DOI: 10.36305/2712-7788-2020-3-156-79-97

РЕАЛИЗОВАННАЯ НИША AGROPYRON DASYANTHUM LEDEB. В ДЮННОМ ЛАНДШАФТЕ КРЫМА

Владислав Вячеславович Корженевский, Артём Алексеевич Абраменков, Александра Анатольевна Квитницкая

Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН, 298648, Республика Крым, г. Ялта, пгт. Никита E-mail: herbarium.47@mail.ru

Обсуждается реализованная ниша сообщества, входящего в состав ассоциации Astragalo borysthenici-Ephedsretum Korzh. et Klyukin 1990 (союз Verbascion pinnatifidi Korzh. et Klyukin 1990, порядок Festucetalia vaginatae Soo 1957, класс Festucetea vaginatae Soo 1968 em Vicherek 1972), описанного на прислоненной дюне. В его составе преобладают поликарпические травы, представленные эфемерами и эфемероидами с полурозеточным типом вегетации и стержнекорневой системой глубокого залегания.

Предпринята попытка дать прогноз выживания обнаруженного в составе *Адгоругоп dasyanthum* Ledeb., известного как эндемик нижнеднепровских песков. Для оценки экологической структуры реализованной ниши фитоценоза и соответствия ей потенциальной ниши житняка пушистоцветкового использована оригинальная программа расчёта плотности упаковки видов сообщества на градиентах факторов-условий и факторов-ресурсов: (освещённость-затенение, терморежим, омброрежим, криорежим, континентальность, увлажнение, переменность увлажнения, кислотность субстрата, солевой режим (анионный состав), содержание карбонатов, содержание азота, гранулометрический (механический) состав (порозность) субстрата).

Результатом анализа получен однозначный вывод, что *Agropyron dasyanthum* Ledeb. в новых условиях ракушечно-детритусового субстрата идеально вписался в условия климатопа и, более -менее, в структуру эдафотопа. Реальной угрозой сообществу является антропогенное воздействие и потеря продуктивности Азовского моря.

Ключевые слова: регенерационная и фундаментальная ниши; Agropyron dasyanthum Ledeb.; псаммофиты; прислоненная дюна; градиенты факторов среды; угрозы выживанию

Введение

Agropyron dasyanthum Ledeb. (названия таксонов соответствуют базе данных The Plant List) известен как эндемик нижнеднепровских песков, имеющий несколько изолированных местонахождений в районе городов Николаева и Мелитополя. Встречается на песках левого берега Днепра (рис. 1а) от Кременчуга до Днепровского лимана, а также в нескольких изолированных местообитаниях на песках Южного Буга ниже Николаева и в районе Мелитополя. Как отмечают авторы монографии «Злаки Украины» Agropyron dasyanthum растёт на подвижных слабо закреплённых песках и при увеличении задернения постепенно исчезает (Прокудин и др., 1977). Известно, что нижнеднепровские, а также южнобугские пески более чем на 90 % состоят из кварца. Не потому ли, можно считать интереснейшей находку Agropyron dasyanthum (житняк пушистоцветковый) на дюнах азовского побережья Керченского п-ова в окрестностях бухты Широкая и в районе села Нижне-Заморское (рис. 1б). Здесь песчаные отложения, формирующие все элементы дюнного ландшафта (Doing, 1981) состоят из раковинного детрита, существенно отличающегося химическим составом. Здесь валовое содержание кремния колеблется от 5,2 на авандюнах и молодых дюнах до 9,0 % на старых валообразных, в то время как, абсолютно преобладает кальций – составная часть раковинного детрита (Иванов и др. 2000). Такая контрастность эдафотопов вызвала необходимость оценить реализованную нишу житняка пушистоцветкового в дюнном ландшафте азовского побережья Крыма и дать оценку вероятности его выживания, что и составило цель настоящей публикации.

Объекты и методы исследования

Житняк пушистоцветковый относится к видам, обладающим стресстолерантностью, и успешно заселяет места проявления современных экзогенных геоморфологических процессов. Этому благоприятствует целый ряд приспособлений, как например формирование на корнях защитных футляров из песчинок, сцементированных корневыми выделениями (рис.1в).

Обнаруженный нами *A. dasyanthum* отличается от зарегистрированного ранее для этих условий *Agropyron cimmericum* Nevski расставленностью нижних колосков от 0,5 до 1–1,5 см, безостостью нижних цветковых чешуй, гладкостью верхних цветковых чешуй или наличием 1–5 мелких шипиков на их килях (Цвелев, 1974). Для обоих видов характерно развитие длинных корневищ.



Рис.1в Гербарный образец, собранный на валообразных дюнах в р-не села Нижнезаморское. Азовское побережье Крыма Fig. 1c A herbarium s pecimen collected on rampart dunes near the village of Nizhnezamorskoye. Azov coast of the Crimea



Рис. 1 а Общий вид сообщества с участием A. dasyanthum на песчаных отложениях. (Фото Т.Гореловой, Украина)
Fig. 1 a General view of the community with A. dasyanthum on sandy sediments (Photo by T. Gorelova, Ukraine)



Puc. 16 Ape an A. dasyanthum, в ключая коллекции (интернетресурс www.g bif. org)
Fig. 1b Distribution of A. dasyanthum, including collections. (internet resource www.g bif.org)

Дюны на азовском побережье Крыма частично перекрывают отмерший клиф (прислоненные дюны) и в месте контакта с клифом образуются валы выдувания,

являющиеся, по сути, высокодинамичной структурой. В зависимости от ветровой обстановки они то увеличиваются, то уменьшаются, создавая тем самым базис для формирования пионерной растительности. В открытых и широких бухтах формируются системы разновозрастных валов (валообразные дюны). На дюнах Керченского п-ова указанный вид встречается с покрытием около 4 % в качестве компонента ассоциации Astragalo borysthenici-Ephedsretum Korzh. et Klyukin 1990 (син. Secalo-Stipetum borysthenicae Korsh. 86) (Корженевский, 1986; Корженевский и др. 2001).

