних, среднелетне-раннеосенних видов. Одинаково количество ранне-среднелетних.

Четко выражены различия по длительности цветения компонентов: в предгорной луговой степи господствующими являются среднецветущие растения, а в нагорной — длительноцветущие. Короткоцветущие виды на яйле занимают последнее место, в предгорной степи они лишь немного уступают по количеству среднецветущим.

В ритмике цветения нагорной луговой степи в сопоставлении с предгорной наблюдаются тоже существенные отличия. Для яйлинской степи характерна приуроченность максимума зацветающих видов к первой, цветущих — ко второй декаде июля, отцветающих — к первой-второй декадам августа, тогда как в предгорной степи максимум зацветающих видов приходится на третью декаду мая, цветущих — на первую и отцветающих — на вторую декаду июня.

Таким образом, периоды максимумов кривых цветения нагорной луговой степи сдвигаются на 4—5 декад в сторону более поздних сроков по сравнению с предгорной.

Весьма показательны различия в датах цветения одних и тех же видов нагорной и предгорной луговых степей (табл. 21). Сроки цветения видов на яйле сильно запаздывают по сравнению с предгорьями — до одного месяца и более. Лишь у поздневесенне-раннелетнего растения вероники крымской отмечено полное тождество в ритмике цветения. В нагорной степи значительно увеличивается продолжительность цветения. Не случайно поэтому в ней получают доминирование длительноцветущие виды.

Можно заключить, что отличия биоморфологического состава растений нагорной луговой степи Крыма экологически ясно обусловлены и в этом смысле являются закономерными. Они связаны с более жестким термическим режимом в летний период на яйле, менее суровой зимой с большим количеством выпадающих осадков. Биолого-климатический оптимум на яйле приходится на середину вегетационного периода (июль — начало августа), тогда как в луговой степи предгорной лесостепи Крыма он совмещается с поздневесенне-раннелетним периодом.

ВЫВОДЫ

1. Во флоре и растительности Никитской яйлы в собственном смысле, исключая переходную полосу склонов, зарегистрировано около 300 видов, которые в эколого-фитоценоотическом отношении распадаются на ряд групп: лугово-степные с подразделением на более засухоустойчивые — южных склонов и влаголюбивые — северных и западных склонов, петрофитно-степные (облигатные термофильные и мезофильные, факультативные ксеро- и мезофильные), луговые и эвритопные виды.

Таблица 21

Ритмы цветения (среднегодовые данные) некоторых общих видов нагорной луговой степи на Никитской яйле и луговой степи предгорной лесостепи в окрестностях Симферополя

Вид	Нагорная луговая степь (II участок)		Предгорная луговая степь (III участок)	
	начало цветения	конец цветения	начало цветения	конец цветения
<i>Achillea setacea</i>	6. VII	15. IX	5. VI	31. VII
<i>Acinos eglandulosus</i>	25. VI	4. IX	19. V	17. VII
<i>Ajuga orientalis</i>	2. V	3. VI	2. IV	7. V
<i>Allium rotundum</i>	24. VI	5. VIII	16. VI	8. VII
<i>Betonica fusca</i>	18. VII	20. VIII	18. VI	8. VIII
<i>Campanula bononiensis</i>	19. VII	1. IX	3. VII	20. X
<i>Dactylis glomerata</i>	14. VII	1. VIII	28. V	29. VI
<i>Festuca sulcata</i>	27. VI	17. VII	27. V	6. VI
<i>Filipendula vulgaris</i>	30. VI	5. VIII	25. V	22. VI
<i>Fragaria viridis</i>	30. V	4. VII	5. V	26. V
<i>Galium verum</i>	10. VII	9. IX	20. VI	28. VII
<i>Helianthemum grandiflorum</i>	21. VI	19. IX	7. V	5. VII
<i>Koeleria cristata</i>	30. VI	19. VII	30. V	9. VI
<i>Lotus corniculatus</i>	12. VI	3. IX	25. V	25. VIII
<i>Phleum phleoides</i>	18. VII	1. VIII	2. VI	19. VI
<i>Plantago media</i>	13. VI	26. VIII	16. V	12. VII
<i>Poa angustifolia</i>	26. VI	14. VII	14. V	31. V
<i>Taraxacum officinale</i>	6. V	10. VI	4. IV	8. V
<i>Thesium ramosum</i>	4. V	28. V	13. IV	7. VI
<i>Thlaspi praecox</i>	23. IV	21. V	28. III	9. V
<i>Thymus callieri</i>	22. VI	21. VIII	4. VI	22. VII
<i>Trifolium pratense</i>	10. VII	9. IX	31. V	20. VI
<i>Veronica chamaedrys</i>	28. V	1. VIII	20. V	4. VI
<i>V. taurica</i>	17. V	26. VI	17. V	26. VI
<i>Bromus riparius</i>	26. VI	14. VII	23. V	4. VI

Некоторые растения в условиях яйлы обнаруживают специфические эколого-фитоценоотические особенности, не свойственные им в равнинных условиях.

2. Изученные типы растительности — петрофитная и луговая степи, луговая растительность отличается по целому ряду эколого-биологических признаков своих компонентов. В лугово-степном типе и на лугах доминирующее положение занимают поликарпические травы, в составе петрофитной степи важную роль играют полукустарнички, отчасти — монокарпические; по структуре корневых систем в первых двух типах господствуют кистекорневые, в петрофитной степи — стержнекорневые; по структуре подземных побеговых органов в луговой степи и на лугах на первом месте стоят короткокорневищные и рыхлокустовые злаки, осоки, двудольные; однако на лугах длиннокорневищных больше (23,5%), чем в луговой степи (14%).

В петрофитной степи первое место занимают рыхлокустовые двудольные, а затем идут короткокорневищные, длиннокорневищные и др.; на лугах и степях преобладают полурозеточные, а в петрофитной степи — безрозеточные растения.

Всем трем типам свойственно высокое число симподиальных растений, но следует подчеркнуть и роль моноподиальных, которых больше всего в луговой степи (21%), в петрофитной степи их 18,5%, на лугах — 15%; по цикличности развития побегов ведущее место всюду занимают ди- и полициклические типы, по характеру роста надземных побегов во

всех типах преобладают растения с одной генерацией надземных органов и растянутым ростом вегетативных побегов; по длительности вегетации ведущими являются длительновегетирующие растения во всех типах растительности.

Несмотря на господство растений, в почках возобновления которых с осени сформирована (полностью или частично) лишь вегетативная сфера побега будущего года, важную роль на яйле играют виды с заранее сформированными цветками и зачаточными соцветиями, в луговой степи их насчитывается 41, в петрофитной степи — 33, в луговой растительности — 29%.

Наиболее обильными в растительных сообществах яйлы являются виды с вынужденным периодом покоя и вечнозеленые растения, а также летнецветущие (среднелетние, ранне-среднелетние, средне-позднелетние) и длительноцветущие (свыше шести декад) виды. В биоморфологическом составе сообществ запечатлелись экологические особенности яйлы, относительно суровые условия существования в летний период: невысокие среднедекадные температуры воздуха и почвы, большое количество осадков в летние месяцы, особенно в июне и июле, возможность отрицательных температур в любой момент вегетационного периода.

3. Установлена достоверная коррелятивная связь между некоторыми эколого-биологическими признаками растений: степенью сформированности побега будущего года в почках возобновления и временем зацветания ($r=0,61$), цикличностью развития и структурой побегов ($r=0,50$), состоянием зимнего покоя и способом перезимовки ($r=0,31$), структурой корневой системы и надземных побегов ($r=0,18$). Выяснение внутренних соотношений между различными эколого-биологическими признаками весьма важно для интегрального понимания жизненных форм растений.

4. Особенности линейного роста вегетативных побегов растений с злаковидными листьями (собственно злаки, осоки и др.) являются эколого-фитоценоотическими показателями большой значимости. В условиях яйлы максимальный запас длины живых частей листьев побега исследованных видов формируется во вторую декаду июля, наибольший прирост — в третью декаду июня — первую декаду июля, интенсивное отмирание происходит в конце вегетации, но возможно и в летние сроки — в периоды засухи. В приросте листьев отмечается два подъема — раннелетний и позднелетний, между которыми выделяется депрессия нарастания, приуроченная к третьей декаде июля — первой декаде августа. Разногодичные колебания погоды и эколого-топографические условия вносят известные смещения в количественные и временные показатели роста. Однако они не могут являться помехой для выявления эколого-географических и фитоценоотических закономерностей роста вегетативных побегов растений, особенно при многолетних наблюдениях.

5. Изучение биологии цветения особей в популяциях, отдельных побегов и цветков позволило выделить типы стабилизированного, растянутого и запоздалого цветения, установить перерывы цветения отдельных цветков и растений, а также разногодичные флуктуации цветения (Голубев, 1970б). Цветение растений чутко реагирует на внешние условия. Для цветения некоторых растений (пырея ползучего, полевицы гигантской, костра безостого) условия яйлы крайне неблагоприятны и служат ограничивающими факторами их размножения и распространения.

В связи с сохранением отдельных снежников под защитой скали-

стых барьеров до конца июня раннецветущие растения на Никитской яйле можно встретить в июне и даже в первой половине июля.

6. Ритмы цветения всех видов определяют ритмику цветения сообщества, которую можно характеризовать кривыми цветения, т. е. графическим изображением изменения количества зацветающих, цветущих и отцветающих видов по декадам вегетационного периода. В большинстве фитоценозов яйлы максимум цветущих видов приходится на вторую декаду июля, зацветающих — на первую декаду июля, а кривая отцветания бывает многовершинной, с наибольшими подъемами в конце вегетации или в июле и августе. Влияние экспозиции сказывается в смещении указанных сроков максимумов, как правило, на одну декаду в сторону более ранних или более поздних сроков. Подобное действие оказывают и разногодичные колебания погоды.

Таким образом, в растительных сообществах яйлы наибольшая напряженность ритмики цветения приходится на середину летнего периода — июль. Наблюдается значительная выравненность ритмики цветения разных сообществ, что свидетельствует о нивелирующем воздействии общеклиматических условий в пределах ограниченного по территории района.

7. Показателем генеративного развития сообществ в течение вегетации является последовательная смена аспектов, вызываемых массовым цветением обильных видов сообщества. Одновременно аспекты отражают структурные фазы сезонного развития надземной сферы ценоза. В условиях луговой степи зарегистрировано до 11—12 аспектов. В более засушливых вариантах степи число их сокращается до семи. Столько же аспектов отмечено в петрофитной степи. Описаны аспекты в особых эколого-фитоценоотических условиях.

8. Между количеством цветущих видов нагорной луговой степи и температурой воздуха существует тесная связь (для I участка $r=0,97$, для II — $r=0,88$). Рассчитаны уравнения регрессии подекадного числа цветущих видов на среднедекадную температуру воздуха. Можно заключить, что в условиях яйлы температура воздуха имеет определяющее влияние на ритмику цветения растительности.

9. У доминант и субдоминант нагорной луговой степи отмечается (Голубев, 1970а) устойчиво низкий по годам процент плодоцветения: овсяницы скальной — от $0,62 \pm 0,33$ до $29 \pm 2,0$, костра берегового — от $7,0 \pm 1,1$ до $32,0 \pm 2,2$, лисохвоста влагалищного — от $35,0 \pm 1,5$ до $49 \pm 2,2$, лабазника обыкновенного — от $27,0 \pm 1,4$ до $86,0 \pm 1,2$. Это обстоятельство указывает на существование постоянно действующих факторов, затрудняющих генеративное развитие растений на яйле. Выявлены индивидуальные особенности элементов семенной продуктивности и урожайности этих видов, связь их с экологическими условиями, вес семян и зерновок, характер прорастания при постоянной и переменной температуре в термостате.

10. В течение летних месяцев вегетационного периода на яйле периодически повторяются разнообразные неблагоприятные явления — отрицательные температуры, сильные ветры, ливневые дожди с градом, иногда с густыми туманами и прочим, которые оказывают физическое воздействие на растения, вызывая гибель частей вегетативных и генеративных побегов, поломку высоких стеблей, общее ослабление жизненного состояния.

11. Реакцией растений на неблагоприятные условия яйлы является выработка разнообразных приспособлений, обеспечивающих выживание. Весьма характерна для большинства видов низкорослость, приземистость. У кустарничков и полукустарничков формируется прострат-

ная форма надземных органов. Пряморослый на склонах Крымских гор кустарник кизильник цельнокрайний в условиях яйлы становится стелющимся кустарником. Развитие розеточной формы роста побегов у подавляющего числа трав имеет сходное приспособительное значение. Ряд однолетних монокарпиков на яйле переходит к двух- многолетнему существованию, к ди- или трикарпичности.

12. По биоморфологическим особенностям компонентов нагорная луговая степь во многом сходна с луговой степью в предгорной лесостепи (окрестности Симферополя). Вместе с тем по ряду признаков она отличается от предгорной. В составе нагорной луговой степи больше поликарпических видов и меньше двухлетних и однолетних монокарпиков, больше розеточных и моноподнальных растений. Моноподнальный рост травяно-кустарничковых видов часто связан с альпийскими условиями (Голубев, 1960, 1965). Поэтому увеличение их числа на яйле является важным биологическим показателем климатического режима. Увеличивается в нагорной степи количество растений с длительным, в течение большей части вегетации, периодом роста побегов, повышается число длительно вегетирующих, вечнозеленых растений с заранее сформированными в почках возобновления зачаточными цветками и соцветиями. Временем максимальной напряженности ритмики цветения является июль, в отличие от конца мая — первой половины июня в предгорной луговой степи. Сроки цветения одних и тех же видов на яйле запаздывают в среднем на месяц.

13. Своеобразие биоморфологического состава видов нагорной луговой степи Крыма отражает особенности экологического режима яйлы и путей приспособления растений. Оно связано с более суровым термическим режимом в вегетационный период, с угнетающим действием ветра и других метеорологических факторов. Вместе с тем жизнедеятельность растений протекает при достаточном количестве влаги на протяжении большей части вегетации. Недостаток почвенной влаги иногда компенсируется высокой влажностью воздуха. Снежные и относительно мягкие зимы благоприятствуют сохранению зеленой зимующей поверхности растений. Сравнение эколого-биологического состава нагорной и равнинной луговых степей наглядно иллюстрирует характер и причины эволюционного процесса в природе.

ЛИТЕРАТУРА

- Аггеев В. Н. Флора Крыма. Ч. 1.—Труды СПб. о-ва естествоиспытателей, 1890, т. 21.
Александрова В. Д. К вопросу о выделении фитоценозов в растительном континууме.—«Ботан. журн.», 1965, т. 50, № 9.
Александрова В. Д. Классификация растительности. Л., «Наука», 1969.
Алехин В. В. Проблема фитоценоза и некоторые новые фактические данные.—Учен. зап. Моск. ун-та, 1935, вып. 4.
Алехин В. В. Растительность СССР в основных зонах.—В кн.: Вальтер Г., Алехин В. В. Основы ботанической географии. М.—Л., Биомедгиз, 1936.
Алехин В. В. Растительность СССР в основных зонах. М., «Сов. наука», 1951.
Алехин В. В. и др. Методика краеведного изучения растительности. М., «Советская Азия», 1933.
Балковский Б. Е. Цифровой полиномический ключ. Киев, «Наукова думка», 1964.
Барabanов Е. И. Ритм годичного развития растений пояса шибляка и низкотравных полусаванн хребта Аруктау.—Бюл. МОИП, отд. биол., 1967, т. 72, вып. 3.
Барabanов Е. И. Ритм сезонного развития растений субальпийских крупнотравных полусаванн южного склона Гиссарского хребта.—Науч. докл. высш. школы. Биол. науки, 1968, № 2.
Борисова И. В. Ритмы сезонного развития степных растений и зональных типов степной растительности Центрального Казахстана. — Труды Ботан. ин-та АН СССР, 1965, сер. 3, вып. 17.

