

УДК 581. (477.75)

DOI 10.36305/0201-7997-2019-149-96-112

КОМУ В СОСНЯКЕ ЖИТЬ ХОРОШО? СООБЩЕСТВА АССОЦИАЦИИ *SALVIO TOMENTOSAE-PINETUM PALLASIANAE* KORZH. 1984 НА ГРАДИЕНТАХ ФАКТОРОВ СРЕДЫ**Владислав Вячеславович Корженевский, Юрий Владимирович Плугатарь, Юлия Владиславовна Корженевская****ФГБУН «Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН»
пгт. Никита, г. Ялта, 298648, Россия e-mail: herbarium.47@mail.ru**

Аннотация. Цель. Проанализировать современное состояние сообществ крымскососновых лесов и дать прогноз возможных изменений на тренде глобальных климатических перестроек. **Материалы и методы.** Объект исследований - фитоценоз (номенклатурное описание ассоциации), описанный в Ялтинском амфитеатре на высоте 1000 м над уровнем моря. Расчёт плотности упаковки видов на градиентах факторов среды выполнен с использованием оригинальной программы «Pover». Унифицированную информацию о размещении видов растений вдоль градиентов факторов-условий и факторов-ресурсов (освещённость-затенение, терморегим, криорежим, увлажнение, переменность увлажнения, кислотность субстрата, солевой режим (анионный состав), содержание карбонатов, содержание азота, гранулометрический (механический) состав (порозность) субстрата) получали из базы данных «Экодата». **Результаты.** Наиболее уязвимым сообществом станет при изменении ценотического фактора «освещение-затенение» со значительным снижением поступления света на дневную поверхность. Сукцессионные перестройки фитоценозов могут вызвать повышение средней июльской температуры на 2,4 градуса, превысив допустимый уровень толерантности для данного фитоценоза. Другие факторы-условия и факторы-ресурсы имеют значительный запас прочности.

Ключевые слова: крымскососновые леса, факторы-условия, факторы-ресурсы, толерантность, градиенты среды, оптимум, «коридор комфортности»

Введение

Прогнозируемое глобальное изменение климата неуклонно повлечёт за собой изменение структуры и состава растительных сообществ, как в широтном, так и в высотном направлениях. Темпы трансформации растительности контролируются целым рядом показателей, среди которых наиболее существенным является показатель толерантности к стрессовым (экстремальным) значениям параметров среды. Известно, что положение особей и популяций видов на градиентах среды описывается колоколообразной кривой с минимальным, оптимальным и максимальным значениями. В сообществах виды упаковываются (дифференцируются) для исключения «жесткой» конкуренции. Реально это происходит путём смещения точки оптимального значения вдоль вектора в одну или другую сторону на градиентах факторов-условий и факторов ресурсов от чего кривая плотности упаковки видов приобретает право- или левостороннюю асимметрию. Чем выше плотность упаковки, тем островеершинная будет кривая, и тогда говорят о положительном, а при плосковершинной кривой - отрицательном эксцессе. В любом случае, возможность адаптации видов определяется соотношением фундаментального значения вектора на градиенте фактора и реализованного уже в составе конкретного фитоценоза в реальном ландшафте.

Прогноз изменений климата чаще всего рассчитывают на основе использования глобальных моделей циркуляции атмосферы. Предполагают, что в средних широтах повышение температуры на 1-3,5°C в ближайшие сто лет будет эквивалентно смещению изотерм на 150–550 км по широте в сторону полюсов, или на 150–550 м по высоте. Соответственно предполагается и перестройка растительных сообществ. Скорость трансформации климата будет, по всей вероятности заметно выше, чем

темпы адаптации видов к новым условиям экотопов и ряд видов не сможет противостоять элиминации, по причине потери своей экологической ниши.

Комфортность отдыха в Крыму предопределяется растительным покровом Главной гряды, и в частности хвойными, крымскососновыми лесами. На южном макросклоне *Pinus nigra subsp. pallasiana* размещается в створе от 100 до 1240 м над уровнем моря [6, 9]. Благодаря этим лесам климат приобретает своеобразные бальнеологические свойства. В настоящей статье мы попытаемся проанализировать современное состояние сообществ крымскососновых лесов и дать прогноз возможных изменений на тренде глобальных климатических перестроек.

Объекты и методы исследований

Синтаксономически крымскососновые леса входят в класс *Erico-Pinetea* Horvat 1959 [14], обобщающий термофильные сообщества сосновых лесов южного макросклона Главной гряды Крымских гор. В составе класса порядок *Pinetalia pallasianae-kochianae* Korzh. 1998, представляющий сообщества хвойных лесов на известняках Главной гряды. Союз *Pinion pallasianae* Golubev et Korzh. 1984, обобщающий сообщества крымскососновых лесов на южном макросклоне, состоит из двух ассоциаций: *Fago-Pinetum pallasianae* Korzh. 1998 и *Salvio tomentosae-Pinetum pallasianae* Korzh. 1984 [15]. В настоящей работе речь пойдет о второй, то есть сосновых лесах без примеси другой породы в верхнем ярусе. Ареал крымской сосны в створе гор Могаби-Пендикюль (на западе) – цепь лакколитов Урага-Чамны-Бурун (на востоке) с высоты 400 м (как наименее затронутых антропогенным влиянием) до верхней границы леса (рис. 1).

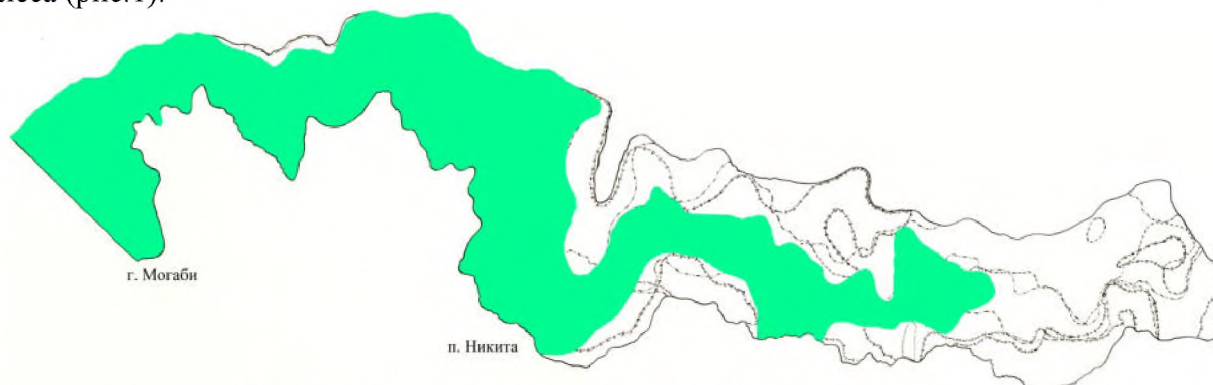


Рис. 1. Границы размещения лесов из сосны крымской на южном макросклоне Главной гряды Крымских гор.

Fig. 1. The boundaries of the distribution of forests of Crimean pine on the southern macro slope of the Main ridge of the Crimean Mountains.

Диагностическими видами ассоциации *Salvio tomentosae-Pinetum pallasianae* Korzh. 1984 выступают следующие таксоны: *Carex hallerana* Asso (за названием указано участие в баллах по шкале Ж. Браун-Бланке - 1), *Teucrium chamaedrys* L. (1), *Salvia tomentosa* Mill. (1), *Cotinus coggygia* Scop. (1), *Psephellus declinatus* (M.Bieb.) K. Koch (1), *Solidago virgaurea* subsp. *taurica* (Juz.) Tzvelev (1), *Echinops sphaerocephalus* L. (1), *Helianthemum nummularium* subsp. *grandiflorum* (Scop.) Schinz & Thell. (1), *Bupleurum falcatum* L. (1), *Rubus canescens* DC. (1); диагностические виды субассоциации: *Solidago virgaurea* subsp. *jailarum* (Juz.) Tzvelev (1), *Thymus roegneri* K. Koch (1), *Galium verum* L. (1), *Elymus reflexiaristatus* (Nevski) Melderis (1), *Pedicularis sibthorpii* Boiss. (1); диагностические виды союза: *Pinus nigra* J.F.Arnold subsp. *pallasiana* (Lamb.) Holmboe (5), *Brachypodium pinnatum* (L.) P.Beauv.(1), *Euphorbia amygdaloides* L. (1), *Lapsana communis* (L.) subsp. *intermedia* (M. Bieb.) Hayek (1), *Laser trilobum* (L.) Borkh. (1), *Physospermum cornubiense* (L.) DC. (2); диагностические виды

порядка и класса: *Galium mollugo* L. (1), *Laserpitium hispidum* M.Bieb. (1), *Poa longifolia* Trin. (1), *Cruciata taurica* (Willd.) Ehrend. (1); диагностические виды класса Querceto-Fagetea: *Acer campestre* L. (2), *Hieracium murorum* L. subsp. *gentile* (Boreau) Sudre (1); диагностические виды порядка Fagetalia: *Mercurialis perennis* L. (1); диагностические виды класса Quercetea pubescentis-petraea: *Rosa canina* L. (1), *Pyrus communis* L. (1), *Amelanchier ovalis* Medik. (1), *Imula ensifolia* L. (1), *Hypericum linarioides* subsp. *alpestre* (Steven) N.Robson (1); диагностические виды порядка Quercetalia pubescentis: *Sorbus domestica* L. (1); диагностические виды порядка Pinetalia: *Pyrola minor* L. (1); диагностические виды класса Trifolio-Geranietea: *Clinopodium vulgare* L. (1); диагностические виды класса Festuco-Brometea: *Scabiosa columbaria* L. (1), *Thalictrum minus* L. (1), *Teucrium montanum* L. (1); другие виды: *Polygala major* Jacq. (1), *Pimpinella tragium* Vill. (1), *Sorbus taurica* Zinserl. (1), *Seseli lehmannii* Degen (1), *Cerastium biebersteinii* DC. (1), *Potentilla humifusa* Willd. ex Schltdl. (1), *Gentiana cruciata* L. (1), *Luzula multiflora* (Ehrh.) Lej. (1).

Объектом исследований послужило сообщество, описанное в Ялтинском амфитеатре, выше каскада Яузларских водопадов на высоте 1000 м над уровнем моря, склон с юго-восточной экспозицией и крутизной 17°, позже описание было признанное как типовое для синтаксона. Проективное покрытие древесного яруса (Е₃) 70%, кустарникового (Е₂) – 20%, травянистого (Е₁) – 45%. Число видов на площадке в 100 м² – 47. Общее представление о фитоценозе обсудим на основе эколого-биологических показателей, используемых в «Биологической флоре Крыма» [1]. В сообществе абсолютно преобладают поликарпические травы (60%), следующую ступень занимают деревья и полукустарники (11%) (рис.2а), по особенностям вегетации лидирует группа летне-зимнезеленых видов (рис.2б), что в целом демонстрирует субсредиземноморский характер растительного покрова.



Рис.2а Спектр основных биоморф сообщества.
Fig.2a. Range of major community biomorphs.



Рис.2б Группы видов по особенностям вегетации.
Fig.2b. Groups of species by the characteristics of vegetation.

Прямым доказательством субсредиземноморского характера фитоценоза выступает ареалогическая структура флоры (рис. 2в). Как видим на рисунке 2в, в спектре абсолютное доминирование имеют таксоны, относящиеся к древнесредиземноморскому типу, к которому близок переходный I, связующий Древнее Средиземноморье с Европой. При этом в структуре первого типа наибольшее участие принимают виды с крымским (19,2%) и крымско-кавказским (12,8%) ареалами, а во втором – европейско-средиземноморско-переднеазиатским (17,0%) и европейско-средиземноморским (12,8%), что суммарно составляет около 80,0%. Косвенно, о комфортности условий произрастания можно судить по преобладающей структуре надземных побегов. Известно, что розеточные растения лучше переносят

неблагоприятные условия среды обитания, в нашем случае в фитоценозе преобладают виды с полурозеточным и безрозеточным типами побегов.

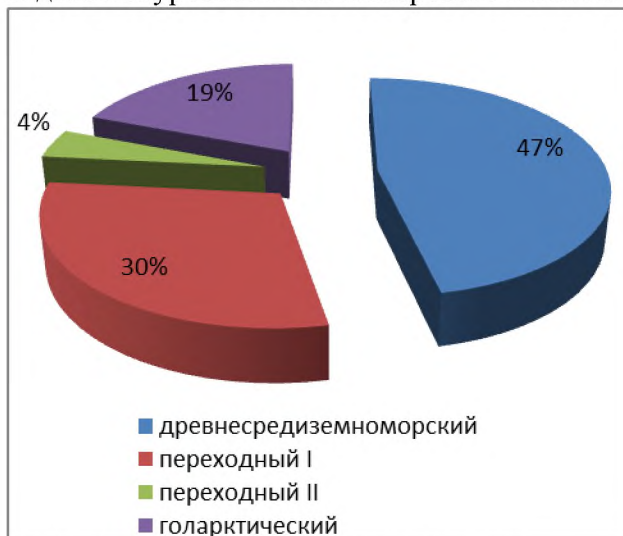


Рис.2с. Ареалогический состав сообщества.
Fig.2с. Arealogical composition of the community.



Рис. 2г Типы побегообразования видов в фитоценозе (номенклатурный тип).
Fig. 2г. Types of shoot formation of species in phytocenosis (nomenclature type).

Интегральной характеристикой видов растений фитоценоза, отражающей способ выживания в определённом экотопе, является эколого-ценотический тип стратегии, тем более что «стратегический спектр» лежит в основе различения моделей организации растительных сообществ [7]. Наибольшая конкурентная мощность проявляется в оптимальных для вида условиях среды. Вначале XX в. о роли условий среды в определении конкурентной мощности видов растений писал крупный русский лесовод Г.Ф. Морозов. Он подчёркивал, что сложная «социологическая» жизнь леса протекает на фоне влияния географического фактора (климата и почвы), по этой причине абсолютных конкурентно мощных видов быть не может: «Что растёт быстрее: дуб или бук? Ответ на этот вопрос может быть дан только в приложении к определённым почвенным или климатическим условиям; там, где они сочетаются наилучшим образом для дуба, последний будет иметь превосходство перед буком; так же, где, наоборот, условия будут наиболее подходящими для бука, последний получит перевес над дубом» [8, с. 41-42]. На рисунке 2д показан «стратегический спектр» обсуждаемого сообщества, где лидирующая роль принадлежит растениям-виолентам (38,3%), а также видам со вторичными типами стратегий, комбинирующих свойства виолентности с патиетностью (CS тип – 25,3 %) и смешанный CSR тип (31,9 %). О чем это говорит? В первую очередь о том, что сообщество устойчивое с ярко выраженной дифференциацией экологических ниш, позволяющих устойчиво развиваться при стабильных условиях среды. Свидетельством «успешной» дифференциации ниш на градиентах факторов-ресурсов может выступать спектр структуры и глубины корневых систем (рис. 2е). Около трети видов обладают кистекорневой системой, 62% - стержнекорневой. По горизонтам это выглядит следующим образом: с короткой (неглубокой) корневой системой в сообществе 6,4% видов, средней глубины залегания – 29,8%, глубокого залегания – 63,8%. То есть, фактически виды со стратегией виоленты (С) и пациенты фитоценотические (CS) обладают корневой системой глубокого залегания и тем самым, избегают сезонные и временные погодные катаклизмы.

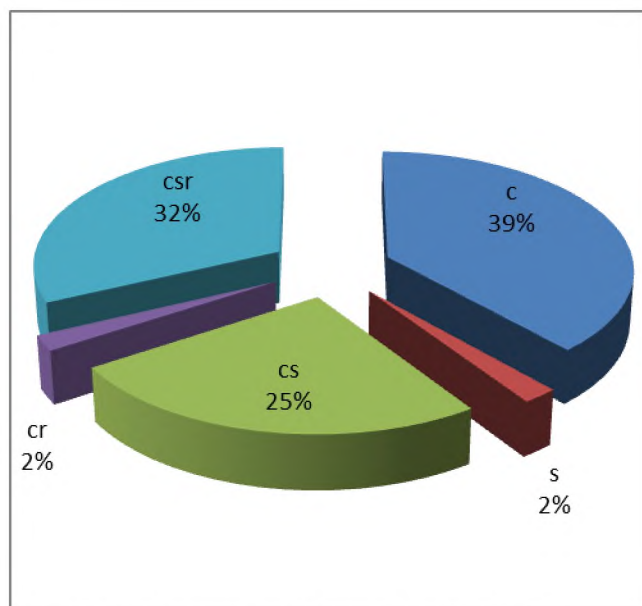


Рис. 2д. Стратегический спектр фитоценоза.
Fig. 2d. The strategic spectrum of phytocenosis.

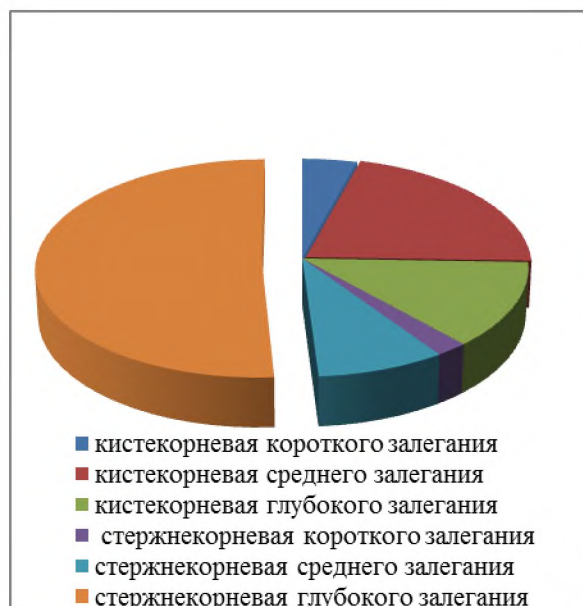


Рис.2е. Тип и глубина залегания корневой системы (спектр сообщества).
Fig.2e. Type and depth of the root system (community spectrum).

Ответить на вопрос, «каким образом виды избегают конкурентную напряжённость за факторы-ресурсы и как делят факторы-условия?» мы попытались путём расчёта плотности упаковки видов на градиентах факторов среды [4,5]. Используя оригинальную программу «Pover» для оценки ёмкости местообитаний и базу данных «Экодата» (разработанные в Никитском ботаническом саду [10]) содержащую унифицированную информацию о размещении видов растений вдоль градиентов нами установлены минимальные и максимальные значения градиентов, а также их оптимумы для каждого из выше упомянутых сообществ на градиентах факторов (рис.3). Поскольку реакция видов сообществ на градиенте фактора описывается колоколообразной кривой, приближающейся к теоретической кривой нормального распределения, то для неё приложимы методы расчёта эмпирического распределения, и в частности асимметрии и эксцесса. Кроме того, определить среднюю плотность упаковки видов на градиенте фактора и общее число занятых градиентов. Реализованный фрагмент градиента и точку оптимума определяли для ведущих факторов-условий и факторов-ресурсов: освещённость-затенение, терморегим, криорежим, увлажнение, переменность увлажнения, кислотность субстрата, солевой режим (анионный состав), содержание карбонатов, содержание азота, гранулометрический (механический) состав (порозность) субстрата.