- Борисова И. В. Сезонная динамика растительного сообщества.—В кн.: Полевая геоботаника, т. 4, Л., «Наука», 1972.
Василевич В. И. О количественной мере сходства между фитоценозами.—«Проблемы ботаники», 1962, вып. 6.
Василевич В. И. Опыт морфологического анализа лугового континуума.—«Ботан. журн.», 1963, т. 48, № 11.
Василевич В. И. Учение о непрерывности растительного покрова. — Труды МОИП, 1966, т. 27.
Василевич В. И. Естественная классификация в фитоценологии.—Учен. зап. Тартуск. ун-та, 1968, вып. 211, № 8.
Василевич В. И. Статистические методы в геоботанике. Л., «Наука», 1969.
Вульф Е. В. Демерджи и Караби-яйла в Крыму и задачи мелиорации яйлы.—В кн.: По Крыму. Вып. 2, Симферополь, 1914.
Вульф Е. В. Растительность восточных яйл Крыма, их мелиорация и хозяйственное использование, М., «Новая деревня», 1925.
Вульф Е. В. Флора Крыма. Т. 1, вып. 1, Л., 1927.
Вульф Е. В. Крымская яйла и ее растительность.—Труды Никитск. ботан. сада, 1948, т. 25, вып. 1—2.
Голубев В. Н. О некоторых особенностях морфогенеза жизненных форм травянистых растений лесолуговой зоны в связи с их эволюцией.—«Ботан. журн.», 1959, т. 44, № 12.
Голубев В. Н. О высотном распределении моноподнальных растений в Западном Тянь-Шане.—Бюл. Главн. ботан. сада, 1960, вып. 39.
Голубев В. Н. Основы биоморфологии травянистых растений центральной лесостепи. Ч. 1. Биоморфология подземных органов.—Труды Центр.-Черноземн. госзаповедника, 1962, вып. 7.
Голубев В. Н. Эколого-биологические особенности травянистых растений в растительных сообществах лесостепи. М., «Наука», 1965.
Голубев В. Н. О морфогенезе шпалерных вегетативнонеподвижных кустарничков крымской яйлы.—«Биол. науки», 1968а, № 9.
Голубев В. Н. О росте вегетативных побегов типчака и костра берегового в условиях крымской яйлы.—Бюл. Никитск. ботан. сада, 1968б, вып. 1 (7).
Голубев В. Н. Об изучении жизненных форм растений для целей фитоценологии.—«Ботан. журн.», 1968в, т. 53, № 8.
Голубев В. Н. О морфогенезе симподиальных полукустарничков крымской яйлы.—«Укр. ботан. журн.», 1969а, т. 26, № 2.
Голубев В. Н. К методике составления кривых цветения растительных сообществ.—Бюл. МОИП, отд. биол., 1969б, т. 74, вып. 2.
Голубев В. Н. К эколого-фитоценологическому изучению роста вегетативных побегов злаков и низкой осоки в условиях крымской яйлы.—«Биол. науки», 1969а, № 10.
Голубев В. Н. Динамика семенной продуктивности некоторых видов нагорной луговой степи крымской яйлы.—Бюл. МОИП, отд. биол., 1970а, т. 75, вып. 2.
Голубев В. Н. К биологии цветения растений крымской яйлы.—Бюл. Никитск. ботан. сада, 1970, вып. 3 (14).
Голубев В. Н. Сравнительная биоморфологическая характеристика луговой степи в разных географических условиях. — Бюл. Никитск. ботан. сада, 1971, вып. 1 (15).
Голубев В. Н. Принцип построения и содержание линейной системы жизненных форм покрытосемянных растений.—Бюл. МОИП, отд. биол., 1972, т. 77, вып. 6.
Голубев В. Н., Кобечинская В. Г. О зимнем покое и перезимовке растений степных и лесных фитоценозов предгорной лесостепи Крыма.—«Ботан. журн.», 1975, т. 60, № 8.
Голубев В. Н., Кобечинская В. Г. Биоморфологические вивчення рослин степових та лісових угруповань кримських передгір'їв.—«Укр. ботан. журн.», 1976, т. 33, № 3.
Голубев В. Н., Махаева Л. В., Кожевникова С. К. Опыт калориметрического изучения динамики продуктивности надземной части растительности крымской яйлы. — «Ботан. журн.», 1967, т. 52, № 9.
Голубев В. Н., Махаева Л. В. Динамика продуктивности нагорной луговой степи крымской яйлы.—«Журн. общей биологии», 1970, т. 31, № 4.
Грейг-Смит П. Количественная экология растений. М., «Мир», 1967.
Дохман Г. И. О теоретических и практических основах классификации растительности.—В кн.: Тезисы докл. 2 съезда Всесоюз. ботан. о-ва. Вып. 4. Секц. флоры и растит., № 2. Л., 1958а.
Дохман Г. И. К итогам обсуждения вопросов классификации растительности на 2 делегатском съезде Всесоюзного ботанического общества в мае 1957 г.—«Ботан. журн.», 1958б, т. 43, № 8.

Дохман Г. И. К аналитическому изучению структуры фитоценозов северной (луговой) степи.— Труды Центр.-Черноземн. госзаповедника, 1960, вып. 6.

Дохман Г. И. Лесостепь европейской части СССР. Материалы к позн. фауны и флоры СССР.— Труды МОИП, отд. бот., 1968, вып. 14 (22).

Дублянский В. Н. Об определении атмосферных осадков в горном Крыму.— «Метеорология и гидрология», 1964, № 3.

Иванова В. П. Ритм годичного развития растений одного из сообществ песчаной пустыни Сары-Таукумы.— Бюл. МОИП, отд. биол., 1974, т. 79, вып. 1.

Исаченко Т. И., Рачковская Е. И. Основные зональные типы степей Северного Казахстана.— Труды Ботан. ин-та АН СССР, 1961, сер. 3, вып. 13.

Камышев Н. С. Основы классификации степей Центрально-Черноземных областей.— Бюл. МОИП, отд. биол., 1961, т. 66, вып. 3.

Лавренко Е. М. Степи и сельскохозяйственные земли на месте степей.— В кн.: Растительный покров СССР. Т. 2. М.—Л., изд-во АН СССР, 1956.

Лавренко Е. М. Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения.— В кн.: Полевая геоботаника, Т. 1. М.—Л., изд-во АН СССР, 1959.

Мазинг В. В. Классификационные ряды территориальных единиц в геоботанике.— Учен. зап. Тартуск. ун-та, 1968, № 8.

Мазинг В. В. Теоретические и методические проблемы изучения структуры растительности. Тарту, 1969.

Макаревич В. Н. О применении метода Раункiera при изучении луговых сообществ.— «Ботан. журн.», 1964, т. 49, № 1.

Матвеева Е. П. Эколого-биологическая и фитоценологическая неоднородность доминант и специфика классификации формируемых ими сообществ.— В кн.: Программа и тезисы докладов научной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения профессора Н. И. Кузнецова. Тарту, 1964.

Мелюхин С. Т. Проблема конечного и бесконечного. Философский очерк. М., Госполитиздат, 1958.

Миркин Б. М. Специфика доминантов и экологическая классификация фитоценозов.— Учен. зап. Пермск. ун-та, 1968а, т. 64.

Миркин Б. М. Принципы построения классификации растительности речных пойм Башкирской АССР.— Учен. зап. Башкирск. ун-та, 1968б, вып. 32, сер. биол., № 4.

Миркин Б. М. Особенности классификации лугов, степей и низинных травяных болот.— Учен. зап. Башкирск. ун-та, 1968в, вып. 32, сер. биол., № 4.

Нахуришвили Г. Ш. О некоторых результатах эколого-физиологических исследований, проведенных на казбегском высокогорном стационаре.— В кн.: Биоэкология и фитоценология. Тбилиси, 1965.

Плохинский Н. А. Биометрия. М., изд-во МГУ, 1970.

Пожидаева В. Н. Основные растительные сообщества нагорья Бабуган-яйлы.— «Жизнь Земли», 1967, № 4.

Понятовская В. М. О двух направлениях в фитоценологии.— «Ботан. журн.», 1959, т. 44, № 3.

Поплавская Г. И. Материалы по изучению растительности Крымского государственного заповедника.— Труды по изучению заповедников, 1925а, вып. 2.

Поплавская Г. И. К вопросу о характере верхней границы бука в Крыму.— «Журн. Русск. ботан. о-ва», 1925б, т. 10, № 1—2.

Поплавская Г. И. К растительности Чатыр-Дага.— «Журн. Русск. ботан. о-ва», 1930, т. 15, № 1—2.

Поплавская Г. И. Растительность горного Крыма. Труды Ботан. ин-та АН СССР, 1948, сер. 3, вып. 5.

Посохов П. П. Экологический очерк лесов горного Крыма.— «Ботан. журн.», 1961а, т. 46, № 4.

Посохов П. П. Лесотипологическая классификация крымских ял.— В кн.: Сборник работ по лесоводству и охотоведению. Вып. 6. Симферополь, Крымиздат, 1961б.

Привалова Л. А. Растительный покров восточного нагорья Крыма и его хозяйственное использование.— Труды Никитск. ботан. сада, 1956, т. 26.

Привалова Л. А. Растительный покров нагорий Бабугана и Чатыр-Дага. Общее заключение по всему Крымскому нагорью.— Труды Никитск. ботан. сада, 1958, т. 28.

Работнов Т. А. Новая работа о сопряженности растений в ценозах.— Бюл. МОИП, отд. биол., 1962, т. 67, вып. 2.

Работнов Т. А. Опыт использования принципа непрерывности растительного покрова при изучении растительности штата Висконсин (США).— Бюл. МОИП, отд. биол., 1963, т. 68, вып. 4.

Работнов Т. А. Новые данные о градиентном анализе растительности.— Бюл. МОИП, отд. биол., 1968, т. 73, вып. 3.

Раменский Л. Г. О сравнительном методе экологического изучения растительных сообществ.— В кн.: Дневник 12 съезда русских естествоиспытателей и врачей. Отд. 2. СПб, 1910.

Раменский Л. Г. К вопросу о количественном учете травяного покрова. Материалы по организации и культуре кормовой площади. Вып. 12. Обследование лугов и болот. Пг., изд-во департамента земледелия, 1915.

Раменский Л. Г. Основные закономерности растительного покрова и их изучение.— В кн.: Вестник опытного дела. Воронеж, 1924.

Роде А. А. Методы изучения водного режима почв. М., изд-во АН СССР, 1960.

Рубцов Н. И. Краткий обзор типов растительности Крыма.— «Ботан. журн.», 1958, т. 43, № 4.

Рубцов Н. И., Котова И. Н., Махаева Л. В. Растительность Крыма.— «Ресурсы поверхностных вод СССР», т. 6, вып. 4. Л., Гидрометеоиздат, 1966.

Серебряков И. Г. О ритме сезонного развития растений подмосковных лесов.— «Вестн. Моск. ун-та», 1947, № 6.

Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., «Сов. наука», 1952.

Серебряков И. Г. Ритм сезонного развития растений хибинских тундр.— Бюл. МОИП, отд. биол., 1961, т. 66, вып. 5.

Серебряков И. Г. Сравнительный анализ некоторых признаков ритма сезонного развития растений различных ботанико-географических зон СССР.— Бюл. МОИП, отд. биол., 1964, т. 69, вып. 5.

Серебрякова Т. И. Побегообразование и ритм сезонного развития растений заливных лугов средней Оки.— Учен. зап. Моск. пед. ин-та им. В. И. Ленина, 1956, т. 97, вып. 3.

Сукачев В. Н. О некоторых современных проблемах изучения растительного покрова.— «Ботан. журн.», 1956, т. 41, № 4.

Сукачев В. Н. Общие принципы и программа изучения типов леса.— В кн.: Методические указания к изучению типов леса. М., изд-во АН СССР, 1957.

Талнев В. И. О растительности крымской яйлы.— Труды Харьковского о-ва испыт. природы, 1908, т. 42.

Трасс Х. Х. О дискретности и непрерывности растительного покрова (краткий обзор проблемы).— Труды МОИП, 1966, т. 27.

Троицкий Н. А. Итоги и дальнейшие задачи научно-исследовательских и опытных работ на крымской яйле.— Труды Никитск. ботан. сада, 1948, т. 25, вып. 1—2.

Троицкий Н. Д. Растительность известняков и известняковых пород в Крымском заповеднике.— «Ботан. журн.», 1936, т. 21, № 5.

Урбах В. Ю. Биометрические методы. М., «Наука», 1964.

Фрей Т. Э. Некоторые аспекты фитоценологической значимости вида в растительном сообществе.— «Ботан. журн.», 1966, т. 51, № 8.

Чернова Н. М. Растительный покров западных ял Крыма и их хозяйственное использование.— Труды Никитск. ботан. сада, 1951, т. 25, вып. 3.

Шамурин В. Ф. О понятии «аспект» и смене аспектов в тундровых ценозах.— «Проблемы ботаники», 1962, т. 6.

Шенников А. П. Принципы ботанической классификации лугов.— «Сов. ботаника», 1935, № 5.

Шенников А. П. Луговая растительность СССР.— В кн.: Растительность СССР. Т. 1. М.—Л., изд-во АН СССР, 1938.

Шенников А. П. К созданию единой естественной классификации растительности.— «Проблемы ботаники», 1962, вып. 6.

Шенников А. П., Баландин Ф. В., Еленевский Р. А. Программа для геоботанического обследования лугов и пастбищ лесной зоны.— В кн.: Программы для геоботанических исследований. Л., изд-во АН СССР, 1932.

Яната А. А. О природе и хозяйстве крымской яйлы в связи с влиянием ее на водный режим горного Крыма. Симферополь, 1916а.

Яната А. А. К вопросу о настоящей и будущей системе хозяйства на крымской яйле. (Из работ отдела луговодства партии Крымских водных изысканий.) Пг., 1916б.

Яната А. А. Опытный луговой участок на Ай-Петринской яйле. Организация и работы в 1914 году. Харьков, 1916в.

Яната А. А. Проект программы монографии о растительности крымской яйлы. Харьков, 1916 г.

Яната А. А. Краткий очерк работ по луговодству на яйле в 1915 году. Ялта, 1918.

Яната А. А. Яйла. Краткий обзор работ по изучению растительности и луговодства на крымской яйле.— «Экономика и культура Крыма», 1931, № 3.

Ярошенко П. Д. Геоботаника. М.—Л., изд-во АН СССР, 1961.

Curtis J. T. The Vegetation of Wisconsin. An ordination of plant communities. Madison, 1959.

Whittaker R. H. A criticism of the plant association and climatic climax concepts. — "Northwest Sci.", 1951, v. 25.
 Whittaker R. H. Vegetation of the Great Smoky Mountains. — "Ecol. Monogr.", 1956, v. 26, N 1: 1–80.
 Whittaker R. H. Classification of natural communities. "Bot. Rev.", 1962, v. 28, N 1.

V. N. GOLUBEV

ECOLOGO-BIOLOGICAL CHARACTERS OF PLANTS AND PLANT COMMUNITIES OF THE CRIMEAN YAILA

SUMMARY

A detailed ecologo-edaphic characteristics of the associations under study, a survey of views on classification and ordination of the vegetation are given and selection of its basic taxa on the Yaila is substantiated. Data are presented on general habit, on the structure of root system, above-ground and under-ground shoots, ways of renewal, cyclic recurrence of development, growth types, duration of vegetation, on rhythms and duration of flowering, character of winter rest and ways of overwintering of plants on the Yaila. The seasonal alternation of aspects of various associations and their flowering curves are characterized. The quantitative composition of the Yaila communities by biomorphological signs of their components is indicated.

О РОСТЕ ВЕГЕТАТИВНЫХ ПОБЕГОВ ЗЛАКОВ И ОСОКИ В УСЛОВИЯХ ЮГО-ВОСТОЧНОГО КРЫМА

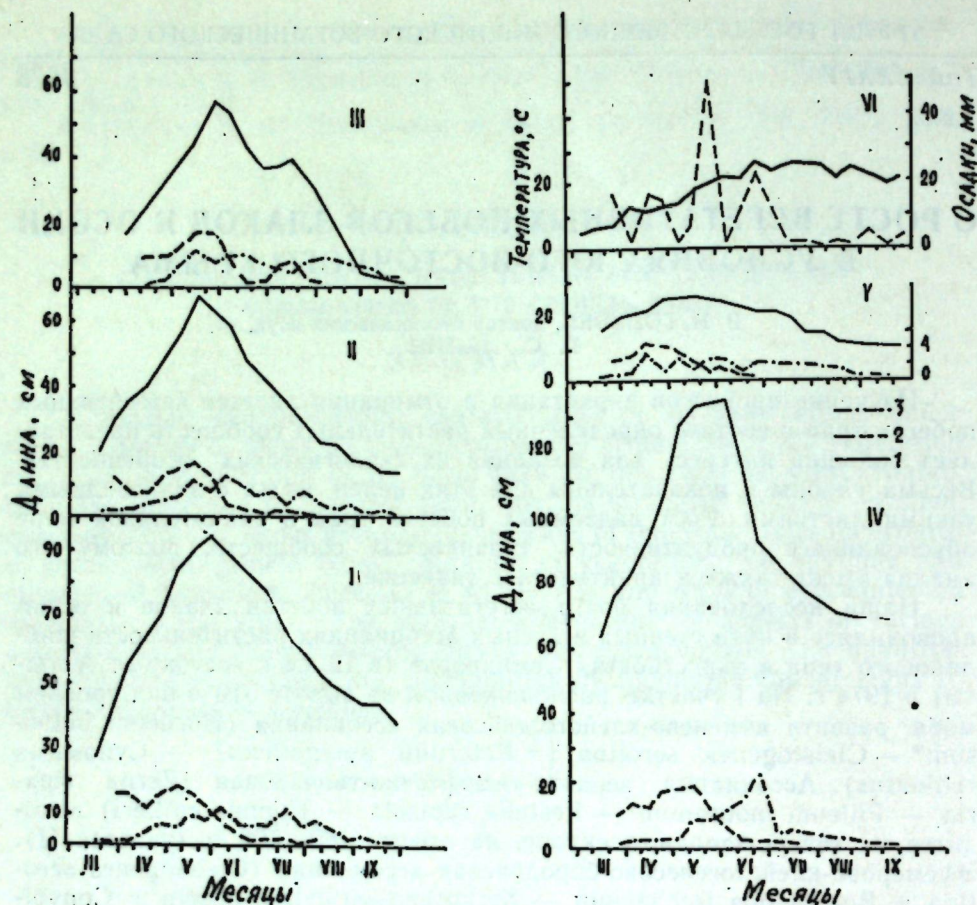
В. Н. ГОЛУБЕВ, доктор биологических наук,
 Г. С. ЛЯЛИН

Изучение процессов нарастания и отмирания листьев вегетативных побегов трав в составе определенных растительных сообществ представляет большой интерес для познания их экологических особенностей. Весьма удобны и показательны для этих целей виды с злаковидными узкими листьями. Рост надземных побегов трав в значительной мере обуславливает продуктивность травянистых сообществ, поэтому его анализ имеет также и практическое значение.

Наши исследования роста вегетативных побегов злаков и осоки проводились в пяти степных и лесных ассоциациях растительности шиблякового типа в окрестностях Семидворья (в 12 км к востоку от Алушты) в 1974 г. На I участке, расположенном на высоте 510 м над уровнем моря, развита ячменево-клеястогенесовая ассоциация (*Hordeum bulbosum** — *Cleistogenes serotina* [+ *Poterium polygamum*] — *Cynosurus echinatus*). Ассоциация зерново-тимофеечно-типчаковая (*Zerna girgia* — *Phleum montanum* — *Festuca rupicola* — *Thymus callieri*) находится на северо-западном склоне, на высоте 480–500 м (участок II). Эфемерово-клеястогенесово-бородачевая ассоциация (*Cleistogenes serotina* + *Botriochloa ischaemum* — *Xeranthemum cylindraceum* + *Convolvulus cantabrica*) выражена на южном склоне, на высоте 450 м (участок III). Дубово-грабниково-ежевая ассоциация (*Quercus petraea* — *Carpinus orientalis* — *Dactylis glomerata* [+ *Lapsana intermedia*]) развита на северном склоне, на высоте 450 м (участок IV). Фисташково-дубово-типчаковая ассоциация (*Pistacia mutica* — *Quercus pubescens* — *Paliurus spina-christi* — *Festuca rupicola*) находится на юго-восточном склоне, на высоте 300 м (участок V). В качестве объектов исследования выбраны эумезофит ежа сборная (участок I), ксеромезофиты зерна береговая (II), бородач кровоостанавливающий (III), осока заостренная (IV), эуксерофит овсяница скальная (V).

Методика исследований (Голубев, 1968) предусматривает измерение длины живой и мертвой частей всех листьев побегов, фиксированных этикетками, в конце каждой декады (10, 20, 30 числа каждого месяца), на основе чего рассчитываются декадный прирост, отмирание и запас длины живых частей листьев одного побега как среднее из 10–15 взятых под наблюдение. Статистический характер данных обеспечивает их объективность. Последнее, однако, связано с большой трудоемкостью работ. Полученные с помощью этой методики количественные данные используются для построения трех кривых роста: запаса, прироста и отмирания (см. рис.). Для сопоставления с кривыми роста представлены также синхронные кривые осадков и температуры воздуха за период наблюдений (рис., VI).

* Все латинские названия растений приводятся по «Определителю высших растений Крыма» (1972).



Рост листьев вегетативных побегов злаков и осоки в шибляках юго-восточного Крыма, 1974 г. (I—V); климаграмма за 1974 г. по данным метеостанции г. Алушты (VI): I — *Dactylis glomerata*, II — *Zerna riparia*, III — *Botriochloa ischaemum*, IV — *Carex cuspidata*, V — *Festuca rupicola*; 1 — кривая запаса длины живых частей листьев побега, 2 — кривая подекадного прироста, 3 — кривая подекадного отмирания (средние из 10—15 повторностей побегов).

Все изученные ассоциации экологически весьма сходны между собой, так как расположены в непосредственной близости друг от друга, в одном урочище. Это обстоятельство определяет показательность количественных данных в отношении видовой специфики роста в зависимости от принадлежности к экологическому типу.

Максимум запаса длины живых частей листьев побега у ежи сборной (рис. I) наблюдается в третьей декаде мая и совпадает с началом цветения, а к концу сентября сокращается вдвое. Наибольший прирост листьев отмечается в первой декаде мая. Рост листьев прекращается в первой декаде августа. Кривая отмирания листьев побега многовершинная, с подъемами во второй декаде мая, первой декаде июня и второй декаде июля.

Наибольший запас длины живых частей листьев побега зерны береговой (рис. II) приходится на вторую декаду мая, в фазу начала массового цветения. В это же время отмечен наиболее интенсивный рост листьев, а прекращение роста зафиксировано в первой декаде августа. В отмирании листьев наблюдается несколько пиков, самый высокий — в первой декаде июня. С первой декады августа наступает

длительная (1,5—2 месяца) пауза в развитии листьев, прерываемая образованием осенней генерации листьев (на рисунке не показана).

У бородача кроестообразующего (рис., III) наибольшая длина живых частей листьев побега падает на третью декаду мая и совпадает с фазой начала цветения. Второй более низкий подъем приходится на вторую декаду июля. К началу октября все листья бородача полностью отмирают, растение относится к группе летнезеленых. Кривая подекадного прироста также двухвершинная (вторые декады мая и июля). Рост затухает в первой декаде августа. Длительность роста отдельного листа колеблется в пределах 20—50 суток. В период интенсивного роста листьев происходит их массовое отмирание. Кривая отмирания имеет несколько пиков: во вторых декадах июня и июля, в первых декадах августа и сентября.

Максимум запаса живых частей листьев побега осоки заостренной зарегистрирован в первую декаду июня, максимум прироста — во вторую декаду мая, наибольшее отмирание — в третью декаду июня (рис., IV). Полное прекращение роста отмечается во второй декаде июля. Резкое падение кривой запаса длины живых частей листьев обусловлено крутым сокращением прироста и увеличением интенсивности отмирания перезимовавших листьев в связи с наступлением засушливого периода (июнь).

У овсяницы скальной максимум запаса длины живых частей листьев побега приходится на вторую декаду мая — время массового цветения (рис., V). Кривая прироста имеет два подъема: во вторую декаду апреля (наибольший) и первую декаду июня — наименьший. Рост листьев прекращается во вторую декаду июня — раньше, чем у всех остальных видов. Отдельные листья побега растут 30—40 суток. В отмирании листьев наблюдается несколько максимумов: во второй декаде апреля, первой декаде июня, первой и второй декадах июля.

Анализ полученных результатов обнаруживает некоторую зависимость сроков окончания роста листьев вегетативного побега от экологического типа растений по водному режиму. Раньше всего прекращается рост у эуксерофита типчака (вторая декада июня), позднее всего — у эумезофита ежи сборной (первая декада августа). По этому признаку сходны с ежой ксеромезофиты зерна береговая и бородач. Осока заостренная занимает промежуточное положение. Самая высокая интенсивность роста раньше всех наступает у типчака (вторая декада апреля), несколько позднее — у ежи сборной и в середине мая — у всех ксеромезофитов. Высокие значения запаса длины живых частей листьев побега приурочены к маю — началу июня у всех изученных видов, т. е. к периоду эколого-биологического оптимума в районе исследований. Однако у относительных мезофильных видов (эумезофитов и ксеромезофитов) после достижения максимума запаса наблюдается резкое падение кривой. У эуксерофита типчака такой резкий спад запаса длины живых частей листьев отсутствует, что свидетельствует о большей устойчивости величины ассимилирующей поверхности в течение вегетационного периода.

Исследования роста вегетативных побегов овсяницы скальной и зерны береговой на Никитской яйле в составе нагорной луговой степи (Голубев, 1968, 1969) показали, что максимальные значения запаса длины живых частей листьев побега приходятся на вторую—третью декады июля, прироста — на третью декаду июня, первую декаду июля. Процессы роста продолжаются в течение всего вегетационного периода. Процессы роста продолжаются в течение всего вегетационного периода с заметной депрессией лишь в первой-второй декадах августа. Наибольшее отмирание листьев установлено в конце вегетации. Наблюдения за

ростом ежи сборной, овсяницы скальной, осоки заостренной в дубово-можжевельном лесу мыса Мартыян — Южный берег Крыма неподалеку от Ялты (Голубев, 1971, 1976) — в близких к юго-восточному Крыму условиях, напротив, показали большое сходство анализируемых показателей значений ростовых процессов и их распределения во времени.

Значит, у одних и тех же видов в разных эколого-ценотических и климатических условиях рост листьев вегетативных побегов изученных злаков и осок существенно изменяется. Таким образом, по совокупности результатов выполненных нами исследований по единой методике можно еще более обоснованно говорить о том, что рост листьев вегетативных побегов травянистых растений с линейными листьями является чутким индикатором эколого-фитоценотических и климатических условий данного региона. Период оптимального роста и развития растений юго-восточного Крыма охватывает конец апреля — май.

ЛИТЕРАТУРА

Голубев В. Н. О росте вегетативных побегов типчака и костра берегового в условиях крымской яйлы. — Бюл. Никитск. ботан. сада, 1968, вып. 1 (7).

Голубев В. Н. К эколого-фитоценотическому изучению роста вегетативных побегов злаков и низкой осоки в условиях крымской яйлы. — Науч. докл. высш. школы. Сер. Биол. науки, 1969, № 10.

Голубев В. Н. О росте вегетативных побегов злаков и осоки в условиях Южного берега Крыма. — «Экология», 1971, № 4.

Голубев В. Н. Особенности роста вегетативных побегов растений дубово-можжевельного леса заповедника «Мыс Мартыян». — Труды Никитск. ботан. сада, 1976, т. 70.

Определитель высших растений Крыма, Л., «Наука», 1972.

V. N. GOLUBEV, G. S. LYALIN

ON GROWTH OF VEGETATIVE SHOOTS OF GRASSES AND SEDGE UNDER CONDITIONS OF THE SOUTH-EAST CRIMEA

SUMMARY

Objective laws of linear increment, dying away and change of total length of living parts of shoot leaves in *Festuca sulcata*, *Bromus riparius*, *Andropogon ischaemum* and *Carex cuspidata* in associations of shibljak type east of the town Alushta are described. The greatest indices of ten-day increment and living parts reserve of leaves fall on the second half of April—May, partly on the first ten days of June. This is the period of ecologo-phytocoenotic optimum to "shibljaks" of the south-east Crimea. Alteration of growth curves of the same species in different natural-vegetative zones of the Crimea has been shown.

ВТОРИЧНОЕ ЦВЕТЕНИЕ РАСТЕНИЙ ГОРНОГО КРЫМА

И. В. ГОЛУБЕВА,
кандидат биологических наук;

В. Н. ГОЛУБЕВ,
доктор биологических наук

В эколого-биологической характеристике растительных сообществ определенное значение имеет анализ вторичного цветения их компонентов (Голубев, 1965, 1968). Способность растений развивать вторую генерацию цветков, соцветий и генеративных побегов через некоторый промежуток времени после нормального цветения отражает реакцию видов на комплекс внешних и внутренних факторов местообитания. В какой-то мере внеочередное цветение может раскрывать потенциальные возможности колебания ритмов развития растений, выявляя их историческое прошлое.

В условиях горного Крыма вторичное цветение наблюдается ежегодно, оно присуще всем основным биоморфам. Многолетнее изучение ритмов развития сообществ луговой степи на Никитской яйле и можжевельно-дубового леса на мысе Мартыян дало большой фактический материал по повторному цветению растений. В табл. 1 и 2 приводятся некоторые эколого-биологические признаки этих растений, распределенных по биоморфологическим типам и группам вторичного цветения (Голубев, 1965).

В можжевельно-дубовом лесу отмечено около 100 видов с повторным цветением, что составляет 20% общего списка растений данной формации. Среди них преобладают растения первого типа (продленное цветение) и первой группы классификации (47%), которые характеризуются развитием новых цветков в зоне отцветшего уже соцветия или в пазухах листьев, расположенных ниже его (табл. 3).

По морфологии надземных органов — это безрозеточные или полурозеточные растения с удлинненными генеративными побегами, заканчивающимися разветвленными сложными соцветиями. Среди них 38% занимают поликарпические травы, 33% — озимые однолетники, 18% — монокарпические дву- или малолетники и, наконец, 11% — яровые однолетники.

По ритму нормального цветения первое место принадлежит летнецветущим (42%), затем идут весенне-летнецветущие (33%) и весеннецветущие виды (25%).

Вторая подгруппа продленного цветения малочисленна (7%). Она включает главным образом полурозеточные поликарпики (71%), у которых цветоносы и цветки формируются повторно в пазухах листьев при основании отцветшего в текущем году побега. Нормальное цветение у растений этой группы происходит весной.