Рис.3. Результаты расчёта программой «Pover» плотности упаковки видов на градиенте «терморежим» и выводимая информация.

Fig. 3. The results of calculation by the Pover program of the packing density of species on the gradient "thermal mode" and the information displayed.

Результаты и обсуждение

Положение точки оптимума, которая в данном случае соответствует максимальной плотности упаковки видов на градиентах факторов, и её смещение в сторону краевых (минимального и максимального) значений градаций демонстрирует реакцию видов сообщества и характер дифференциации ниш. Степень упаковки видов на коротких градиентах заметно выше, чем на длинных. Размер вектора - длина реализованного градиента (количество занятых градаций) изученных факторов-условий и факторов-ресурсов указывает наличный ресурс в экотопе.

Важно заметить, что реализуемый фрагмент градиента различен в пределах отдельных факторов, что обусловлено положением фитоценоза в рельефе, а также сукцессионной динамикой. Отметим также, что не всегда точка оптимума близка к медианному значению и это свидетельствует, что виды из состава фитоценоза вынуждено, смещаются в сторону благоприятного режима условий и где конкуренция не столь жёсткая. В тех случаях, когда точка оптимума смещена в сторону крайних значений градаций на векторе, следует ожидать сукцессионные перестройки, особенно когда это касается факторов - условий.

Асимметрия кривой распределения обусловлена тем, что по сторонам от модального значения располагается неравное число вариантов. В конкретном случае, например при исследовании функции распределения видов фитоценоза на градиенте увлажнения, правосторонняя асимметрия будет говорить о тенденциях смещения моды

в сторону усиления признака мезофитности, а левосторонняя — в сторону усиления признака ксерофитности.

Когда большинство видов из состава фитоценоза имеют сходную реакцию на градиент фактора среды, то возникает положительный эксцесс, и кривая плотности упаковки будет островершинной или эксцессивной. В противном случае возможен отрицательный эксцесс — плосковершинная или депрессивная кривая. При сильном отрицательном эксцессе вместо вершины может возникнуть выемка: кривая становится двухвершинной. Форма кривой функции плотности вероятности распределения видов на градиенте фактора показывает степень упаковки видов. Теоретически, как считает П. Джиллер [3], кривые с эксцессом выше нормального (т. е. островершинные) отражают более плотную упаковку видов на градиенте фактора, чем те, у которых эксцесс ниже нормального (т. е. плосковершинные).

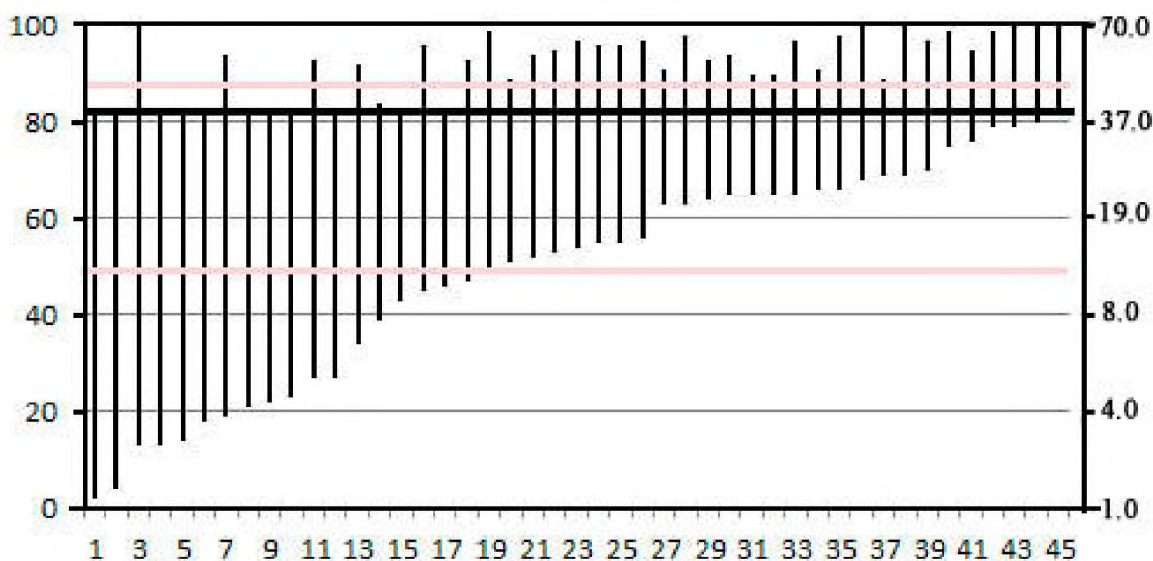


Рис.4 Распределение видов вдоль градиента «освещение-затенение» (нижняя шкала). «Коридор комфортности» (здесь и далее выделен розовым цветом) размещен в пределах градаций 49-88 (слева) или в процентах освещенности – 9,8-44,5% (правая шкала). Горизонтальная черная линия (здесь и далее) – оптимальное значение фактора для обсуждаемого фитоценоза (82 градация, процент освещенности - 39,0). На верхнем пределе по отношению к оптимуму (в порядке возрастания номеров): *Hieracium murorum* L. subsp. *gentile* (Boreau) Sudre; *Cotinus coggygria* Scop.; *Solidago virgaurea* subsp. *jailarum* (Juz.) Tzvelev; *Laser trilobum* (L.) Borkh.; *Mercurialis perennis* L.; *Carex hallerana* Asso; *Acer campestre* L.; *Sorbus domestica* L.; *Euphorbia amygdaloides* L.; *Lapsana communis* (L.) subsp. *intermedia* (M. Bieb.) Hayek; *Pyrus communis* L.; *Pyrola minor* L.; *Galium mollugo* L.; *Inula ensifolia* L.; *Physospermum cornubiense* (L.) DC.; *Rosa canina* L.; *Brachypodium pinnatum* (L.) P.Beauv. На нижнем пределе (опираются на линию оптимума): *Thymus roegneri* K. Koch; *Teucrium montanum* L.; *Seseli lehmannii* Degen; *Pimpinella tragiun* Vill.

Fig.4. Distribution of species upon the gradient "lighting-shading" (lower scale). The "comfort corridor" (hereinafter highlighted in pink) is located within the gradations 49-88 (left) or in the percentage of illumination - 9.8-44.5% (right scale). The horizontal black line (hereinafter) is the optimal value of the factor for the phytocenosis under discussion (82 gradations, percentage of illumination - 39.0). At the upper limit with respect to the optimum (in increasing order of numbers): *Hieracium murorum* L. subsp. *gentile* (Boreau) Sudre; *Cotinus coggygria* Scop.; *Solidago virgaurea* subsp. *jailarum* (Juz.) Tzvelev; *Laser trilobum* (L.) Borkh.; *Mercurialis perennis* L.; *Carex hallerana* Asso; *Acer campestre* L.; *Sorbus domestica* L.; *Euphorbia amygdaloides* L.; *Lapsana communis* (L.) subsp. *intermedia* (M. Bieb.) Hayek; *Pyrus communis* L.; *Pyrola minor* L.; *Galium mollugo* L.; *Inula ensifolia* L.; *Physospermum cornubiense* (L.) DC.; *Rosa canina* L.; *Brachypodium pinnatum* (L.) P. Beauv. At the lower limit (based on the optimum line): *Thymus roegneri* K. Koch; *Teucrium montanum* L.; *Seseli lehmannii* Degen; *Pimpinella tragiun* Vill.

На градиенте «освещение – затенение» ожидать возможные перестройки следует только в случае внедрения в состав сообщества другой лесообразующей породы со стратегией виолента. Наибольшую опасность представляет бук восточный, который в состоянии снизить «коридор комфортности» до 27 градации, что соответствует 5% уровню освещенности. В таком случае возобновление сосны крымской затрудняется, а то и исключается полностью. Как следствие виды, верхний предел зоны комфорта которых приходится на градации выше 65 будут элиминированы из состава фитоценоза (рис.4).