Настоящее вторичное цветение, связанное с внеочередным развитием генеративных побегов будущего года, присуще только многолетним растениям, составляющим 46% всех выявленных видов. Среди пяти биоморфологических групп этого типа выделяются по численности третья (16%) и четвертая (14%). Относящиеся к ним растения способны

при определенных гидротермических условиях или механических повреждении надземных побегов преждевременно развивать цветоносы из верхушечной почки розеточных побегов (третья группа) или из почек возобновления на коротких и удлинённых корневищах (четвертая группа). Своеобразно проходит повторное цветение у моноподиальных поликарпиков с пазушными соцветиями, которые формируются только после начала новой волны роста верхушки моноподиального побега, образующей следующую генерацию листьев (пятая группа — 3%). Полудревесные растения с открытыми почками возобновления, летне-зимнезеленые, по ритму вегетации с двумя-тремя периодами роста отнесены к шестой группе. Вторичное цветение их обеспечивается развитием генеративных органов из верхушечной меристемы укороченных побегов второй или третьей генерации. Пять кустарников с закрытыми и полукрытыми почками, одно вечнозеленое и листопадное дерево образуют седьмую группу (7%). Среди них преобладают виды, в почках которых в конце лета формируются соцветия и цветки (дуб пушистый, земляничник мелкоплодный, вязель эмеровый, пузырник киликийский, слива степная). Они вторично цветут почти ежегодно. Очень редко зацветают осенью держидерево и жасмин кустарниковый, в их почках возобновления к концу лета дифференцирована только вегетативная сфера.

Для растений третьей и четвертой групп наиболее характерно весенне-летнее и летнее нормальное цветение, а для пятой, шестой и седьмой — весеннее.

Описываемые формы вторичного цветения наблюдались нами при заповедном режиме. Поэтому все случаи повторного зацветания, обусловленные покосом или выпасом, не анализируются. Естественные причины, вызывающие это интересное явление, весьма многообразны. Обстоятельный их обзор, а также обзор различных точек зрения на это явление дан нами ранее (Голубев, 1965).

Универсальным фактором, действующим во всех географических зонах на вторичное развитие растений, является благоприятное для роста сочетание тепла и влаги. В связи с этим определенный интерес представляет анализ экоморф по водному режиму в изучаемой группе растений (табл. 3). Подавляющее большинство вторичноцветущих растений относится к ксеромезофитам (48%) и мезоксерофитам (37%), способным после летней жары и засухи возобновлять ростовые процессы, приводящие к внеочередному образованию цветков.

В можжевельно-дубовом лесу, где основное ядро видов формировалось в субтропическом климате и принадлежит к древнесредиземноморскому типу ареалов, вторичное цветение растений можно рассматривать как проявление остаточных свойств непрерывного роста и развития в историческом прошлом. В условиях современного климата на Южном берегу Крыма большинство повторно цветущих видов с осени начинает развитие новых побегов и листьев, которое часто не прекращается всю зиму — вплоть до следующего вегетативного периода.

Таким образом, группа вторично цветущих растений можжевельно-дубового леса на Южном берегу Крыма характеризуется следующими биоморфологическими и экологическими показателями. Основной биоморфой являются поликарпические безрозеточные и полурозеточные травы с весенне-летним и летним ритмами нормального цветения, мезоксерофиты и ксеромезофиты древнесредиземноморского и связанного с ним переходного типа ареалов. Своеобразную группу вторичного цветения образуют полудревесные кустарничковые биоморфы с открытыми почками возобновления и древесно-кустарниковые растения средиземноморского происхождения.

Таблица 1

Некоторые эколого-биологические признаки вторично цветущих растений можжевельно-дубового леса (Мыс Мартыан, 1976/77 г.)*

Название растения	Основная биоморфа	Тип структуры надземных побегов	Ритм нормального цветения	Экоморфа по водному режиму	Тип ареала
1	2	3	4	5	6
Тип 1. Продленное цветение					
Группа 1					
Алтей коноплевый	п	б	л	км	11
Бодяк почтишерстистоцветковый	п	п	л	км	9
Бородавник средний	п	п	в-л	км	3
Василек бесплодный	п	п	л	мк	6
В. раскидистый	оо	п	л	мк	26
В. солнечный	оа	б	л	к	26
Вязель критский	оо	б	в-л	км	3
Герань пурпурная	оо	п	в	мк	6
Г. Роберта	оо	п	в-л	м	24
Глауциум желтый	п	п	л	мк	12
Горлюха малоцветковая	оо	б	л	мк	11
Гулявник Лёзеля	оо	б	в-л	км	21
Двурядка тонколистная	п	б	л	к	12
Девясил растопыренный	п	п	л	км	13
Донник крымский	м	б	в	мк	25
Д. лекарственный	м	б	в-л	км	21
Д. неаполитанский	оа	б	в	мк	1
Жабрица вильчатая	м	п	л	к	7
Катран приморский	п	п	в	км	12
Клевер полевой	оо	б	в-л	км	14
К. шершавый	оо	б	л	км	14
Козлобородник сомнительный	м	п	в-л	км	12
Коровяк пирамидальный	п	п	л	км	5
Крупина обыкновенная	оо	п	в-л	мк	18
Ленек ветвистый	п	б	в-л	км	15
Лен щиточковый	оо	б	в-л	мк	11
Люцерна маленькая	оо	б	в	км	14
Миуарция гибридная	оо	б	в	мк	14
Молочай греческий	оо	б	в	мк	3
Морковь дикая	м	п	л	км	14
Осот огородный	оо	п	в-л	км	19
О. шероховатый	оо	п	л	км	19
Очиток испанский	м	б	л	к	1
Песчанка тимьянолистная	оо	б	в	км	21
Подмаренник мягкий	п	б	в-л	км	21
П. мутовчатый	оа	б	в	мк	11
Просвирник прямостоячий	п	п	л	м	1
Резеда желтая	п	п	в-л	км	14
Скабиоза серебристая	п	п	л	мк	18
Скариола прутевидная	п	п	л	мк	15
Смолевка Сцера	п	п	в	мк	11
Стальник маленький	п	б	в-л	км	18
Хондрила ситниковидная	м	б	л	мк	18
Цикорий обыкновенный	п	п	л	км	21
Чертополох сероватый	оо	п	в-л	км	16
Шалфей крупноцветковый	п	б	л	км	7
Группа 2					
Вечерница Стёвена	м	п	в	км	7
Желтушник щитовидный	п	п	в	мк	18

1	2	3	4	5	6
Мак сомнительный	оо	п	в	МК	14
Морковь дикая	м	п	л	КМ	14
Секуригера мечевидная	оо	б	в-л	КМ	1
Смолевка Сцера	п	п	в	МК	15
Чистец иберийский	п	б	л	КМ	2

Тип 2. Настоящее вторичное цветение

Бедренец камнелюбивый	п	р	л	МК	9
Бородавник средний	п	п	в-л	КМ	3
Бородач кровостанавливающий	п	п	л	КМ	18
Гвоздика головчатая	п	п	л	КМ	15
Дрема белая	п	п	в-л	М	19
Ежа сборная	п	п	в-л	М	20
Желтушник щитовидный	п	п	в	МК	18
Ноголоватка грязная	м	п	в	МК	15
Пупавка светло-желтая	п	п	в-л	МК	27
Плевел южный	оо	п	в	МК	2
Фибигия щитовидная	п	п	в	МК	2
Шалфей вербеновый	п	б	в-л	КМ	12
Шалфей луговой	п	п	л	КМ	12
Ш. Сибторпа	п	б	в-л	КМ	3
Ячмень луковичный	п	п	л	МК	11

Группа 4

Воробейник пурпурно-синий	п	б	в	КМ	14
Вьюнок кантабрийский	п	б	л	МК	18
Вязель пестрый	п	б	в-л	КМ	14
Девясил глазковый	п	б	л	МК	18
Истод большой	п	б	л	КМ	23
Лен тонколиственный	п	б	л	МК	12
Люцерна серповидная	п	б	л	МК	20
Пахучка обыкновенная	п	б	в	КМ	20
Подмаренник крымский	п	б	в	МК	10
П. мягкий	п	б	л	КМ	21
Псоралея смолистая	п	б	л	КМ	1
Репейничек лекарственный	п	б	л	КМ	12
Ясменник Стевена	п	б	л	К	16

Группа 5

Клевер луговой	п	п	в-л	М	20
Кульбаба шероховатая	п	р	в-л	КМ	14
Одуванчик красносемянный	п	р	в	М	18

Группа 6

Ладанник крымский	пк	б	в	К	2
Солнцецвет крупноцветковый	пк	б	в	МК	12
С. седой	пк	б	в	КМ	12
Тимьян Калле	пк	б	в	К	9
Фумана клейковатая	кчк	б	в-л	МК	7
Ф. лежащая	кчк	б	в-л	К	14

Группа 7

Вязель эмеровый	К	б	в-л	КМ	2
Держидерево	К	б	л	КМ	11
Жасмин кустарниковый	К	б	в	МК	14
Земляничник мелкоплодный	д	б	в	МК	2
Пузырник клинкийский	К	б	в	КМ	5
Слива степная	К	б	в	КМ	14
Дуб пушистый	д	б	в	МК	14

1	2	3	4	5	6
---	---	---	---	---	---

Тип 3. Неотеническое цветение

Группа 8

Глауциум желтый	п	п	л	МК	12
Ноголоватка грязная	п	п	в	МК	15
Смолевка сцера	п	п	в	МК	15
Фибигия щитовидная	п	п	в	МК	2

Группа 9

Вечерница Стевена	м	п	в	КМ	7
Козлобородник сомнительный	м	п	л	КМ	12
Крестовник обыкновенный	оо	б	в	М	19
Пастушья сумка обыкновенная	оо	п	в	М	19
Скандикс гребенчатый	оо	п	в	КМ	14

* Условные обозначения к таблицам 1 и 2.

Основная биоморфа: п — поликарпические травы, м — монокарпические травы, оо — однолетники озимые, оя — однолетники яровые, пк — полукустарнички и полукустарники, кчк — кустарнички, к — кустарники, д — деревья; тип структуры надземных побегов: р — розеточные, б — безрозеточные, п — полурозеточные; ритм нормального цветения: в — весенний, л — летний, о — осенний, в-л — весенне-летний, л-о — летне-осенний; экоморфа по водному режиму: м — мезофит, к — ксерофит, км — ксеромезофит, МК — мезоксерофит; тип ареала: 1 — собственно средиземноморский, 2 — восточносредиземноморский, 3 — крымско-кавказско-балкано-малоазиатский, 5 — крымско-кавказско-малоазиатский, 6 — крымско-кавказско-балканский, 7 — крымско-кавказский, 9 — крымский, 10 — переднеазиатский, 11 — средиземноморско-переднеазиатский, 12 — европейско-средиземноморско-переднеазиатский, 13 — европейско-переднеазиатский, 14 — европейско-средиземноморско-переднеазиатский, 15 — евразийский степной, 16 — понтийский, 18 — средиземноморско-переднеазиатский и евразийский степной, 19 — голарктический, 20 — палеарктический, 21 — западнопалеарктический, 23 — европейский, 24 — адвентивный, 25 — крымско-малоазиатский, 26 — средиземноморско-евразийский степной, 27 — переднеазиатский и евразийский степной.

Все русские названия даны по Определителю высших растений Крыма, 1972.

Биоморфологический анализ вторично цветущих растений крымской яйлы подробно освещен ранее (Голубев, 1968). Здесь приводится количественная характеристика этой группы по некоторым эколого-биологическим признакам в сравнении с материалом по можжевельно-дубовому лесу (табл. 2, 3).

Вторичное цветение луговой (с петрофитными вариантами) степи на Никитской яйле главным образом свойственно поликарпическим безрозеточным и полурозеточным травам, а также кустарникам и полукустарничкам с летним, весенне-летним и летне-осенним ритмами нормального цветения, ксеромезофитам и мезофитам древнесредиземноморского и голарктического типов ареалов. В отличие от можжевельно-дубового леса флористический состав сообществ луговой степи на Никитской яйле содержит больше бореальных и степных элементов, которые и придают характеристике ее вторичного цветения некоторое своеобразие. Продленное цветение по признакам первой группы преобладает в двух случаях, но на Никитской яйле второе и третье место по числу растений принадлежит третьей и шестой группам настоящего вторичного цветения.

Общими для двух списков растений являются 11 видов, из которых 5 имеют голарктический тип ареалов, а 6 — древнесредиземноморский (3 вида) и переходный.

Третий тип вторичного цветения — неотенический — отмечался у

Таблица 2

Некоторые эколого-биологические признаки вторично цветущих растений луговой (с петрофитными вариантами) степи крымской яйлы (Никитская яйла, 1965/66 г.)

Название растения	Основ- ная био- морфа	Тип стру- ктур над- земных побегов	Ритм нормаль- ного цве- тения	Экомор- фа по водному режиму	Тип арас- ала
1	2	3	4	5	6

Тип 1. Продленное цветение

Группа 1					
Бородавник средний	п	п	л-о	м	3
Бурачок извилистый	пк	б	в-л	мк	26
Волдушка высокая	п	п	л-о	км	10
Гравилат городской	п	п	л	м	21
Душевка нежелезистая	м	б	л	км	14
Желтушник щитовидный	п	п	в-л	мк	18
Звездчатка злаковая	п	б	л-о	м	20
Клевер сходный	п	п	л	м	27
Колокольч. ик. крымский	м	п	л	км	7
Ломонос цельнолистный	п	б	л	км	26
Люцерна хмелевидная	м	п	л-о	м	20
Лядвенец рогатый	п	б	л-о	м	14
Минуарция волосистая	пк	б	л-о	м	9
Очанка крымская	оя	б	л	км	9
О. татарская	оя	б	л-о	км	20
Песчанка тимьянолистная	оо	б	л	км	21
Подмаренник мягкий	п	б	л	м	21
П. настоящий	п	б	л-о	км	20
Пулавка яйлинская	п	п	л-о	км	10
Эспарцет яйлинский	п	п	л-о	км	9
Ясменник румелийский	п	б	л	м	16
Группа 2					
Кипрей горный	п	б	л	м	21
Колокольчик крымский	м	п	л	км	7
Фиалка полевая	оо	б	л	м	19
Ясменник дернистый	пк	б	л	км	9

Тип 2. Настоящее вторичное цветение

Группа 3					
Вероника горечавковая	п	п	в-л	м	10
Ежа сборная	п	п	л	м	20
Желтушник щитовидный	п	п	в-л	мк	18
Земляника зеленая	п	п	в-л	м	20
Кульбаба щетинистая	п	р	л-о	км	14
Лапчатка прижатая	п	п	л	км	9
Лютик раздельный	п	п	в-л	м	9
Мелколепестник восточный	п	п	л-о	км	10
Незабудка Попова	п	п	в-л	м	15
Нивяник обыкновенный	п	п	л	м	20
Одуванчик лекарственный	п	р	в-л	м	19
Проломник крымский	пк	р	в-л	км	9
Прострел крымский	п	р	в	км	9
Цмин сильнопахнущий	пк	п	л	км	5
Ястребинка волосистая	п	р	л	км	21
Группа 4					
Истод большой	п	б	л-о	км	23
Лен Маршаллов	п	б	в-л	км	9

1	2	3	4	5	6
Очиток едкий	п	б	л	км	12
Подмаренник крымский	п	б	в-л	мк	10
Группа 5					
Василек наклоненный	п	п	в-л	мк	7
Клевер ползучий	п	б	л	м	20
Манжетка крымская	п	п	в-л	м	7
Подорожник средний	п	р	л	км	20
Фиалка скальная	п	б	в-л	м	7
Эспарцет яйлинский	п	п	л	км	9
Группа 6					
Бурачок извилистый	пк	б	в-л	мк	26
Иберийка скальная	пк	б	в	км	1
Минуарция волосистая	пк	б	л-о	м	9
Солнцецвет восточный	пк	б	л-о	км	3
С. крупноцветковый	пк	б	л	км	12
С. Стевена	пк	б	л	к	9
Тимьян Каллье	пк	б	л	к	9
Т. косматый	пк	б	л	к	9
Т. крымский	пк	б	л	к	9
Ясколка Биберштейна	пк	б	л-о	км	9
Ясменник дернистый	пк	б	л-о	км	9
Вероника крымская	пк	б	в-л	км	9

Тип 3. Неотеническое цветение

Группа 8					
Бородавник средний	п	п	л-о	м	3
Дрема ночная	п	б	л-о	м	21
Клевер луговой	п	п	л-о	м	20
Коровяк блестящий	п	п	л	км	5
Крестовник Якова	п	п	л-о	м	20
Лапчатка сероватая	п	п	л-о	км	20
Эспарцет яйлинский	п	п	л-о	км	9
Группа 9					
Герань пиренейская	м	м	л-о	м	12
Люцерна хмелевидная	м	п	л-о	м	20
Язвенник Биберштейна	м	п	л	км	9

девяти видов можжевельново-дубового леса и 11 видов луговой степи. Нами указывалось (Голубев, 1965), что одному и тому же растению, способному к внеочередному развитию, иногда бывают свойственны различные биоморфологические типы вторичного цветения. Особенно отчетливо это проявилось в небольших по числу группам неотенического цветения — почти все виды их входят в состав первого и второго типов.