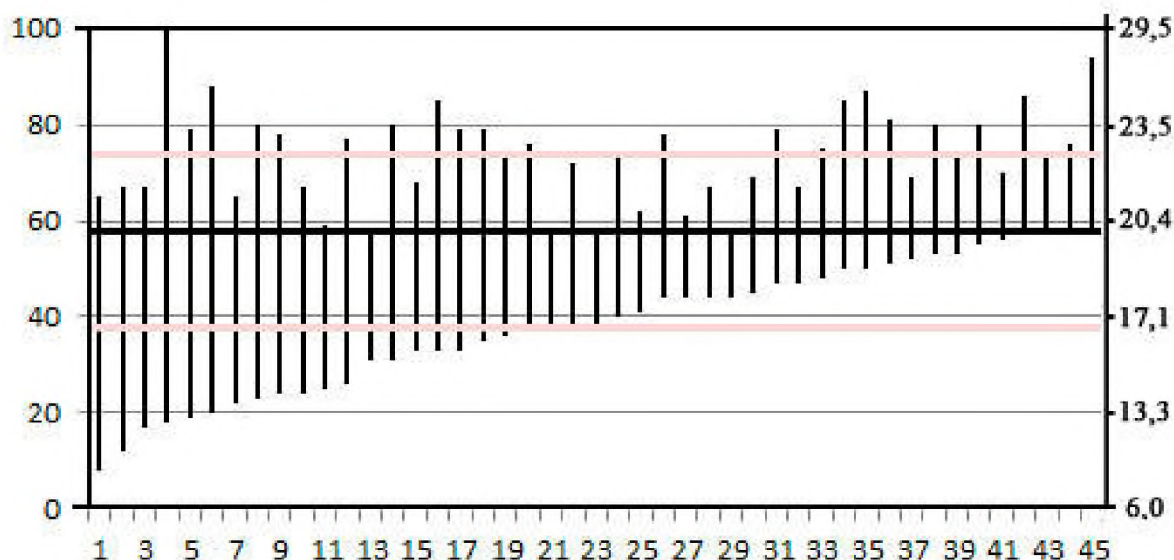


Рис.5. Распределение видов вдоль градиента «терморегим» (средняя температура июля). «Коридор комфортности» размещен в пределах градаций 38-74 (слева) или в градусах С – 16,8-22,4°C (правая шкала). Оптимальное значение фактора – 58 градация (+20,0°C). На верхнем пределе по отношению к оптимуму: *Polygala major* Jacq.; *Poa longifolia* Trin., *Potentilla humifusa* Willd. ex Schltldl., *Teucrium montanum* L., *Seseli lehmannii* Degen. На нижнем пределе: *Pinus nigra* J.F.Arnold subsp. *pallasiana* (Lamb.) Holmboe, *Carex hallerana* Asso, *Salvia tomentosa* Mill., *Bupleurum falcatum* L., *Euphorbia amygdaloides* L.

Fig. 5. The distribution of species along the "thermal mode" gradient (average July temperature). The "Comfort Corridor" is located within grades 38-74 (left) or in degrees C - 16.8-22.4 ° C (right scale). The optimal value of the factor is 58 gradation (+ 20.0 ° C). At the upper limit with respect to the optimum: *Polygala major* Jacq. ; *Poa longifolia* Trin., *Potentilla humifusa* Willd. ex Schltldl., *Teucrium montanum* L., *Seseli lehmannii* Degen. On the lower limit: *Pinus nigra* J.F. Arnold subsp. *pallasiana* (Lamb.) Holmboe, *Carex hallerana* Asso, *Salvia tomentosa* Mill., *Bupleurum falcatum* L., *Euphorbia amygdaloides* L.

Сейчас уже абсолютно ясно, что экосистемы планеты находятся в условиях глобального изменения климата и, как следствие, ожидается перестройка растительного покрова и в том числе обсуждаемого фитоценоза на градиенте «терморегим». Виды растений, особенно стенотермы, те у которых фундаментальный вектор градиента не больше 35 градаций и находящиеся на верхнем пределе (рис.5) первыми будут испытывать дискомфорт, что в итоге приведет к их исчезновению из состава сообщества.

Согласно гипотезе постепенного изменения J.H. Connell [13], постепенные изменения среды вызывают изменения ранга каждого вида в сообществе, определяемого его конкурентоспособностью, причем это изменения происходят так быстро, что процесс конкурентного исключения если и завершается, то лишь в редких случаях. А поскольку, конкурентоспособность коррелирует с амплитудой толерантности, стенопотентные виды «первые претенденты» на исключение из

сообщества, особенно в случае смещения значений в сторону оптимума. На градиенте «криорежим» возможными элиминантами могут стать: *Teucrium montanum* L., *Pimpinella tragium* Vill., *Seseli lehmannii* Degen, *Potentilla humifusa* Willd., *Bupleurum falcatum* L. (рис.6).

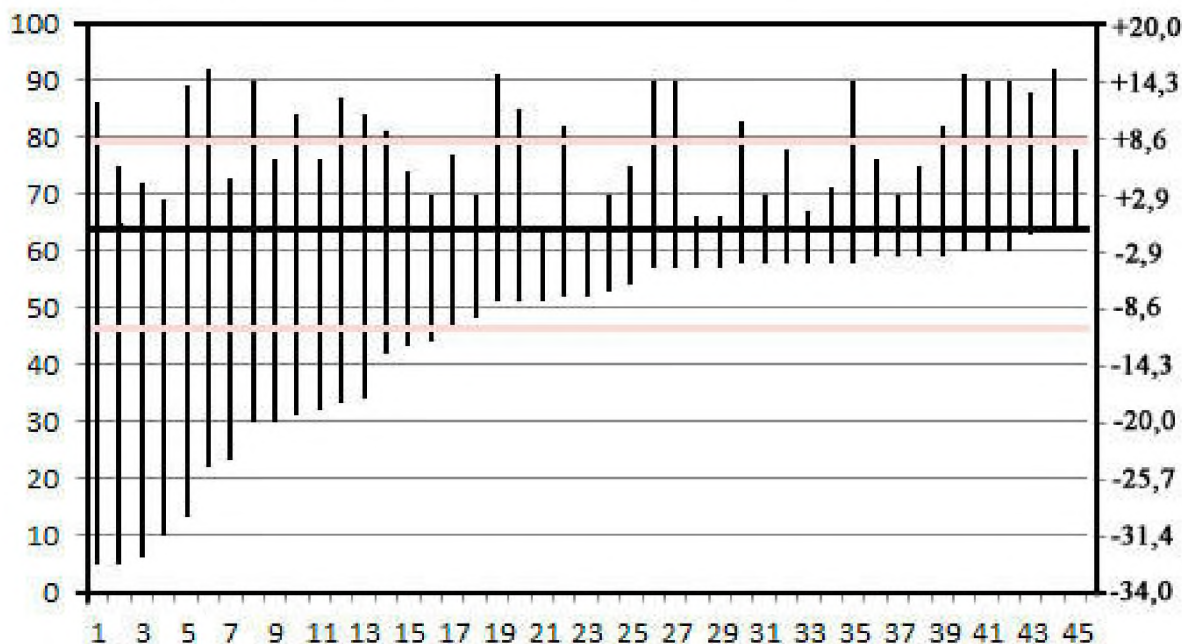


Рис.6. Распределение видов вдоль градиента «криорежим» (средняя температура самого холодного месяца). «Коридор комфортности» размещен в пределах градаций 46-79 или в градусах С – -10,9-+8,0°C. Оптимальное значение фактора для обсуждаемого фитоценоза (64 градация – -0,6°C). На верхнем пределе по отношению к оптимуму: *Teucrium montanum* L., *Pimpinella tragium* Vill., *Seseli lehmannii* Degen, *Potentilla humifusa* Willd. ex Schltld. На нижнем пределе: *Rubus canescens* DC., *Thymus roegneri* K. Koch, *Cruciata taurica* (Willd.) Ehrend.

Fig. 6. The distribution of species along the cryo mode gradient (average temperature of the coldest month). The “comfort corridor” is located within the gradation 46-79 or in degrees C - -10.9- + 8.0 ° C. The optimal value of the factor for the discussed phytocenosis (64 gradation - -0.6 ° C). At the upper limit with respect to the optimum: *Teucrium montanum* L., *Pimpinella tragium* Vill., *Seseli lehmannii* Degen, *Potentilla humifusa* Willd. ex Schltld. On the lower limit: *Rubus canescens* DC., *Thymus roegneri* K. Koch, *Cruciata taurica* (Willd.) Ehrend.

На градиентах «увлажнение» и «переменность увлажнения» большинство видов находятся в зоне «комфорта» (рис. 7,8), и, что важно заметить, сама линия оптимума фактически занимает центральную (осевую) часть, а значит, у видов растений есть возможность адаптироваться к переменной среде. С другой стороны, узкий «коридор комфорта» в значительной мере ограничивает внедрение в фитоценоз новых видов, что также можно расценивать как элемент стабилизации. Кривая плотности упаковки видов на градиенте «увлажнение» имеет положительную асимметрию (0,34) и незначительный отрицательный эксцесс, что может свидетельствовать о благоприятном сочетании этих факторов. Если предположить, что характер увлажнения будет со временем меняться в сторону повышения сухости, то в первую очередь это коснется тех видов, у которых минимальный показатель диапазона толерантности опирается на линию оптимума или находится несколько ниже (рис.7).

Флора крымскососновых лесов, как впрочем и этого типового описания, кальцефильная. За редким исключением встречаются ацидофильные виды и приурочены они к выходам пород вулканического происхождения, встречающиеся на полуострове не часто.

На экологию растительного сообщества в значительной степени будет влиять pH почвы, а также наличие в избыточных количествах или дефицит минеральных питательных веществ, считает Р.Р. Брукс [2]. Кроме того, pH почвы влияет на окисление элементов, поскольку электродный потенциал большинства растений зависит от pH. При высоком его значении железо будет окисляться и в таком состоянии хуже усваиваться растениями, чем в раскисленной форме, которая более устойчива при низком значении pH [2]. Заметим, что в нашем случае, основной лесообразующей породой является сосна крымская, занимающая на градиенте «реакция субстрата» градации от 25 до 86, что соответствует реальным показателям pH 4,4 – 7,9. Это может свидетельствовать только о том, что в ближайшее время сообществам ассоциации нет особых угроз со стороны градиента «реакция субстрата» (рис.9). Даже в условиях усиливающегося выпадения кислотных осадков буферная система известнякового массива Главной гряды не позволит резкого смещения в сторону усиления кислотности.