Некоторые отличия в сроках начала вторичного цветения на яйле и в нижнем приморском поясе зависят от эколого-биологических особенностей видов и неоднородных климатических условий, ограничивающих на яйле продолжительность вегетативного периода. Если сроки начала и массового вторичного зацветания одинаково отмечались в июле и в августе — сентябре в тех и других условиях, то самым поздним сроком для яйлы отмечен октябрь, тогда как в можжевельновом лесу вторичное цветение нередко наблюдается и в декабре.

Количественный состав (в процентах) типов и групп вторичного цветения по эколого-биологическим особенностям видов можжевельно-дубового леса (I) и луговой степи Никитской яблы (II)

	Группы вторичного цветения																Всего	
	1		2		3		4		5		6		7		7			
	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	
Биотопы																		
1																		
Эколого-биологические признаки:																		
Основные биоморфы																		
Поликарпические травы	38	59	43	25	87	87	100	100	100	100	—	—	—	—	52	57		
Монокарпические дву- и много-летники	18	14	29	25	7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	12	6		
Однолетники яровые	11	14	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	5		
Однолетники озимые	33	5	28	25	7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	19	3		
Полукустарнички и кустарнички	—	9	—	25	—	13	—	—	—	—	100	100	—	—	5	28		
Кустарники	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	86	—	6	—		
Деревья	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	14	—	1	—		
Тип наземных побегов																		
Розеточные	—	—	—	—	13	33	—	—	67	33	—	—	—	—	4	11		
Безрозеточные	53	59	29	75	13	—	100	100	—	33	100	100	100	—	56	55		
Полурозеточные	47	41	71	25	73	67	—	—	33	33	—	—	—	—	40	34		
Ритм нормального цветения																		
Весенние	24	—	57	—	27	7	23	—	67	—	60	8	71	—	34	3		

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Летние	42	46	29	100	33	33	69	25	—	50	—	46	14	—	38	45
Весенне-летние	33	9	14	—	40	47	8	50	—	50	40	15	14	—	28	25
Летне-осенние	—	46	—	—	—	13	—	25	—	—	—	31	—	—	—	27
Экоморфа по водному режиму																
Мезофит	7	41	—	50	13	40	—	—	67	50	—	8	—	—	7	33
Ксерофит	7	—	—	—	—	—	8	—	—	—	40	31	14	—	7	6
Мезоксерофит	36	9	43	—	47	7	39	25	—	17	40	8	29	—	37	9
Ксеромезофит	51	50	57	50	40	53	54	75	33	33	20	54	57	—	48	52
Тип ареала																
Древнесредиземноморский	39	36	43	50	40	47	15	50	—	67	40	83	71	—	37	52
Переходный (европейско-средиземноморский)	25	4	28	—	13	7	31	25	33	—	60	8	29	—	26	8
Евразийский степной	5	—	14	—	13	7	—	—	—	—	—	—	—	—	5	2
Переходный (средиземноморско-евразийский степной)	14	23	14	—	20	7	23	—	33	—	—	8	—	—	15	11
Голарктический	16	32	—	50	13	33	31	25	33	33	—	—	—	—	15	27
Адвентивный	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—
Всего...	47	34	7	6	16	23	14	—	—	—	—	20	7	—	100	100

Заслуживает внимания последняя графа табл. 3, в которой ярко отразились экологически обусловленные различия биоморфологических типов вторично цветущих растений на яйле и в приморском поясе. По сравнению с можжевельно-дубовыми лесами в составе нагорной луговой степи несколько или заметно больше поликарпиков, розеточных, мезофитов, что отображает специфику эколого-климатических условий яйлы. Напротив, в можжевельно-дубовом лесу больше однолетних и двулетних монокарпиков, весеннецветущих, ксерофитов и мезоксерофитов.

Приведенные в статье данные являются существенным дополнением к познанию биологической флоры Крыма, а также выявляют потенциальные возможности изученных экобиотопов к росту и развитию на них аборигенных растений, что весьма важно для оценки интродукционных возможностей этого региона.

ЛИТЕРАТУРА

Голубев В. Н. Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи. М., «Наука», 1965.

Голубев В. Н. О вторичном цветении растений крымской яйлы — «Биол. науки», 1968, № 1.

I. V. GOLUBEVA, V. N. GOLUBEV

REFLORESCENCE IN THE MOUNTAIN CRIMEAN PLANTS

SUMMARY

Biomorphological analysis, classification and quantitative composition of the reflowering plants in juniper-oak forests of maritime belt of the Crimean South coast and upland meadow steppe of the Nikitskaya Yaila are presented. The special characters of the reflowering plants distribution were revealed according to the basic biomorphs, structure types of shoots, blossoming rhythms, ecological types of water regime and area types. The role and significance of plant reflorescence in ecology of plant communities and possibilities of practical usage of this phenomenon are determined.

ЧИСЛЕННОСТЬ И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ НЕКОТОРЫХ РЕДКИХ И ИСЧЕЗАЮЩИХ ВИДОВ ФЛОРЫ КРЫМА

КОСЫХ В. М.,

кандидат биологических наук

Проблема сохранения окружающей среды в последние годы привлекает к себе все большее внимание ученых. Охрана растительного мира — один из этапов решения этой проблемы.

На XII Международном ботаническом конгрессе прозвучал призыв сделать задачей первостепенной важности сохранение генетического многообразия флоры. Конгресс отметил также, что флора многих стран еще недостаточно изучена, что большому числу слабо исследованных видов угрожает опасность исчезновения в результате интенсивного использования земли.

За последние десятилетия оживилась работа по составлению списков редких и исчезающих видов, нуждающихся в индивидуальной охране. По Крыму такие сведения имеются у М. И. Котова (1962, 1975), В. И. Чопика (1963, 1970), Ю. А. Лукса, И. В. Крюковой (1972, 1973), Л. С. Белоусовой, Л. В. Денисовой (1973, 1974), Ю. А. Лукса, И. В. Крюковой, Л. А. Приваловой (1975, 1975а). Кроме того, опубликованы списки для других областей СССР и в целом по Союзу (Гейдеман, Николаева, 1975; Воробьев, 1969; Дубовик, 1970; Зозулиц, Пашков, 1969; Тахтаджян, 1975, и др.). По этим работам, составленным в основном по данным флор, определителей и гербарных сборов, в которых отсутствуют данные о численности популяций этих видов и их жизнеспособности, очень трудно провести классификацию и правильно определить охранный статус для каждого вида.

В. И. Чопик (1976) совершенно справедливо отмечает, что поверхностное толкование редких и исчезающих видов порождает иллюзию о непомерно завышенной численности редких видов, которые предлагается взять под индивидуальную охрану, несмотря на то, что для многих из них как сегодня, так и в ближайшем будущем реальной угрозы исчезновения нет.

В отношении терминов «редкий» и «исчезающий» вид пока нет единого мнения. Но прежде чем определить охранный статус для любого вида, необходимо знать истинное положение природных популяций каждого из них в настоящее время.

Поэтому первоочередными задачами охраны растительности являются:

а) осуществление учета растений, которые требуют индивидуальной охраны и их инвентаризации;

б) изучение их географического распространения и составление дегальных карт наличных и уничтоженных ареалов этих видов (Чопик, 1970).

Такие данные послужат объективным показателем увеличения или сокращения ареала исследуемых видов. Кроме того, совершенно необ-

ходимы сведения о количественном составе и возрастной структуре популяций редких и исчезающих видов, без которых невозможно объективно оценивать степень опасности исчезновения какого-либо вида.

В свете решения этих вопросов группой флоры и растительности Никитского ботанического сада с 1976 г. в тематический план был включен раздел по изучению численности и структуры популяций эндемичных, редких и исчезающих видов, выявленных в Крыму.

Для уточнения географического распространения была составлена картотека со всеми известными местонахождениями по гербарии и литературным данным для 246 эндемичных и более чем для 500 редких видов. С 1977 г. начато сплошное флористическое обследование территории горного Крыма по методу квадратов (Кильдюшевский, 1973). Вся территория была разбита на квадраты 2×2 км, выявлен состав редких видов в каждом квадрате и начата проверка данных о распространении редких видов с одновременным учетом их численности и структуры популяций, а также занимаемой ими площади в каждом из квадратов, по методике В. Н. Голубева (1977).

После завершения этих исследований будет получен достоверный материал о современном состоянии природных популяций видов, о стабильности или изменении их ареала, о жизненности и способах возобновления, который позволит совершенно объективно распределить все виды по категориям редкости, выделить списки исчезающих видов, подлежащих незамедлительной индивидуальной охране, и разработать мероприятия по их сохранению и восстановлению численности.

В 1977 г. было обследовано 32 квадрата общей площадью 12 800 га. Такое сплошное флористическое обследование позволило выявить новые для Крыма виды и даже роды. Так, на Аю-Даге был найден новый род для флоры Крыма — *Teesdalia согонорифолия*, новый вид для флоры Крыма — *Asplenium germanicum*, новый вид для флоры СССР и Крыма — *Arabis verna*. Сведения о них содержатся в отдельной статье в Бюллетене Главного ботанического сада (выпуск 108). Здесь же мы остановимся на результатах исследования уже известных для Крыма видов.

Обследованы местообитания, по-видимому, исчезнувших, исчезающих и очень редких видов, включенных в I и II категории.

Тюльпан Каллье* (*Tulipa callieri*), включая и тюльпан коктебельский. Это эндем Крыма. Классическое местообитание в окрестностях Сулака, располагавшееся в черте города, в 1976 г. было полностью уничтожено развернувшимся здесь строительством. Часть популяции была перенесена в Никитский ботанический сад и выращивается на участке отдела флоры и растительности, где цветет и плодоносит.

В районе Феодосии западнее санатория «Крымское приморье» на сухих оспенных холмах имеется популяция тюльпана коктебельского численностью в 2 364 000 экземпляров на площади 3 га. Он встречается в лисохвостово-типчаковой ассоциации в сообществе грудницы мохнатой, проломника удлиненного и гадючьего лука кистевидного на сильно эродированном и выбитом овцами склоне. Популяцию составляет 69% вегетативных особей разного возраста и 31% генеративных.

Семенное возобновление практически отсутствует, так как к моменту плодоношения остается незначительное число коробочек в местах, недоступных для овец, и, как правило, не пригодных для размножения. Возобновляется вегетативным путем: луковичками-детками и подземными столонами. Популяция сокращает свой ареал и, если не принять меры к запрету выпаса скота, может стать на грань полного уничтожения.

Штернбергия зимовникоцветковая (*Sternbergia colchiciflora* Waldst. et Kit.). В Крыму была известна на Ай-Петри, в окрестностях Симферополя, Севастополя, Сак и Планерского. Ни одно из указанных местонахождений пока не подтверж-

* Русские названия приводятся по «Определителю высших растений Крыма» (1972).

дено, за исключением Ай-Петри. В 1976 г. М. И. Карасюком была найдена небольшая популяция штернбергии на отроге Ай-Петринской яйлы северо-западнее Ат-Баша на цинции с участием смолевки длинноцветковой, дубровника обыкновенного, дубровника типичных экземпляров. В 1977 г. на той же площади зафиксировано всего 70 генеративных особей в цветущем состоянии. В 1976 г. листья у штернбергии появились через месяц после цветения — в конце октября (во всех флорах указано, что они появляются весной). Пять растений, выкопанных 18 октября 1976 г. в момент появления листьев, благополучно перезимовали и дали плоды весной. Осенью цветения не наблюдалось.

Следует отметить, что Н. Троицким (1925) описан подземный тип цветения штернбергии зимовникоцветковой — «геантезис». В момент цветения все растение скрыто под землей, цветы образуются и цветут внутри луковички, а плоды выносятся на поверхность и вызревают. Эта очень интересная биологическая особенность требует более глубокого изучения и многолетних стационарных наблюдений как в природе, так и в культуре.

На территории СССР штернбергия распространена в Одесской области — в окрестностях Измаила и Одессы, а также на Кавказе. Общее распространение: Италия, Сицилия, Югославия, Румыния, Венгрия, Болгария, Греция, Турция (Вульф, 1929).

Зверобой горный (*Hypericum montanum* L.). В Крыму отмечался на горе Капестель и не собирался с 1917 г. В СССР распространен по Верхнему и Среднему Днестру, Верхнему Днестру, в Предкавказье и Западном Закавказье. Общее распространение: Средняя Европа, Малая Азия (Горшкова, 1949).

Местонахождение на горе Капестель было подтверждено. Зверобой горный растет на северном склоне, на бурых шиферных почвах в кустово-типчаковой ассоциации с участием перловника крымского, дрока беловатого, ясенца голостолбикового, дубровника обыкновенного, зверобоя продырявленного, молочая греческого. Популяция численностью 62 000 экземпляров на площади 2 га состоит из 40% генеративных и 60% имматурных особей разного возраста. Всходов и ювенильных особей на пробных площадках не обнаружено. Возобновляется вегетативно. Необходима полная охрана и контроль за состоянием популяции на протяжении нескольких лет.

Голокучник Роберта (*Gymnosagittaria robertiana* (Hoffm.) Newm.) имеет в Крыму узколокальное распространение, отмечался только на восточном склоне Бабуган-яйлы, не собирался с 1949 г. В пределах СССР известен в Карелии, Латвии, Горьковской, Свердловской областях, Молдавии, на Кавказе, Зап. и Вост. Сибири, Дальнем Востоке. Общее распространение: Атлантическая и Средняя Европа, Сев. Америка (Бобров, 1974).

Указанное местонахождение было подтверждено в 1976 г. сборами М. И. Карасюка. Численность и структура популяции пока не установлены. Вид находится на территории Крымского заповедно-охотничьего хозяйства в сообществе с березой повислой. Необходима охрана всего фитоценоза и контроль за состоянием популяций березы и голокучника на протяжении нескольких лет.

Краекучник персидский (*Cheilanthes persica* (Bory) Mett. ex Kuhn.). Отмечался в Крыму в двух местообитаниях в окрестностях Ялты, не собирался с 1916 года. В пределах СССР известен на Кавказе, в Средней Азии. Общее распространение: Средиземноморье, Малая Азия, Гималаи (Бобров, 1974). В 1977 г. найден в 3 км северо-западнее Ялты на крутом юго-западном склоне в расщелинах известняковых скал в разреженном можжевельново-иглицевом лесу на высоте 600—700 м над уровнем моря вместе с асфоделиной желтой, солнцезелом восточным и наголоваткой грязной. Популяция краекучника занимает общую площадь 154 м², на которой очень трудно подсчитать численность отдельных особей. Популяция вполне жизнеспособна и возобновляется как спорами, так и вегетативным путем. Расположена она на территории Ялтинского горно-лесного заповедника и требует контроля за состоянием популяций.