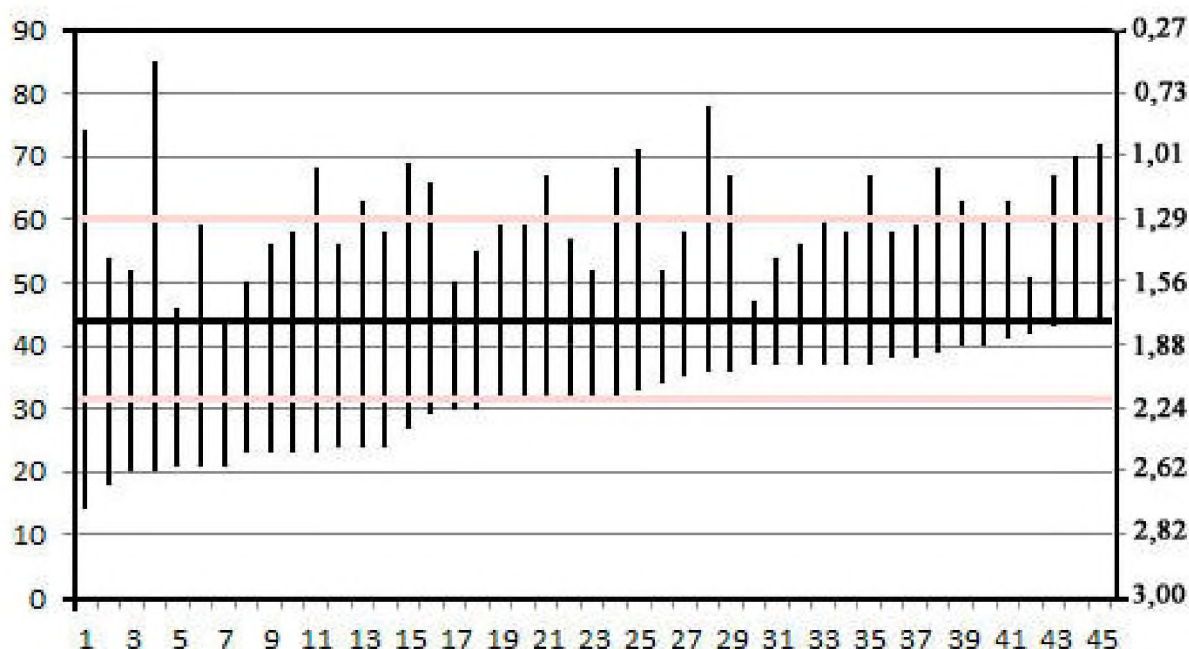


Рис.7. Распределение видов вдоль градиента «увлажнение» (индекс сухости). «Коридор комфортности» размещен в пределах градаций 32-60 или в значениях индекса 2,16-1,29. Оптимальное значение фактора 44 градация, что соответствует значению – 1,75. На верхнем пределе по отношению к оптимуму: *Pimpinella tragium* Vill., *Inula ensifolia* L. На нижнем пределе: *Pedicularis sibthorpii* Boiss, *Physospermum cornubiense* (L.) DC, *Seseli lehmannii* Degen.

Fig. 7. Distribution of species upon the “humidification” gradient (dryness index). The “comfort corridor” is located within grades 32-60 or in the values of the index 2.16-1.29. The optimal value of the factor is 44 gradations, which corresponds to a value of 1.75. At the upper limit with respect to the optimum: *Pimpinella tragium* Vill., *Inula ensifolia* L. At the lower limit: *Pedicularis sibthorpii* Boiss, *Physospermum cornubiense* (L.) DC, *Seseli lehmannii* Degen.

Известно, что солевой состав является очень важной характеристикой почвогрунтов, поскольку влияет и регулирует процессы почвообразования и тем самым предопределяет адаптационные возможности растений [11]. «Коридор комфортности» на градиенте «анионный состав субстрата» размещается в створе от небогатых почв до богатых/слабозасоленных, что соответствуют экогруппам растений гликомезотрофы – пертрофы (рис.10), а линия оптимума совпадает с довольно богатыми почвами (гликосемиэвтрофная экологическая группа) [12]. На наш взгляд, в ближайшем будущем значительных перестроек в составе фитоценоза не ожидается.

Степень воздействия кальция на растения скорее зависит от его растворимости, нежели от абсолютного количества, а действие извести положительно сказывается на осушении и структуре почв, при этом кальций способен координировать многие коллоидные составляющие, которые делают грунт тяжелым и плохо поддающимся дренажу. К тому же известняковые почвы хорошо проветриваются и являются идеальными проводниками воды и тепла [2]. На градиенте «содержание карбонатов» наблюдается компактная упаковка видов на отрезке с 83 градациями (рис. 11), незначительной левосторонней асимметрией (-0,09) и отрицательным эксцессом кривой плотности упаковки (-1,374). Таким образом, на градиенте «содержание карбонатов» успешная перестройка сообществ не ожидается.

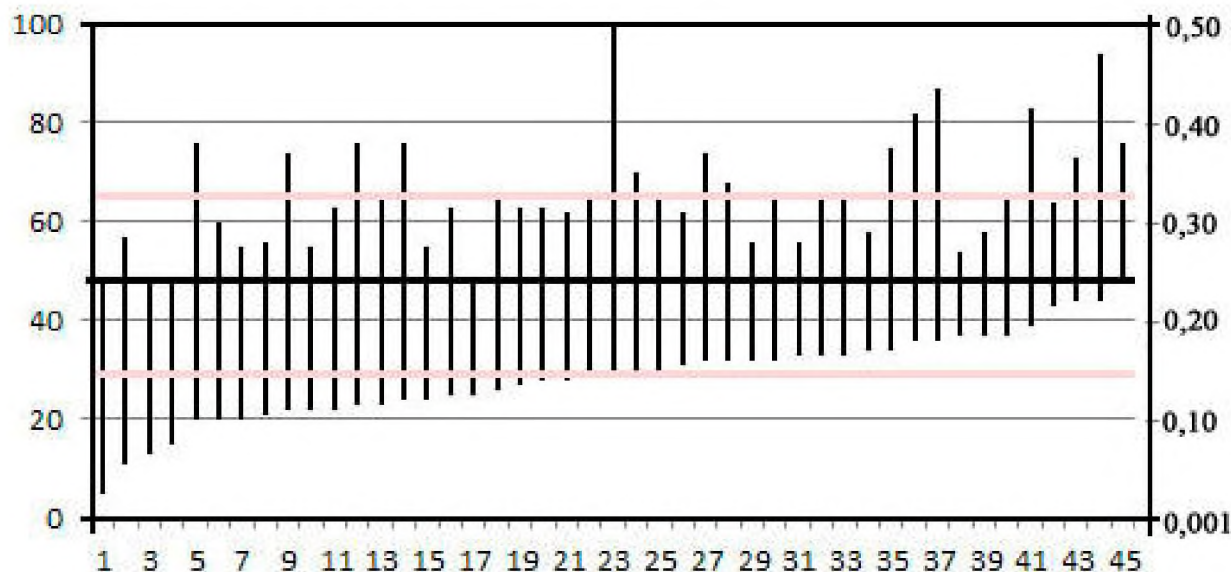


Рис.8. Распределение видов вдоль градиента «переменность увлажнения» (коэффициент переменности увлажнения). «Коридор комфортности» размещен в пределах градаций 29-65 или в значениях индекса 0,14-0,32. Оптимальное значение фактора 48 градация, что соответствует значению – 0,24. На верхнем пределе по отношению к оптимуму: *Pimpinella tragium* Vill., *Inula ensifolia* L. На нижнем пределе: *Helianthemum nummularium* subsp. *grandiflorum* (Scop.) Schinz & Thell.

Fig. 8. The distribution of species upon the gradient "variability of moisture" (coefficient of variability of moisture). The "Comfort Corridor" is located within the gradations 29-65 or in the values of the index 0.14-0.32. The optimal value of the factor is 48 gradation, which corresponds to a value of 0.24. At the upper limit with respect to the optimum: *Pimpinella tragium* Vill., *Inula ensifolia* L. At the lower limit: *Helianthemum nummularium* subsp. *grandiflorum* (Scop.) Schinz & Thell.

Общее богатство почв неразрывно связывают с содержанием азота в почвах. На градиенте «содержание азота» коридор комфорта охватывает экоморфы от анитрофилов, со средним процентным содержанием азота 0,08 до нитрофилов (0,28%) (рис.12). Вообще, заметим, что за редким исключением экоморфы по отношению к содержанию азота являются стенооиками. Абсолютно преобладают виды с широким диапазоном толерантности по отношению к этому фактору-ресурсу, вплоть до наличия в составе фитоценоза типичных нитрофилов: *Physospermum cornubiense* (L.) DC., *Mercurialis perennis* L., *Thalictrum minus* L. Средняя плотность упаковки видов на градиенте достигает 25, при этом кривая упаковки имеет небольшую левостороннюю асимметрию и отрицательный эксцесс, что свидетельствует об отсутствии жесткой конкуренции за ресурс. Структурные перестройки сообщества возможны, скорее всего, только в результате неординарных, катастрофического характера, явлениях, например «прохождение» низового пожара с полным выгоранием подстилки и заметным

воздействием на верхний почвенный горизонт, приводящий к полному уничтожению банка семян.

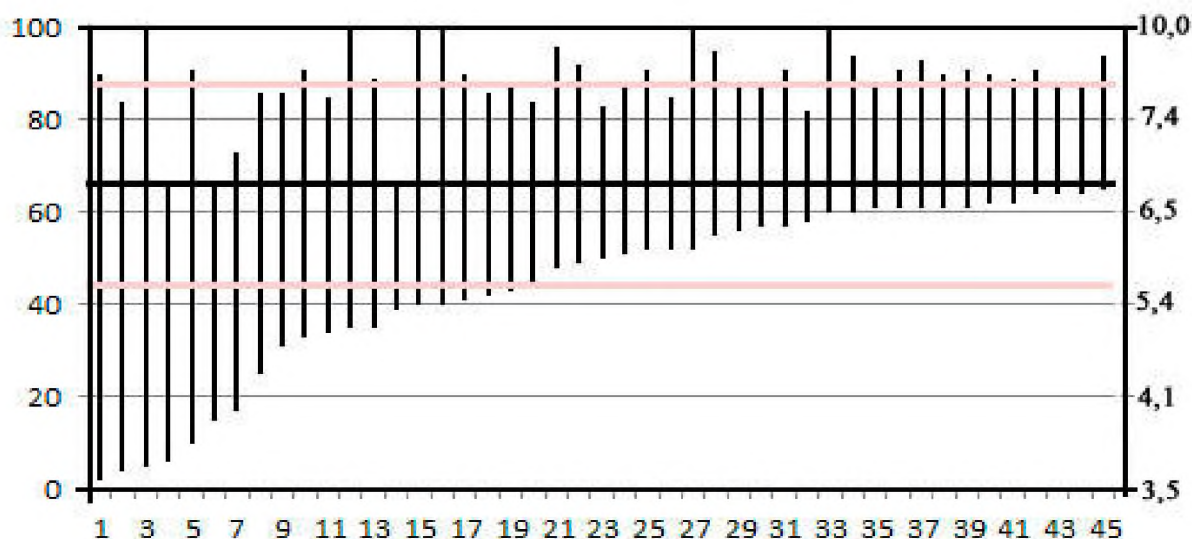


Рис.9. Распределение видов вдоль градиента «реакция субстрата» (pH водной вытяжки). «Коридор комфортности» размещен в пределах градаций 44-88 или в значениях pH 5,6-8,2. Оптимальное значение фактора - 66 градация, что соответствует значению pH – 6,8. На верхнем пределе по отношению к оптимуму: *Laser trilobum* (L.) Borkh., *Thymus roegneri* K. Koch, *Seseli lehmannii* Degen, *Laserpitium hispidum* M.Bieb. На нижнем пределе: *Bupleurum falcatum* L., *Sorbus domestica* L., *Scabiosa columbaria* L., *Elymus reflexiaristatus* (Nevski) Melderis.

Fig. 9. Distribution of species upon the “substrate reaction” gradient (pH of an aqueous extract). The “comfort corridor” is located within the gradations 44-88 or in pH values of 5.6–8.2. The optimal value of the factor is 66 gradations, which corresponds to a pH value of 6.8. At the upper limit with respect to the optimum: *Laser trilobum* (L.) Borkh., *Thymus roegneri* K. Koch, *Seseli lehmannii* Degen, *Laserpitium hispidum* M. Bieb. At the lower limit: *Bupleurum falcatum* L., *Sorbus domestica* L., *Scabiosa columbaria* L., *Elymus reflexiaristatus* (Nevski) Melderis.

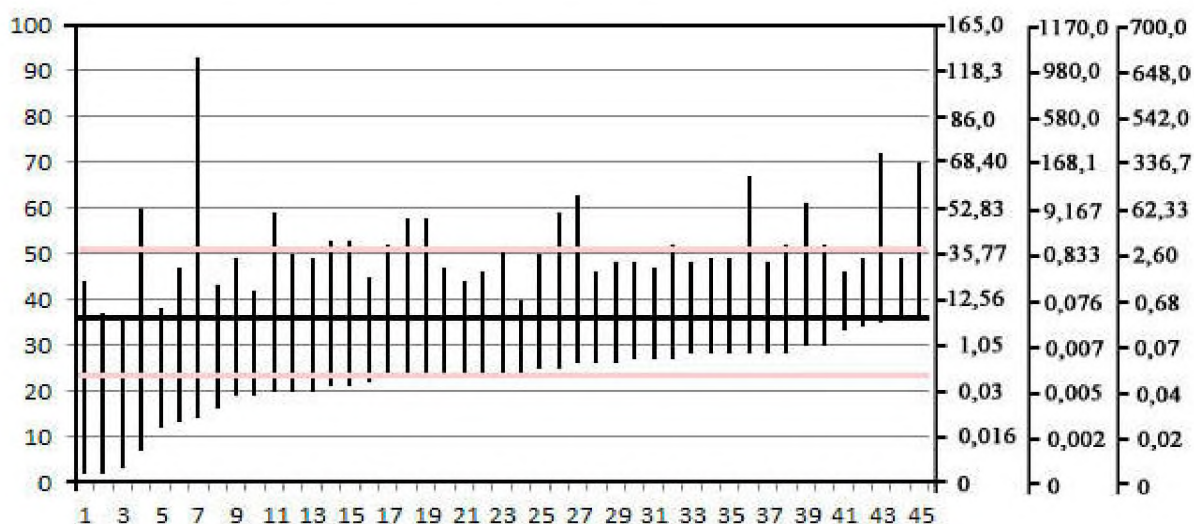


Рис.10. Распределение видов вдоль градиента «анионный состав субстрата» (содержание основных анионов). «Коридор комфортности» размещён в пределах градаций 23-51 или в значениях содержания анионов в мг/100 г почвы в слое 0-50 см: HCO_3^- 0,11-37,4; Cl^- 0,006-1,67; SO_4^{2-} 0,05-3,9. Оптимальное значение фактора 36 градация, что соответствует следующему анионному составу: HCO_3^- – 2,3; Cl^- – 0,05; SO_4^{2-} – 0,41. На верхнем пределе по отношению к оптимуму: *Clinopodium vulgare* L., *Luzula multiflora* (Ehrh.) Lej., *Hieracium murorum* L. subsp. *gentile* (Boreau)

Sudre. На нижнем пределе: *Echinops sphaerocephalus* L., *Thalictrum minus* L., *Carex hallerana* Asso, *Laser trilobum* (L.) Borkh.

Fig. 10. The distribution of species upon the gradient "anionic composition of the substrate" (the content of the main anions). The "comfort corridor" is located within grades 23-51 or in the values of anion content in mg / 100 g of soil in a layer of 0-50 cm: HCO_3^- 0.11-37.4; Cl^- 0.006-1.67; SO_4^{2-} 0.05-3.9. The optimal value of factor 36 is gradation, which corresponds to the following anionic composition: HCO_3^- - 2.3; Cl^- - 0.05; SO_4^{2-} - 0.41. At the upper limit with respect to the optimum: *Clinopodium vulgare* L., *Luzula multiflora* (Ehrh.) Lej., *Hieracium murorum* L. subsp. *gentile* (Boreau) Sudre. At the lower limit: *Echinops sphaerocephalus* L., *Thalictrum minus* L., *Carex hallerana* Asso, *Laser trilobum* (L.) Borkh.

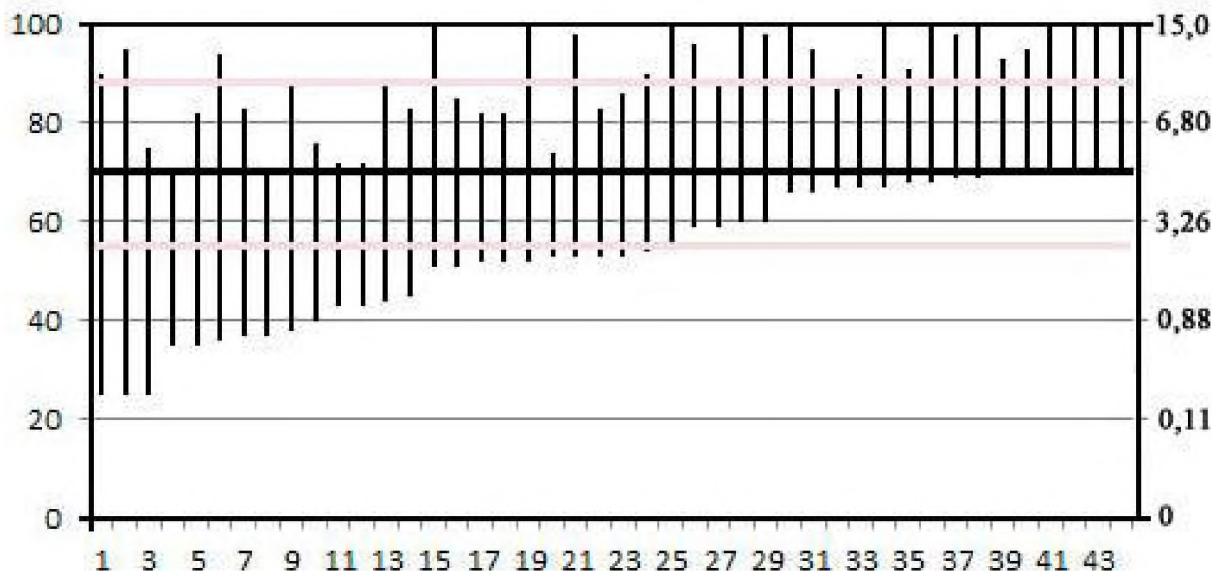


Рис.11. Распределение видов вдоль градиента «содержание карбонатов» (процент карбонатов $\text{CaCO}_3 + \text{MgCO}_3$). «Коридор комфортности» размещен в пределах градаций 54-89 или в процентах карбонатов 2,2-9,8. Оптимальное значение фактора 70 градация, что соответствует проценту карбонатов – 5,0. На верхнем пределе по отношению к оптимуму: *Luzula multiflora* (Ehrh.) Lej., *Carex hallerana* Asso, *Mercurialis perennis* L., *Poa longifolia* Trin. На нижнем пределе: *Teucrium montanum* L., *Echinops sphaerocephalus* L., *Pimpinella tragium* Vill., *Polygala major* Jacq., *Inula ensifolia* L., *Helianthemum nummularium* subsp. *grandiflorum* (Scop.) Schinz & Thell., *Seseli lehmannii* Degen.