Телигонум циннокрамба (*Theligonum cynogrambe* L.). Известен только на Аю-Даге, в гербарии Никитского ботанического сада отсутствовал. Весной 1977 г. это местонахождение было подтверждено сборами М. И. Карасюка. Телигонум был собран на морском побережье восточнее Артека. Численность и структура популяции пока не установлены. Вид находится на территории Ялтинского горно-лесного заповедника. Необходима полная охрана и контроль за состоянием популяции на протяжении нескольких лет.

Цикламен Кузнецова (*Cyclamen kuznetzovii* Kotov et Czernova). Эндемичный крымский вид. Отмечен в Белогорском районе близ с. Кривцово и с. Сенное, собирался в последние годы в окрестностях с. Русское. В 1976 г. было найдено новое местонахождение цикламена в том же районе в окрестностях с. Мелихово на юго-восточном склоне второй гряды Крымских гор. Первый участок расположен в 2 км севернее с. Мелихово в грабово-купеновом лесу с участием ландыша майского, перво-

цвета обыкновенного, фиалки удивительной, вздутосемянника Дана, астрагала сладколистного, тайника яйцевидного, лазурника трехлистного. Численность популяции 3510 000 экземпляров на площади 30 га. В ее составе присутствуют все возрастные группы: всходов 32,25, ювенильных 0,98, имматурных 55,55 и генеративных 11,11%.

Второй участок в буково-грабово-зубянковом лесу выше по склону с участием купены лекарственной, вздутосемянника Дана, подснежника складчатого, фиалки Зиге, пиона триждытройчатого, сочевичника золотистого. Имеет численность 2777 000 экземпляров на площади 15 га. Возрастной состав популяции: всходов 34,07, ювенильных 0,3, имматурных 52,22 и генеративных 13,37%.

Приведенные данные свидетельствуют о довольно высокой жизнеспособности популяции и нормальном ее возобновлении. Сокращение популяции идет за счет массового сбора цветов, что снижает процент семенного возобновления, а также выкапывания клубней для продажи. Необходим полный запрет массового сбора цветов, выкапывания клубней и установление контроля за состоянием популяции.

Кахрис альпийский (*Cachris alpina* Bieb.). Распространен на южном склоне Главной гряды Крымских гор в районе от реки Учан-су до ущелья Уч-Кош. На северном макросклоне встречается в окрестностях с. Колхозного, на горе Орлиный залет в Бахчисарайском районе, в окрестностях с. Краснопещерного Симферопольского района и г. Симферополя. На территории СССР отмечен еще на нижнем Доне (ст. Казанская). Общее распространение: Балканский полуостров: Сербия, Болгария, Добруджа, Македония (Станков, 1953).

Растет на опушках и полянах в разреженных сосновых лесах Южного берега Крыма на высоте 700—1000 м над уровнем моря на бурых горно-лесных и шиферных почвах в сосново-короткокожковых ассоциациях. Он приурочен также к яйлам и встречается на нижнем плато Чатыр-Дага, на Долгоруковской и Байдарской яйлах.

В 1976—1977 гг. были обследованы 4 местообитания общей площадью 11,7 га (см. табл.).

Структура популяции кахриса альпийского

Местообитание	Площадь, га	Возрастные группы				Численность
		всходы	ювенильная	имматурная	генеративная	
Северо-восточнее с. Васильевки, район г. Ялты	5	—	—	72,60	27,40	271 500
Западнее горы Ставри-Кая	5	—	5,81	83,72	10,74	143 500
Восточнее горы Ставри-Кая	1	—	1,11	85,00	13,89	180
Западнее водопада Учан-су	0,72	—	—	100	—	226 080
Итого...						641 260

Во всех популяциях обращает на себя внимание слабое семенное возобновление. Вегетативное размножение отсутствует.

Причиной сокращения популяции кахриса альпийского стал массовый сбор генеративных побегов на букеты. В последние два года большая часть ареала включена в Крымский горно-лесной заповедник. Необходим строгий заповедный режим всех популяций для восстановления нормального возрастного состава и контроль за их состоянием на протяжении нескольких лет.

Капуста лесная крымская (*Brassica silvestris* (L.) subsp. *taurica* Tzvel.). Впервые отмечена в Крыму Н. Н. Цвелевым в 1970 г. Единственное местонахождение в СССР расположено на южном склоне Аю-Дага от подножия до 150—200 м над уровнем моря. Растет на бурых горно-лесных почвах, сформированных на диоритах, в бурачково-асфоделиновой ассоциации с участием пырея узлового, жабрицы камеденосной, молочая жесткого, борщевика Стевена, черноголовника многобрачного. Популяция численностью 1367 экземпляров на площади 3 га состоит из 2,8% ювенильных особей, 51,2% имматурных и 46% генеративных особей. Популяция находится на территории Ялтинского горно-лесного заповедника. Необходим строгий заповедный режим и контроль за состоянием популяции на протяжении нескольких лет.

Волчник крымский (*Daphne taurica* Kotov.). Эндемичный крымский вид. Впервые был отмечен Каплуновским (1967) и Котовым (1970) в долине р. Бурульчи. Новых местонахождений пока не найдено. Местонахождения в долине Большой Бурульчи были обследованы в 1977 г. Волчник крымский растет там на высоте около 900 м над уровнем моря на открытом каменистом известковом склоне, окруженном грабово-дубовым лесом с примесью клена Стевена, рябины-глоговины, среди подушковидных можжевельново-миндальных зарослей. В травяном покрове присутствуют лабазник обыкновенный, коротконожка лесная, герань кроваво-красная, купена душистая.

Второй участок расположен на крутом противоположном склоне восточной экспозиции, где в расщелинах скал приотился волчник крымский в сообществе с кизилом, бирючиной обыкновенной. А в травяном покрове участвуют такие типичные скальные виды, как костенец волосовидный и постенный, очиток едкий, резуха кавказская и другие.

Оба участка занимают площадь 0,8 га, на которой было учтено 123 экземпляра, в том числе 10,5% генеративных, а остальные имматурные разного возраста. Семенного возобновления не обнаружено. Размножается вегетативно. Необходима полная охрана всей популяции и контроль за ее состоянием на протяжении нескольких лет.

Бересклет карликовый (*Euonymus nana* Bieb.). Третичный реликтовый вид. Найден в Крыму в 1974 г. (Косых, 1974) в долине реки Большой Бурульчи. За пределами Крыма известен в Хмельницкой, Винницкой, Кировоградской областях УССР, а также в Молдавии и на Северном Кавказе. Общее распространение: Румыния (Восточные Карпаты) и северо-западные районы Китая (Гейдеман, 1960; Леонова, 1965, 1974; Клеопов, Гринь, 1933; Lungu, 1967; Soran и др., 1957).

Растет на опушке грабово-букowego леса среди каменных известняковых глыб недалеко от русла реки в сообществе с бирючиной обыкновенной, калиной обыкновенной и лещиной. В травяном покрове участвуют будра плющевидная, лютик ползучий, чистец лесной, герань блестящая, фиалка удивительная. Популяция бересклета низкого занимает площадь 4 м² и представлена вегетативно размножающимися особями, образующими почти сплошную стелющуюся заросль. Цветения и плодоношения бересклета не наблюдали. Необходимы дальнейшие поиски этого реликтового вида, строгая охрана всей популяции и контроль за ее состоянием на протяжении нескольких лет.

ВЫВОДЫ

Таким образом, количественно подробно изучены популяции 11 видов, что объективно вскрывает истинную степень их редкости и послужит основанием для точной оценки градаций малочисленных популяций. Полученные данные по возрастной структуре и особенностям вегетативного размножения популяции выявляют характер жизнеспособности, их состояние сегодня и в будущем, позволяют дать рекомендации для принятия конкретных мер по охране редких и исчезающих видов, восстановлению их численности.

ЛИТЕРАТУРА

- Бобров А. Е. Род Голокучник. — В кн.: Флора европейской части СССР. Т. 1. Л., «Наука», 1974.
- Бобров А. Е. Род Краекучник. — В кн.: Флора европейской части СССР. Т. 1. Л., «Наука», 1974.
- Воробьев Д. П. Редкие виды во флоре Приморья и Приамурья. — В кн.: Вопросы ботаники на Дальнем Востоке. К 100-летию со дня рождения акад. В. Л. Комарова (1869—1969). Владивосток, 1969.
- Вульф Е. В. Род Штерибергия. — В кн.: Флора Крыма. Т. 1, вып. 2. Л., 1929.
- Гейдеман Т. С. О распространении некоторых редких видов лесных растений на территории Молдавских Кодр. — Изв. Молд. ФАН, 1960, т. 1, вып. 67.
- Гейдеман Т. С., Николаева Л. П. Редкие и исчезающие виды флоры Молдавии, подлежащие охране. — В кн.: Охрана природы Молдавии. Вып. 13. Кишинев, «Штиинца», 1975.
- Голубев В. Н. К методике количественного изучения редких и исчезающих растений флоры Крыма. — Бюл. Никитск. ботан. сада, 1977, № 1 (32).
- Горшкова С. Г. Род Зверобой. — В кн.: Флора СССР. Т. 15. М.—Л., изд-во АН СССР, 1949.
- Денисова Л. В., Белоусова Л. С. Об охране редких и исчезающих растений СССР. В кн.: Тезисы докладов V делегатского съезда ВБО. Киев, 1973.
- Денисова Л. В., Белоусова Л. С. Редкие и исчезающие растения СССР. М., «Лесная промышленность», 1974.
- Дубовик О. Н. Редкие виды растений Донецкой лесостепи и необходимость их охраны. — В кн.: Зеленое строительство в степной зоне УССР. Киев, «Наукова думка», 1970.
- Зузулин Г. М., Пашков Г. Д. Охрана редких растений Ростовской области. —

В кн.: Географические проблемы изучения и освоения природных ресурсов Нижнего Дона и Северного Кавказа. Ростов-на-Дону, изд-во Ростовск. ун-та, 1971.

Каплуновский П. С. О дикорастущем волчегоннике *Daphne altaica* как новом виде для флоры Крыма. — «Ботан. журн.», 1967, т. 52, № 6.

Кильдюшевский В. В защиту флористических обследований по квадратам. — «Ботан. журн.», 1973, т. 58, № 4.

Клеопов Ю. Д., Гринь Ф. О. Про умови росту та історію *Euonymus nana* Bieb. в Понтіїській області. — Вісник Київського ботан. саду, 1933, № 16.

Котов М. И. Редкие, эндемичные и исчезающие виды растений УССР и необходимость их охраны. — «Охрана природы и заповедное дело в СССР», 1962, № 7.

Котов М. И. Новый вид — волчегонник крымский и его генетические связи. — «Ботан. журн.», 1970, т. 55, № 9.

Котов М. И., Заверуха Б. В., Шеляг-Сосонко Ю. Р. и др. Список редких и исчезающих видов Украины и Молдавии. — В кн.: Красная книга. Л., «Наука», 1975.

Леонова Т. Г. О распространении бересклетов в СССР и сопредельных странах. — В кн.: Ареалы растений флоры СССР. Л., 1965.

Леонова Т. Г. Бересклеты СССР и сопредельных стран. Л., «Наука», 1974.

Лукс Ю. А., Крюкова И. В. К вопросу об охране редких и ценных растений флоры Крыма. — «Ботан. журн.», 1972, т. 57, № 3.

Лукс Ю. А., Крюкова И. В. Редкие и исчезающие растения флоры Крыма, подлежащие заповедной охране. — «Ботан. журн.», 1973, т. 58, № 1.

Лукс Ю. А., Крюкова И. В., Привалова Л. А. Растения флоры Крыма, рекомендуемые для заповедной охраны. — Бюл. Никитск. ботан. сада, 1975 г. № 3 (28).

Станков С. С. Род *Кахрис*. — В кн.: Флора Крыма. Т. 2, вып. 3. М., 1953.

Тахтаджян А. Л. Красная книга. Список дикорастущих видов флоры СССР, нуждающихся в охране. Л., «Наука», 1975.

Троицкий Н. Подземные цветы. — «Журнал Русского бот. об-ва», 1925, т. 10, № 5—4.

Цвелев Н. Н. О некоторых более редких растениях европейской части СССР. Новости систематики высших растений. Л., «Наука», 1969.

Чопик В. И. Рідкісні рослини УРСР та їх охорона. Київ, 1968.

Чопик В. И. Рідкісні рослини України. Київ, «Наукова думка», 1970.

Чопик В. И. Актуальні питання охорони рослин. — «Укр. ботан. журн.», 1976, т. 33, № 5.

Lungu G. *Euonymus nanus* Bieb. din mlastina turboasi de la Cristi sorul, Neagra Brostenilor Lucralile Gridini bot. Bucuresti, 1966 (1967).

Soran V. A., Fabian E., Teodorescu B., Diaconeascu O. *Euonymus nana* Bieb. in flora R. P. R. comunicirle Acad. R. P. R. 7, 8, 1957.

V. M. KOSSYKH

SIZE AND STRUCTURE OF POPULATIONS OF SOME RARE AND VANISHING SPECIES IN THE CRIMEAN FLORA

SUMMARY

Data on quantitative composition and structure of populations of some rare and vanishing species having been included in the Red Books of USSR and Ukrainian SSR are discussed, the methods of conservation and regeneration of population sizes of these species are substantiated. Three species new to the Crimean flora are described, as well as new sites of few very rare species are presented.

ВОЗРАСТНОЙ СПЕКТР ПОПУЛЯЦИИ РЕЛИКТА ЛАДАНИКА КРЫМСКОГО (*Cistus tauricus* J. et C. Presl.) В МОЖЖЕВЕЛОВО-ДУБОВЫХ ЛЕСАХ ЮЖНОГО БЕРЕГА КРЫМА

И. В. ГОЛУБЕВА,
кандидат биологических наук

Реликт третичного периода — Ладанник крымский — распространен в Советском Союзе в южном Крыму и в Западном Закавказье, а за его пределами — в Северной Палестине, в Малой Азии и на Балканском полуострове (Малеев, 1933; Вульф, 1944). На Южном берегу Крыма растет от мыса Айя до с. Малореченское, поднимаясь по склонам до высот 310, 550 и 660 м над уровнем моря (Патудин, 1969а, 1970). Здесь он нередко является главным компонентом третьего кустарникового яруса в оставшихся реликтовых лесах из можжевельника высокого с небольшой примесью дуба пушистого. Ладанник крымский — ценная техническая культура, смола которой используется в парфюмерии как фиксатор ароматов, обладая в то же время и самостоятельными ароматическими свойствами. Известна и антибиотическая активность смолы к патогенным для человека микроорганизмам (Куликов, Патудин, Смолянская, 1971).

Естественные запасы ладанника крымского в южном Крыму, занимающие около 410 га (без заповеданных территорий на мысах Мартыян и Айя), эксплуатировались более 30 лет, особенно на Никитском, Краснокаменском и Кагельском участках (Патудин, 1970). Сырьем служат молодые стебли и листья, содержащие до 3—5% смолы. Однако в результате интродукционной и селекционной деятельности Никитского сада для культуры рекомендованы более смолоносные виды ладанника и его новые сорта. И теперь встал вопрос о прекращении использования естественных зарослей ладанника крымского. Он отнесен к третьей категории видов в Каталоге редких, исчезающих и уничтожаемых растений флоры Крыма, рекомендованных для заповедной охраны (1975). Сохранение этого ценного реликта будет иметь также большое значение для дальнейшей селекционной работы и в ассортименте противозеронозных растений для южных склонов побережья.