Fig. 11. Distribution of species upon the "carbonate content" gradient (percentage of $\text{CaCO}_3 + \text{MgCO}_3$ carbonates). The "comfort corridor" is located within the gradations 54-89 or in the percentage of carbonates 2.2-9.8. The optimal value of the factor is 70 gradation, which corresponds to the percentage of carbonates - 5.0. At the upper limit with respect to the optimum: *Luzula multiflora* (Ehrh.) Lej., *Carex hallerana* Asso, *Mercurialis perennis* L., *Poa longifolia* Trin. At the lower limit: *Teucrium montanum* L., *Echinops sphaerocephalus* L., *Pimpinella tragium* Vill., *Polygala major* Jacq., *Inula ensifolia* L., *Helianthemum nummularium* subsp. *grandiflorum* (Scop.) Schinz & Thell., *Seseli lehmannii* Degen.

Известно, что аэрация, как фактор-условие, оказывает влияние на процессы окисления, регулирует скорость почвообразования, состав и количество почвенных беспозвоночных и микрофлоры (редуцентов и деструкторов). По отношению к этому фактору в составе сообщества отмечены виды от аэрофилов до аэрофобов, при этом область толерантности стенотопическая и укладывается в 25 градаций от экоморф субаэрофилы до субаэрофобов. На градиенте доминируют виды, предпочитающие субстрат с высокой порозностью. Рисунок 13 хорошо иллюстрирует размещение видов вдоль градиента, так до 30 таксона (*Laser trilobum* (L.) Borkh.) гранулометрический состав субстрата должен обеспечивать 20% порозность. На наш взгляд, обсуждаемый фактор не подвержен резким перетрубациям и не может быть источником существенных сукцессионных перестроек.

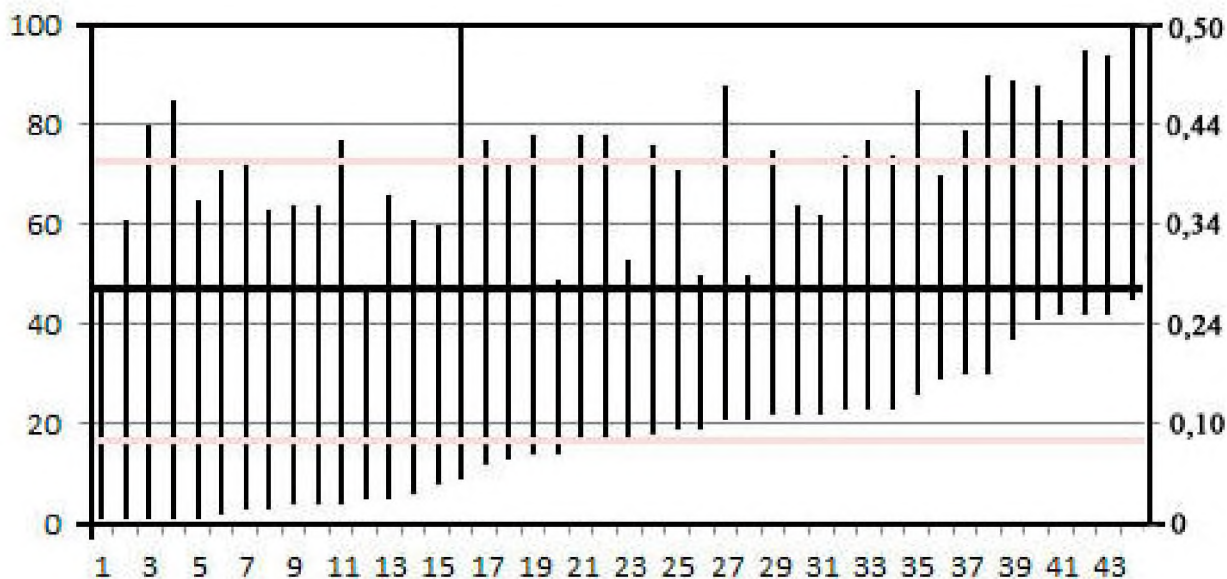


Рис.12. Распределение видов вдоль градиента «содержание азота» (процент азота N). «Коридор комфортности» размещен в пределах градаций 17-73 или в процентах азота 0,08-0,41. Оптимальное значение фактора 47 градация, что соответствует проценту азота – 0,28. На верхнем пределе по отношению к оптимуму: *Carex hallerana* Asso, *Echinops sphaerocephalus* L., *Rubus canescens* DC., *Sorbus domestica* L., *Cerastium biebersteinii* DC. На нижнем пределе: *Psephellus declinatus* (M.Bieb.) K. Koch.

Fig. 12. The distribution of species upon the gradient "nitrogen content" (percentage of nitrogen N). The "comfort corridor" is located within the gradation 17-73 or in percentage of nitrogen 0.08-0.41. The optimal value of the factor is 47 gradation, which corresponds to the percentage of nitrogen - 0.28. At the upper limit with respect to the optimum: *Carex hallerana* Asso, *Echinops sphaerocephalus* L., *Rubus canescens* DC., *Sorbus domestica* L., *Cerastium biebersteinii* DC. On the lower limit: *Psephellus declinatus* (M. Bieb.) K. Koch.

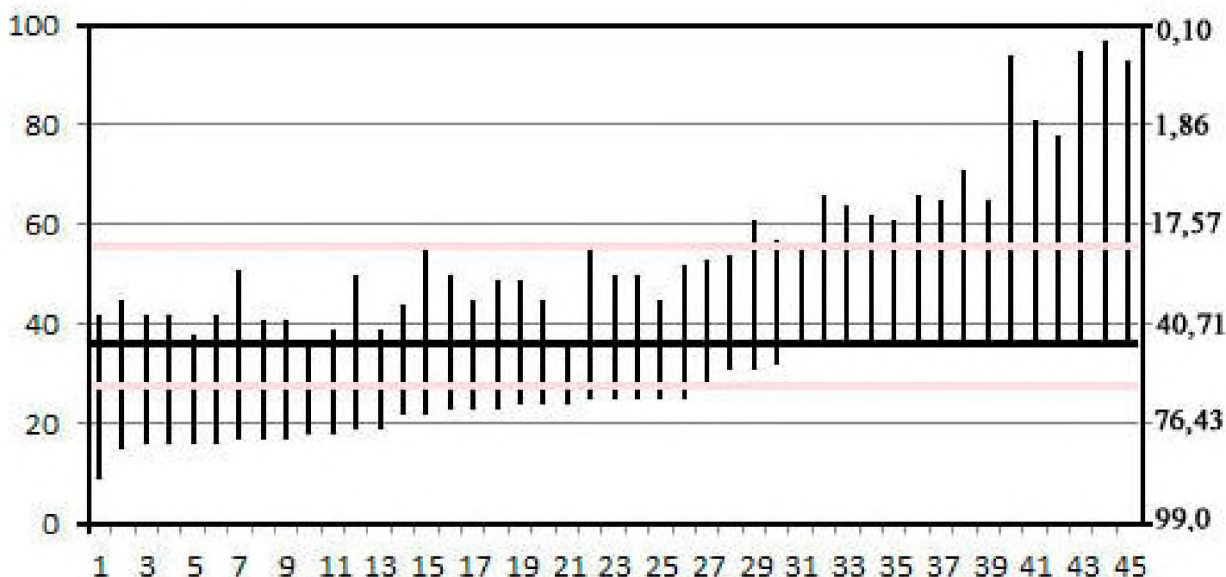


Рис.13. Распределение видов вдоль градиента «аэрация» (процент порозности субстрата). «Коридор комфортности» размещен в пределах градаций 31-56 или в процентах порозности 0,0536-0,0821. Оптимальное значение фактора 36 градация, что соответствует проценту порозности – 0,0464. На верхнем пределе по отношению к оптимуму: *Helianthemum nummularium* subsp. *grandiflorum* (Scop.) Schinz & Thell., *Brachypodium pinnatum* (L.) P.Beauv. На нижнем пределе: *Carex hallerana* Asso, *Rosa canina* L., *Mercurialis perennis* L., *Clinopodium vulgare* L., *Echinops sphaerocephalus* L., *Gentiana cruciata* L., *Lapsana communis* (L.) subsp. *intermedia* (M. Bieb.) Hayek, *Galium mollugo* L., *Acer*

campestre L., *Solidago virgaurea* subsp. *jailarum* (Juz.) Tzvelev, *Galium verum* L., *Luzula multiflora* (Ehrh.) Lej, *Inula ensifolia* L., *Euphorbia amygdaloides* L., *Hieracium murorum* L. subsp. *gentile* (Boreau) Sudre.

Fig. 13. Distribution of species upon the aeration gradient (percentage of substrate porosity). The "comfort corridor" is located within grades 31-56 or in percent porosity 53.6-22.1. The optimal factor value is 36 gradations, which corresponds to the percentage of porosity - 46.4. At the upper limit with respect to the optimum: *Helianthemum nummularium* subsp. *grandiflorum* (Scop.) Schinz & Thell., *Brachypodium pinnatum* (L.) P. Beauv. At the lower limit: *Carex hallerana* Asso, *Rosa canina* L., *Mercurialis perennis* L., *Clinopodium vulgare* L., *Echinops sphaerocephalus* L., *Gentiana cruciata* L., *Lapsana communis* (L.) subsp. *intermedia* (M. Bieb.) Hayek, *Galium mollugo* L., *Acer campestre* L., *Solidago virgaurea* subsp. *jailarum* (Juz.) Tzvelev, *Galium verum* L., *Luzula multiflora* (Ehrh.) Lej, *Inula ensifolia* L., *Euphorbia amygdaloides* L., *Hieracium murorum* L. subsp. *gentile* (Boreau) Sudre.

Выводы

Реализованная ниша и оптимальные значения факторов-условий и факторов-ресурсов для фитоценоза, признанного номенклатурным типом ассоциации *Salvio tomentosae* - *Pinetum pallasianae* были продемонстрированы на рисунках 4-13. Данные убедительно показывают, что сообщество имеет определённый «запас прочности» на сезонные и среднемноголетние флуктуации условий среды. На наш взгляд, наиболее уязвимым сообщество станет при изменении ценотического фактора «освещение-затенение» со значительным снижением поступления света на дневную поверхность. Из факторов-условий вызвать сукцессионную перестройку может «терморегим». Допустим, в результате глобального потепления, июльская температура увеличилась на один градус, достигнув значение 21,0 градус, сообщество адаптируются, переместив точку оптимума по коридору комфортности в сторону максимального значения показателя. Сукцессионные перестройки фитоценозов начнутся при повышении средней июльской температура на 2,4 градуса, тем самым превысив допустимый уровень толерантности для данного фитоценоза. То есть, прогнозируемые в ближайшие десятилетия изменения климата не грозят сообществам крымскососновых лесов трансформацией. Темпы перестройки и темпы адаптации видов зависят от скорости смещения точки оптимума в сторону минимальных или максимальных значений на градиентах факторов среды.

Благодарности

Исследование проведено в рамках бюджетной темы Никитского ботанического сада – Национального научного центра РАН (1009-2015-0018).

Acknowledgements

The study was carried out as part of the budget theme of the Nikitsky Botanical Gardens - National Scientific Center of the Russian Academy of Sciences (1009-2015-0018).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Голубев В.Н. Биологическая флора Крыма (2-е изд.). Ялта: ГНБС, 1996. 126 с.
2. Брукс Р.Р. Биологические методы поисков полезных ископаемых: Пер. с англ.- М.: Недра, 1986. – 311 с.
3. Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир, 1988. 182 с.
4. Корженевский В.В. Об одном простом способе интерпретации экологических шкал // Экология. 1990. № 6. С. 60-63.
5. Корженевский В.В. Новый способ графического выражения зависимости видового богатства и комплексных градиентов среды // Экология. 1999. № 3. С. 216-219.

6. Корженевский В.В., Плугатарь Ю.В. Крымские леса из *Pinus nigra* subsp. *pallasiana* (Lamb.) Holmb. на градиентах факторов среды // Природа, наука, туризм в ООПТ. Материалы международной юбилейной научной конференции, посвященной 20-летию Рижского реликтового национального парка (15-19 октября 2016 г., Гудаута) – Гудаута: Рижский реликтовый национальный парк, 2016. С.113-119.

7. Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа; АН БР, Гилем, 2012. 488 с.

8. Морозов Г.Ф. Избранные труды (Классики отечественного лесоводства). М.: ВНИИЛМ, 2004. 416 с.

9. Плугатарь Ю.В. Леса Крыма: монография. — Симферополь: ИТ «Ариал», 2015. – 368 с.

10. Плугатарь Ю.В. Никитский ботанический сад как научное учреждение // Вестник РАН, 2016. Т.86. № 2. С. 120-126.

11. Плугатарь Ю.В., Корженевский В.В. Создание и оптимизация защитных насаждений в Крыму // Бюл. Никит. бот. сада, 2014. Вып. 113. С. 7-17.

12. Цуганов Д.Н. Системы экоморф и индикация основных экологических режимов местообитаний // Экология, 1975. № 6. С. 15-22.

13. Connell J.H. Diversity in tropical rain forest and coral reefs // Science, 1978. Vol. 199. P. 1302-1310.

14. Horvat I. Warmeliebende Eichen- und Kieferwalder Sudosteuropas in systematischer Betrachtung // Biol. Glas. Zagreb, 1959. 12. P.1-40.

15. Korzhenevsky V.V. *Pinus pallasiana* Forest in the Crimea // Ukrainian Phytosociological Collection. Kyiv: Phytosociocentre, 1998. Series A. N1 (9). P.78-97.

REFERENCES

1. Golubev V.N. *Biological flora of the Crimea (2nd ed.)*. Yalta: GNSS, 1996. 126 p. [In Russian]

2. Brooks R.R. *Biological methods of prospecting for mineral*. Moscow: Nedra, 1986. 311 p.

3. Giller P. *Community structure and ecological niche*. Moscow: Mir, 1988. 182 p. [In Russian]

4. Korzhenevsky V.V. About one simple way of interpreting ecological scales. *Ecology*. 1990. 6: 60-63 [In Russian]

5. Korzhenevsky V.V. A new way to graphically express the dependence of species richness and complex environmental gradients. *Ecology*. 1999. 3: 216-219 [In Russian]

6. Korzhenevsky V.V., Plugar Yu.V. Crimean forests of *Pinus nigra* subsp. *pallasiana* (Lamb.) Holmb. on gradients of environmental factors. *Nature, science, tourism in protected areas*. Materials of the international anniversary scientific conference dedicated to the 20th anniversary of the Ritsinsky relic national park (October 15-19, 2016, Gudauta). Gudauta: Ritsinsky relic national park, 2016: 113-119 [In Russian]

7. Mirkin B.M., Naumova L.G. *The current state of the basic concepts of vegetation science*. Ufa: AN BR, Gilem, 2012. 488 p. [In Russian]

8. Morozov G.F. *Selected works (Classics of domestic forestry)*. Moscow: VNIILM, 2004. 416 p. [In Russian]

9. Plugar Yu.V. *Forests of the Crimea: monograph*. Simferopol: PH "Ariall", 2015. 368 p. [In Russian]

10. Plugar Yu.V. The Nikitsky Botanical Gardens as a Scientific Institution. *Bulletin of the Russian Academy of Sciences*. 2016. 86(2): 120-126 [In Russian]

11. Plugar Yu.V., Korzhenevsky V.V. Creation and optimization of protective plantings in the Crimea. *Bul. Nikit. Bot. Gard*. 2014. 113: 7-17 [In Russian]

12. *Tsiganov D.N.* Ecomorph systems and indication of the main ecological regimes of habitats. *Ecology*. 1975. 6: 15-22 [In Russian]
13. *Connell J.H.* Diversity in tropical rain forest and coral reefs. *Science*. 1978. 199: 1302-1310.
14. *Horvat I.* Warmeliebende Eichen- und Kieferwalder Sudosteuropas in systematischer Betrachtung. *Biol. Glas. Zagreb*, 1959. 12: 1-40.
15. *Korzhenevsky V.V.* *Pinus pallasiana* forest in the Crimea. *Ukrainian Phytosociological Collection*. Kiev: Phytosociocentre, 1998. Series A. 1 (9): 78-97.

Korzhenevsky V.V., Plugatar Yu.V., Korzhenevskaya Yu.V. Who lives in a pine tree well? Community Associations *Salvia tomentosae*-*Pinetum pallasianae* Korzh. 1984 on gradients of environmental factors // Works of the State Nikit. Botan. Gard. 2019. Vol. 149. P. 96-112

Annotation. Goal. To analyze the current state of the Crimean pine forest communities and give a forecast of possible changes in the trend of global climatic changes. **Materials and methods.** The object of research is phytocenosis (nomenclature description of the association), described in the Yalta Amphitheater at an altitude of 1000 m above sea level. The packing density of species on gradients of environmental factors was calculated using the original Pover program. Unified information on the distribution of plant species along gradients of factor conditions and resource factors (illumination-shading, thermal mode, cryo mode, humidification, moisture variability, substrate acidity, salt regime (anionic composition), carbonate content, nitrogen content, particle size distribution (mechanical) composition (porosity) of the substrate) was obtained from the Ecodata database. **Results.** The community will become most vulnerable when the cenotic factor "lighting-shading" changes with a significant decrease in the amount of light entering the day surface. Succession rearrangements of phytocenoses can cause an increase in the average July temperature by 2.4 degrees, exceeding the tolerance level for a given phytocenosis. Other environmental factors and resource factors have a significant margin of safety.

Keywords: Crimean pine forests, conditions, factors, resources, tolerance, environmental gradients, optimum, "comfort corridor"