Возрастная структура и динамика численности ценопопуляций в многолетнем ряду являются объективными показателями жизнеспособности вида, его положения в ценозе и перспектив дальнейшего развития. Учение о ценопопуляциях, разработанное крупным отечественным фитоценологом Т. А. Работновым (1945, 1950а, б), заняло одно из центральных мест в общей теории геоботаники. В течение последних 10—15 лет Т. А. Работновым (1964, 1969, 1974, 1975) и последователями его учения (Уранов, 1975; Уранов и Смирнова, 1969; Загульнова, 1971; Жукова и Ермакова, 1967, и др.) сформулированы основные понятия теории и определены границы соприкосновения и взаимосвязанности учения о ценопопуляциях с биоморфологией и частными разделами геоботаники — луководством, болотоведением, лесоводством и т. д.

Под ценопопуляцией понимается совокупность особей данного вида в пределах одного ценоза (Корчагин, 1964). Изучение ценопопуляций неразрывно связано с исследованием большого жизненного цикла и разделением возрастных состояний, диагностика которых сильно варьирует у разных биоморф. Возрастная группа особей объединяет растения одного возрастного состояния, но с разными абсолютным возрастом и жизненностью. Распределение всех особей ценопопуляции по возрастным группам называется их возрастным спектром.

Популяции обладают ярко выраженной динамичностью. Численность и возрастной состав популяций подвержены непрерывным изменениям: сезонным, флюктуационным, сукцессионным (Работнов, 1969). Сезонные изменения особенно характерны для численности всходов и запаса живых семян в почве, а также для групп виргинильных особей. Флюктуации представляют собой разноориентированные изменения по годам численности и состава популяций основных компонентов фитоценозов. В связи с этим различаются популяции с устойчивым семенным размножением равномерного возрастного состава и неустойчивым (эпизодическим) семенным размножением прерывистого возрастного состава. Сукцессии, как правило, происходят в сочетании с флюктуациями, поэтому логично предположение о сложности динамических процессов в популяциях и большом многообразии возрастных спектров в пределах трех основных типов — инвазионных, нормальных и регрессивных ценопопуляций.

Инвазионная ценопопуляция еще не способна к самоподдержанию и зависит от заноса зачатков извне, она состоит преимущественно из молодых (прегенеративных) особей. Нормальная ценопопуляция способна к самоподдержанию семенным или вегетативным путем либо тем и другим вместе. Различают нормальные полночленные или неполночленные ценопопуляции (Уранов, 1975). Регрессивная ценопопуляция не обладает способностью к самоподдержанию и зависит от заноса семян извне, она состоит преимущественно из старых генеративных и сенильных (отмирающих) особей.

Для оценки положения, которое занимает ладанник крымский в различных фитоценологических условиях Южного берега Крыма, в 1975—1976 гг. проводилось изучение его ценопопуляций в Государственном заповеднике «Мыс Мартьян».

Большой жизненный цикл ладанника крымского исследовался на массовом материале живых растений. Собранные количественные показатели по структуре особей в различных возрастных состояниях позволили найти определяющие их признаки, по которым выделено семь возрастных групп.

Всходы. Семена ладанника крымского могут прорасти осенью и весной. Всходы характеризуются наличием функционирующих семядолей. Семядоли одинаковые, продолговатые, слабо опушенные, с желтками длиной 5—7 мм и до 2 мм шириной. К моменту их отмирания, через 3—5 месяцев, растения имеют очень короткий главный побег (до 20—25 мм высотой) с четырьмя — восемью настоящими супротивно расположенными ланцетовидными листьями. Ширина листьев 3—4 мм, длина 6—8 мм. Корневая система имеет один главный корень длиной 50—60 мм, разветвленный в верхней части.

Ювенильные растения. В этот период растения переходят полностью на самостоятельное корневое питание. Главный побег нарастает моноподиально и может образовывать только боковые побеги обогащения, которые быстро, через 1—3 года, отмирают. Продолжительность ювенильного периода длится от трех до пяти лет. Высота растений

сильно варьирует — от 1,5—2 до 20 см, реже достигает более 20 см, что свидетельствует и о различной жизненности особей.

Имматурные растения. На третьем-пятом году жизни пробуждаются спящие почки в основании главного побега. Они дают начало первым скелетным осям второго порядка. Образование куста знаменует переход растений в имматурный период. Главный побег продолжает нарастать моноподиально. Высота растений колеблется от 20 до 30 см. Корневая система остается стержневой, но в первой трети главного корня на среднекрутых и крутых склонах нередко образуются боковые горизонтальные корни, простирающиеся на значительные расстояния. На них могут формироваться придаточные почки возобновления, дающие корнеотпрысковые побеги, по размерам почти не отличающиеся от семенных ювенильных растений. Продолжительность имматурного периода не превышает трех лет, так как зацветание особей наблюдалось на пятом-седьмом году жизни. Таким образом, для имматурных растений характерно наличие нескольких моноподиальных нарастающих скелетных осей с побегами обогащения и образование горизонтальных боковых корней.

Взрослые растения. Генеративный период развития ладанника крымского продолжается в условиях естественных местообитаний до 15—30 и более лет. Это наиболее сложный период в морфогенетическом развитии.

С началом цветения скелетные оси переходят к симподиальному нарастанию, усиливается их ветвление, так как вместо одного побега, заканчивающегося цветком или соцветием, образуются два побега замещения из каждой второй-третьей пары листьев. Развитие побегов замещения начинается в период бутонизации, из боковых почек на текущем приросте. После созревания семян генеративный побег отмирает до второй-третьей пары листьев, четвертая пара отмирает вместе с цветоносом. Это значительное ежегодное отмирание не только цветоножки, но и почти половины вегетативной основы генеративного побега позволяет говорить о полукустарниковой экобиоморфе ладанника крымского. Начало цветения особей иногда происходит без прохождения имматурной стадии. Встречались сильные одноосные ювенильные особи, зацветавшие на пятом-шестом году жизни. Группа взрослых растений ладанника отличается большим многообразием жизненного состояния. Это связано со старением, с постепенным усилением отмирания побегов обогащения, отдельных ветвей системы генеративных побегов и, наконец, самих скелетных осей. Процессы старения могут начинаться в разном абсолютном возрасте, что связано с условиями произрастания популяции или даже отдельных ее экземпляров. Поэтому в основу разделения группы взрослых растений на три подгруппы брались признаки жизненности и степень отмирания надземной сферы.

Молодые взрослые особи характеризуются высокой жизненностью, куст не имеет ни одной отмершей скелетной оси, а диаметр их в основании не превышает 10 мм.

Средневозрастные экземпляры также обладают высокой жизненностью, но среди скелетных осей появляются одна-две отмершие. Диаметр их колеблется от 11 до 30 мм.

Старые взрослые растения характеризуются значительным преобладанием отмерших побегов. Среди них могут быть, особенно в неблагоприятные по погодным условиям годы, нецветущие растения. У средневозрастных и старых особей наблюдалось укороение лежащих побегов, засыпанных почвой. Общая высота кустов в этот период колеблется

от 50 до 115 см. Число скелетных осей — от 1 до 14, а число цветков на один куст — от 3 до 122 (197).

Сенильные растения. По мере старения жизнеспособность кустов быстро снижается, отмершие побеги преобладают, их жизнь нередко поддерживают побеги, возникающие из спящих почек на старых участках скелетных осей. Цветение у таких особей, как правило, отсутствует.

В результате визуальной оценки обилия ладанника во всех сообществах можжевельниковой и дубовой формации на территории заповедника установлено, что в первой преобладают ассоциации (65% общего их числа) с третьим ярусом из ладанника при обильном, менее обильном и рассеянном распределении. В сообществах же дуба пушистого данный кустарник встречается очень редко или единично. Для количественного учета популяций в наиболее характерных сообществах были заложены шесть трансектов площадью от 30 до 150 м².

Возрастные спектры изученных популяций представлены в таблице 1. Поскольку число всходов на единицу площади наиболее изменчиво и может дать объективные представления только в многолетней динамике, эта группа из таблицы выведена.

Популяция I изучалась в ассоциации можжевельника высокого с единичным участием дуба и ярусом ладанника на крутом (30—50°) выпуклом склоне юго-восточной экспозиции. Почвы перегнойно-карбонатные каменисто-щебнистые и коричневые щебнисто-каменистые. Высота первого яруса 8—10 м, сомкнутость 0,4—0,5. Во втором ярусе сомкнутость 0,1—0,2, высота 1,0—1,5 (2) м. Популяция представлена полным возрастным спектром нормального типа. Несмотря на то, что в предыдущие сухие и очень сухие годы отмерло 30% всего состава особей, главным образом средневозрастных и старых, настоящий возрастной спектр (с учетом только живых особей) свидетельствует о высокой жизнеспособности популяции. Преобладающей группой являются молодые взрослые растения, максимальная высота которых достигает 70 см, а число скелетных осей варьирует в среднем от 3 до 14. Значительное место в популяции принадлежит ювенильным экземплярам, а старые взрослые составляют половину числа ювенильных. Соотношение виргинильных и взрослых особей выражается как 1:3,3. Учитывая небольшую продолжительность виргинильного периода, такое соотношение представляется весьма оптимальным. В связи с тем, что на этом участке были обнаружены корневые отпрыски и отводки, можно предположить, что часть имматурных и взрослых экземпляров имеет вегетативное происхождение. Последнее говорит о высокой приспособляемости ладанника к условиям крутого разрушающегося склона, где он, несомненно, выполняет противозерозионную роль. Учет всходов весной 1977 г. показал, что число их в данной ассоциации сильно варьирует: от 5—9 до 64 экземпляров на 1 м².

Популяция II изучалась в можжевельниково-дубовой ассоциации с подлеском из можжевельника колючего на выпуклом водоразделе юго-восточной экспозиции с крутизной склона 10—20°. Почвы красновато-коричневые маломощные. Первый ярус высотой 8—12 м дает сомкнутость крон 0,5, второй ярус высотой 0,7—1,6 (2) м с сомкнутостью крон 0,1—0,3. Третий ярус образует ладанник. В возрастном спектре его популяции отсутствует группа имматурных растений. Сравнительно небольшое число ювенильных экземпляров (8%), отсутствие группы, переходной к взрослым, наличие всего 12% молодых взрослых растений, а также общее соотношение виргинильных и взрослых как 1:14, говорит об очень слабом, эпизодическом семенном возобновлении и о зна-

Таблица 1

Возрастной спектр популяций ладанника крымского в шести ассоциациях заповедника «Мыс Мартьян» (площадь учета приведена к 30 м², 1976 г.)

Популяция	Виргинильные				Взрослые генеративные				Всего живых кустов		Мертвые кусты		Соотношение виргинильных и взрослых ген особей		
	ювенильные		имматурные		молодые		средневозрастные		старые		число	процент		число	процент от общего числа попул.
	число	процент	число	процент	число	процент	число	процент	число	процент					
I	16	18	4	5	48	57	9	11	8	9	85	100	51	30	1:3,3
II	7	8	—	—	11	12	36	39	37	41	91	100	15	13	1:14
III	3	7	—	—	10	24	26	62	3	7	42	100	8	16	1:13
IV	3	6	—	—	25	46	25	46	1	2	54	100	4	7	1:17
V	—	—	—	—	20	25	40	51	19	24	79	100	36	31	—
VI	—	—	—	—	1	14,5	5	71	1	14,5	7	100	4	36	—

чительном отмирании растений в ранние периоды вегетативного развития. Во всех трех подгруппах взрослых растений отмечены экземпляры с одной скелетной осью высотой от 18 до 75 см, что показывает небольшую «мощность» данной популяции и невысокую ее жизненность. Последняя может определяться слабым семенным возобновлением (в 1977 г. было обнаружено только 2—3 всхода на 1 м²), медленным развитием особей в ювенильный период с переходом к цветению одноосных экземпляров и быстрым наращиванием в кусте отмирающих структур. Однако небольшое число особей, отмерших в предыдущие годы (13%), по сравнению с живыми взрослыми экземплярами позволяет популяцию в целом отнести к нормальному типу с неполночленным составом.

Популяция III является компонентом сосново-дубовой ассоциации с единичным участием можжевельника высокого, с подлеском из можжевельника колючего и коротконожковым травостоем на пологом склоне юго-восточной экспозиции. Почвы коричневые, маломощные. Первый ярус высотой 8—12 м при сомкнутости 0,3—0,4. Второй ярус высотой 1,5—2,0 м при сомкнутости 0,2. Ладанник встречается редко. По одинаково небольшому числу ювенильных и старых растений в этой популяции и сравнительно невысокому проценту молодых взрослых экземпляров (24%) при 62% средневозрастных особей можно предположить, что средняя продолжительность жизни куста в этих условиях не превышает 20—30 лет, а более старые растения здесь единичны. Анализ отмерших кустов, составивших 16% всей численности популяции, подтверждает это предположение, так как большинство из них относится также к средневозрастной подгруппе. Соотношение виргинильных и взрослых растений как 1:13 говорит об эпизодическом семенном возобновлении. В 1977 г. не было обнаружено всходов. Незначительное участие в популяции старых растений при доминировании молодых и средневозрастных указывает на ее нормальный тип, но, как и в предыдущей популяции, с неполночленным составом. Быстрое отмирание растений, слабое семенное возобновление, преобладание кустов с двух-трехскелетными осями при их высоте от 13 до 85 см свидетельствует о невысокой жизненности популяции.

Популяция IV изучалась в земляничниково-дубово-можжевельниковой ассоциации с подлеском из можжевельника колючего, третьим ярусом ладанника и вяза на крутом вогнутом приморском склоне южной экспозиции. Крутизна 50°. Почвы перегнойно-карбонатные каменисто-щебнистые, эродированные. Высота первого яруса 8—10 м, сомкнутость 0,3. Во втором ярусе сомкнутость 0,1—0,2, высота 1,0—2,0 м. По возрастному спектру эта популяция близка к предыдущей, хотя и отличается некоторыми показателями, свидетельствующими о ее более высокой жизненности. В ней одинаковое число молодых и средневозрастных растений, старые почти отсутствуют, наполовину меньше мертвых кустов. Высота кустов варьирует от 12 до 80 см, число скелетных осей — от двух до пяти. Всходов в 1977 г. было обнаружено от 5 до 24 экземпляров на 1 м². Это позволяет предполагать, что в ближайшие годы возрастет число ювенильных и восстановится группа имматурных растений.

Популяции V и VI являются регрессивными, отличаясь друг от друга лишь по численности.

Многочисленная популяция V изучалась в ассоциации дуба пушистого с единичным участием можжевельника высокого, с подлеском из можжевельника колючего и коротконожковым травостоем на средне-крутом южном склоне (20—30°). Почвы красновато-коричневые маломощные. Первый ярус — высота 8—12 м, сомкнутость 0,5. Второй ярус

высотой 1,5—2 м при сомкнутости 0,1—0,3. Третий ярус образует ладанник.

Полное отсутствие виргинильной группы и около трети общего числа отмерших растений позволяют предполагать постепенное отмирание данной популяции. Подтверждение этому дает и полное отсутствие всходов при учете 1977 г. Высота кустов в этой популяции достигает 100 см. Необходимо сделать оговорку о том, что высота кустов ладанника при лучшем его жизненном состоянии не превышает 80 см.

Популяция VI — самая малочисленная из изученных, входит в состав можжевельново-сосново-дубовой ассоциации с подлеском из грабника и можжевельника колючего и коротконожковым травостоем, занимающей часть пологого прибалочного склона южной экспозиции. Почвы серо-коричневые, коричневые маломощные. Высота первого яруса — 8—12 м, сомкнутость 0,5—0,6, второго яруса — 1,5—3,5 м, сомкнутость 0,2—0,4. Ладанник встречается редко.

Здесь так же, как и в предыдущей популяции, в 1977 г. не было обнаружено всходов, высота кустов при минимальном числе скелетных осей (2—3) превышает 90 см. Возрастной спектр этой популяции позволяет предсказать довольно скорую гибель сохранившихся пока растений. По всей вероятности, этому будет способствовать дальнейшее разрастание грабника.

Таким образом, на основании соотношения возрастных групп в популяциях ладанника крымского выявлены различная жизненность популяций и положение, которое они занимают в фитоценозах можжевельника высокого и дуба пушистого в настоящее время с предсказанием на ближайшее будущее.

Большое значение для объяснения колебаний численности возрастных групп популяций имеет познание эколого-биологических особенностей видов.

Ладанник крымский — летне-зимнезеленый кустарник поздневесенне-раннелетнего ритма цветения. По отношению к солнечной радиации, влажности и низким температурам он отнесен к гелиофитам, ксерофитам, способным выдерживать морозы до —15° (Патудин, 1971).

Первая зимне-весенняя генерация побегов обычно всегда развивается в благоприятные по увлажнению месяцы (с февраля—марта), у взрослых экземпляров она связана и с развитием неспециализированных генеративных побегов. В период цветения — в апреле—мае, когда рост побегов первой генерации уже прекращается, на текущем приросте образуются боковые силлептические побеги весенне-летней генерации. Первая генерация листьев сбрасывается в засушливый летний период (в июне—июле), вторая может оставаться зеленой до сентября—октября, когда при благоприятных условиях начинает развиваться третья осенне-зимняя генерация, или до марта—апреля в засушливые годы, когда третья генерация отсутствует вовсе. Обильное вторичное цветение 1976 г., вызванное внеочередным развитием генеративной сферы, по нашему мнению, доказывает, что для засушливых субтропиков с умеренными осенними осадками бурный рост побегов и листьев третьей генерации — явление незакономерное. В особенно сухие годы (например, в 1973—1975 гг., табл. 2) весенне-летняя генерация побегов развивается очень плохо, о чем свидетельствует небольшой прирост побегов за эти же годы (табл. 3). В сухие и жаркие годы, кроме этого, наблюдается массовое летнее сбрасывание листьев не только первой, но частично и второй генерации. Общее ослабление растений приводит к массовому отмиранию старых и нередко средневозрастных особей. Замеры прироста осенью 1976 г. и весной 1977 г. показали, что величина прироста

Таблица 2

Некоторые климатические показатели за 4 года по сезонам
и средние многолетние данные

Год и сезон	Сумма осадков, мм	Среднесуточная температур. воздуха, °C	Миним. температур. воздуха, °C	Максим. температур. воздуха, °C
По многолетн. данным	577	12,5	-14,4(1929)	36(1971)
1973				
Декабрь — февраль	92,3	3,8	-11,2	16,4
Март — май	86,6	10,15	1,9	25,5
Июнь — август	69,8	20,8	11,5	29,2
Сентябрь — ноябрь	109,1	12,13	-1,4	29,8
1974				
Декабрь — февраль	171,5	3,16	-6,4	14,5
Март — май	134	9,4	-1,1	23,7
Июнь — август	45,4	21,4	13,2	33,0
Сентябрь — ноябрь	91,1	15,2	1,3	29,6
1975				
Декабрь — февраль	249,8	4,1	-4,8	14,0
Март — май	68,1	11,76	-3,5	26,8
Июнь — август	16,9	22,9	13,6	32,5
Сентябрь — ноябрь	102,3	13,8	0,1	30,4
1976				
Декабрь — февраль	206,3	2,03	-14,5	13,3
Март — май	37,5	10,03	-4,0	24,6
Июнь — август	109,0	20,2	14,5	30,4
Сентябрь — ноябрь	151,7	11,7	-1,3	24,7
1977				
Декабрь — февраль	210,5	4,86	-5,6	19,6
Март — апрель	122,2	8,3	-2,0	25,1

Таблица 3

Величина прироста скелетных осей (средняя арифметическая из 30 измерений, в см)

Год и сезон	Число скелетных осей на один куст			
	1	2	3	4
1973	2,172	3,095	3,6	—
1974	2,34	5,0	8,25	—
1975	2,92	4,5	7,8	—
Весна 1976	2,99	4,76	4,0	—
Осень 1976	1,022	1,045	1,226	1,266
Весна 1977	10,93	11,73	11,76	22,4

в некоторые годы может увеличиваться в 2—4 раза. Такое периодическое повышение жизнеспособности популяций во влажные годы обеспечивает эпизодическое выравнивание их возрастного спектра. Обильное цветение и высокая урожайность семян в популяциях ладанника на Южном берегу Крыма в последнее десятилетие отмечались только в 1973 и 1977 гг. Частые неурожаи, несомненно, вызывают ограничение семенного возобновления, однако разнокачественность семян, большой процент твердосемянности — от 64 до 99% (Патудин, 1969б, 1971) — обеспечивают сравнительно константный запас семян в почве, который при наиболее благоприятных гидротермических условиях осени и весны восстанавливает численность всходов. Таким образом, семенное возобновление популяций ладанника прямо не связано с урожайностью предыдущего года. Прорастание семян в природных условиях происходит при

температуре от 2 до 12°, но при прогревании семян, находящихся в почве, до 30—50° на южных хорошо инсолируемых склонах наблюдается массовое появление всходов. По всей вероятности, этими особенностями биологии семян можно объяснить полноценный состав популяции I на южном крутом склоне, а также массовое появление всходов на пожарыше в можжевельново-дубовом сообществе с ярусом ладанника.

На основании приведенного анализа возрастной структуры ценопопуляций и некоторых эколого-биологических особенностей ладанника крымского в различных фитоценологических условиях следует признать его устойчивое положение в реликтовых можжевельновых лесах и постепенное изреживание и отмирание популяций в сообществах дуба с густым грабинниковым подлеском. Таким образом, наиболее эффективной мерой охраны изученного реликта является заповедание пока еще сохранившихся участков естественной растительности коренного типа на Южном берегу Крыма.

Обнаруженная на эродированных южных склонах способность ладанника к вегетативному размножению свидетельствует о его противозерозионных свойствах и позволяет говорить о необходимости разработки агротехники выращивания этого вида в культуре для закрепления осыпных щебнистых склонов.

ЛИТЕРАТУРА

- Вульф Е. В. Историческая география. М.—Л., 1944.
 Жукова Л. А., Ермакова И. М. Изучение возрастного состава луговика дернистого на пойменных и материковых лугах Московской области.—В кн.: Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М., 1967.
 Заугольнова Л. Б. Численность и возрастные спектры ценопопуляций ясеня обыкновенного в фитоценозах лесной и лесостепной зон европейской части СССР.—Бюл. МОИП, 1971, № 6.
 Каталог редких, исчезающих и уничтожаемых растений флоры Крыма, рекомендуемых для заповедной охраны, Ялта, 1975.
 Куликов Г. В., Патудин А. В., Смолянская Г. И. Интродукция видов ладанника на Южном берегу Крыма.—Бюл. Главн. ботан. сада, 1971, 78.
 Малеев В. П. Можжевельный лес на мысе Мартыни в южном Крыму.—«Ботан. журн.», 1933, т. 18, № 6.
 Патудин А. В. О прорастании семян крымского ладанника.—Бюл. Никитск. ботан. сада, вып. 1969а, 1—2 (25).
 Патудин А. В. О возобновлении крымского ладанника на ЮБК. Научн. докл. высш. школы.—Биол. науки, 3, 1969б.
 Патудин А. В. Результаты от прорастания на крымский ладанник.—Бюлетен За развитито в ароматната промишленост, 1970 г. 8.
 Патудин А. В. Биология крымского ладанника (*Cistus tauricus* J. et C. Presl.).—Труды Никитск. ботан. сада, 1971, т. 54.
 Работнов Т. А. Биологические наблюдения на субальпийских лугах Северного Кавказа.—«Ботан. журн.», 1945, т. 30, № 4.
 Работнов Т. А. Жизненный цикл травянистых многолетних растений в луговых ценозах.—Труды ботан. ин-та АН СССР, 1950 а, сер. III, геоботаника, № 6.
 Работнов Т. А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии.—«Проблемы ботаники», 1950б, т. 1 (4).
 Работнов Т. А. Определение возрастного состава популяций видов в сообществе.—В кн.: Полевая геоботаника. Т. 3. М.—Л., 1964.
 Работнов Т. А. Некоторые вопросы изучения ценологических популяций.—Бюл. МОИП, отд. биол. 1969, № 74 (1).
 Работнов Т. А. Луговоеведение. М., изд-во МГУ, 1974.
 Работнов Т. А. Изучение ценологических популяций в целях выяснения «стратегии жизни» видов растений.—Бюл. МОИП, отд. биол., 1975, 80.(2).
 Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов.—Научн. докл. высшей школы. Сер. биол. науки, 1975, № 2.
 Уранов А. А., Смирнова О. В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений.—Бюл. МОИП, отд. биол., 1969, 80 (2).

AGE SPECTRUM OF A RELICT (CISTUS TAURICUS J. ET C. PRESL.)
POPULATIONS IN JUNIPER-OAK FORESTS OF THE CRIMEAN
SOUTHERN COAST

SUMMARY

Cistus tauricus has been included in the third group of species which number is decreased in the Crimea. Study of morphogenesis in order to single out the age states of populations, analysis of their age spectra and involving of ecologo-biological observations allowed to substantiate the protection measures of this relict under conditions of juniper-oak forests which remained on the Crimean Southern coast as a forest-reserve. *C. tauricus* is recommended to be employed in culture for fixation of eroded slopes.

УДК 581 (524+543) (477.75)

Эколого-биологические особенности растений и растительных сообществ Крымской яйлы. Голубев В. Н. Труды Государственного Никитского ботанического сада, 1978, т. 74, с. 5.

Дается детальная эколого-эдафическая характеристика исследованных ассоциаций, обзор взглядов на классификацию и ординацию растительности и обосновывается выделение ее основных синтаксонов на яйле. Приводятся данные об общем габитусе, структуре корневой системы, надземных и подземных побегов, способах возобновления, цикличности развития, типах роста, длительности вегетации, ритмах и длительности цветения, характере зимнего покоя и способах перезимовки растений яйлы. Охарактеризованы сезонная смена аспектов разных ассоциаций и кривые их цветения. Указан количественный состав сообществ яйлы по биоморфологическим признакам компонентов.

Таблиц 21, иллюстраций 22, библиография 109 названий.

УДК 581.442 : 582.542.1/2 (477.75)

О росте вегетативных побегов злаков и осоки в условиях юго-восточного Крыма. Голубев В. Н., Лялин Г. С. Труды Государственного Никитского ботанического сада, 1978, т. 74, с. 71.

Описаны закономерности линейного прироста, отмирания и изменения суммарной длины живых частей листьев побегов типчака, ковра берегового, бородача кровоостанавливающего и осоки вытянутостолбиковой в ассоциациях шиблякового типа восточнее г. Алушты. Наибольшие показатели декадного прироста и запаса живых частей листьев приходятся на вторую половину апреля — май, частично на первую декаду июня. Для шибляков юго-восточного Крыма это время является периодом эколого-фитоценологического оптимума. Показаны изменения кривых роста одних и тех же видов в разных природно-растительных зонах Крыма.

Иллюстраций 1, библиография 5 названий.

УДК 581.543 (477.75)

Вторичное цветение растений горного Крыма. Голубева И. В., Голубев В. Н. Труды Государственного Никитского ботанического сада, 1978, т. 74, с. 75.

Приводятся биоморфологический анализ, классификация и количественный состав вторично цветущих растений можжевельно-дубовых лесов приморского пояса Южного берега Крыма и нагорной луговой степи Никитской яйлы. Выявлены особенности распределения растений повторного цветения по основным биоморфам, типам структуры побегов, ритмам цветения, экологическим типам водного режима, типам ареалов. Определяются роль и значение вторичного цветения растений в экологии растительных сообществ и возможности для практического использования этого явления.

Таблиц 3, библиография 2 названия.

УДК 581.524 : 502.743 (477.75)

Численность и структура популяций некоторых редких и исчезающих видов флоры Крыма. Косых В. М. Труды Государственного Никитского ботанического сада, 1978, т. 74, с. 85.

Обсуждаются данные о количественном составе и структуре популяций некоторых редких и исчезающих видов, включенных в Красные книги СССР и УССР, обосновываются методы охраны и восстановления численности популяций этих видов. Приводятся 3 новых вида для флоры Крыма и новые местонахождения ряда очень редких видов.

Таблиц 1, библиография 32 названия.

Возрастной спектр популяций реликта ладанника крымского (*Cistus tauricus* J. et Presl.) в можжевельново-дубовых лесах Южного берега Крыма. Голубева И. В. Труды Государственного Никитского ботанического сада, 1978, т. 74, с. 91.

Ладанник крымский включен в третью группу видов, сокращающихся в Крыму по численности. Изучение морфогенеза с целью выделения возрастных состояний популяций, анализ их возрастных спектров и привлечение эколого-биологических наблюдений позволило обосновать меры охраны этого реликта в условиях заповедания оставшихся на Южном берегу Крыма можжевельново-дубовых лесов. Рекомендуется использовать ладанник крымский в культуре для закрепления эродированных склонов.

Таблиц 3, библиография 19 названий.

СОДЕРЖАНИЕ

Голубев В. Н. Эколого-биологические особенности растений и растительных сообществ Крымской яйлы	5
Голубев В. Н., Лялин Г. С. О росте вегетативных побегов злаков и осоки в условиях юго-восточного Крыма	71
Голубева И. В., Голубев В. Н. Вторичное цветение растений горного Крыма	75
Косых В. М. Численность и структура популяций некоторых редких и исчезающих видов флоры Крыма	85
Голубева И. В. Возрастной спектр популяций реликта ладанника крымского (<i>Cistus tauricus</i> J. et C. Presl.) в можжевельново-дубовых лесах Южного берега Крыма	91
Рефераты	101

CONTENTS

Golubev V. N. Ecologo-biological characters of plants and plant communities of the Crimean Yaila	5
Golubev V. N., Lyalin G. S. On growth of vegetative shoots of grasses and sedge under conditions of the south-east Crimea	71
Golubeva I. V., Golubev V. N. Reflorescence in the Mountain Crimean plants	75
Kossykh V. M. Size and structure of populations of some rare and vanishing species in the Crimean flora	85
Golubeva I. V. Age spectrum of a relict (<i>Cistus tauricus</i> J. et C. Presl.) populations in juniper-oak forests of the Crimean Southern Coast	91
Synopses	101

ПЕЧАТАЕТСЯ ПО ПОСТАНОВЛЕНИЮ РЕДАКЦИОННО-
ИЗДАТЕЛЬСКОГО СОВЕТА НИКИТСКОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА

БИОЭКОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ И ФИТОЦЕНОЗОВ КРЫМА

Труды, том LXXIV

Ответственный за выпуск доктор биологических наук
В. Н. Голубев

Редактор Н. К. Секуров
Технический редактор Н. Д. Крупская
Корректор Д. И. Заславская

Сдано в производство 06.01.78. Подписано к печати 20.10.78.
БЯ 03550. Формат бумаги 70×100¹/₁₆. Бумага типографская № 1. Объем:
6,5 физ. п. л., 8,1 уч.-изд. л. Тираж 500 экз. Заказ № 33. Цена 60 коп.

Типография издательства «Таврида» Крымского обкома Компартии
Украины: Симферополь, проспект им. Кирова, 32/1.