Псаммофитное сообшество состав. которого входит житняк пушистоцветковый на 80 % представлено поликарпическими травами и озимыми однолетниками (рис. 2a), что подчёркивает его «средиземноморские черты», по мнению В.Н. Голубева (1996). Об этом свидетельствует, также, и состав жизненных форм по типам вегетации (рис. 26), где абсолютно преобладают и эфемеры и эфемероиды, отрастающих в позднелетне-осенний период. По структуре надземных побегов доминируют полурозеточные растения (более 70 %) и стержнекорневые глубокого залегания (стержнекорневые – 70, кистекорневые – 30 %) (рис. 2в и 2г). Интересен фитоценоз и с точки зрения структуры ареалогических типов, которые мы приводим по данным «Биологической флоры Крыма» (Голубев, 1996).

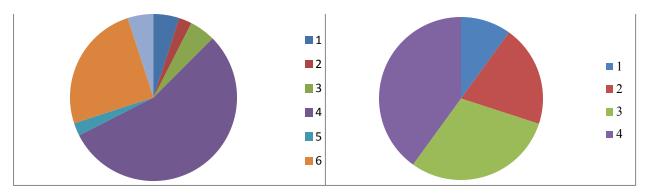
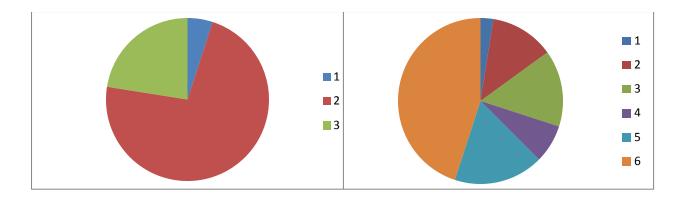


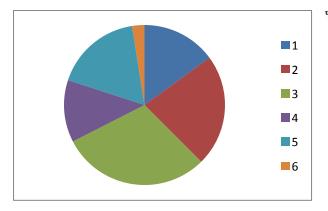
Рис. 2 а Состав основных жизненных форм фитоценоза:1- кустарник; 2- кустарничек; 3- полукустарничек; 4- поликарпическая трава; 5- многолетний или двулетний монокарпик; 6- озимый однолетник; 7- яровой однолетник Fig. 2 a The composition of the main life forms of phytocenosis: 1-shrub; 2-small shrub; 3-semi-shrub; 4- polycarpic grass; 5- perennial or biennial monocarp; 6- winter annual; 7-spring annual

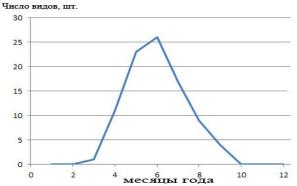
Рис. 26 Состав жизненных форм фитоценоза по типу вегетации: 1- летнезеленые; 2- летнезимнезеленые; 3- эфемеры и эфемероиды, отрастающие в позднелетне-осенний период; 4- эфемероиды, отрастающие зимой Fig. 2 b The composition of life forms of phytocenosis by type of vegetation: 1-year-old green; 2- summer-winter green; 3- ephemerals and ephemeroids growing in the late summer-autumn period; 4- ephemeroids that grow back in winter



Puc. 2в Состав жизненных форм фитоценоза по способу возобновления: 1 - розеточные; 2- полурозеточные; 3 - безрозеточные Fig. 2v The composition of life forms of phytocenosis by the method of renewal: 1- rosette; 2- semirosulate; 3- non-rosellate

Рис. 2г Состав жизненных форм по структуре и глубине залегания корневой системы: 1-кистекорневая короткая; 2-кистекорневая средняя; 3-кистекорневая глубокая; 4-стержне корневая короткая; 5-стержне корневая средняя; 6-стержне корневая глубокая
Fig. 2g The composition of life forms in terms of the structure and depth of the root system: 1-short root race; 2- brush-root medium; 3-deep root race; 4-short taproot; 5-medium taproot; 6-deep taproot





древ нес ред изем ном орс кий; 2- переходный I; 3ев роазиатс кий степной; 4- переходный II; 5голарктический; 6- адвентивный Fig. 2d Arealogical composition of phytocenosis: 1ancient Mediterranean; 2- transitional I; 3- Eurasian steppe; 4- transitional II; 5- Holarctic; 6- adventive

Рис. 2д Ареалогический состав фитоценоза: 1-

Puc. 2e Динамика цветения фитоценоза Fig. 2e Flowering dynamics of phytocenosis

На рисунке 2д отчётливо показано групп ареалов доминирование евроазиатского степного переходного (объединяющего I, евроазиатскую степную группу), древнесредиземноморскую и доминирующими типами являются: европейско-средиземноморский (15 %) и средиземноморско-переднеазиатский (12,5)%). Это показывает, средиземноморский облик сообщества довольно сильно трансформирован видами евроазиатских степей, обуславливающих поздневесенне-раннелетний феноритмотип (рис. 2е).

Соотношение реализованной ниши сообщества и диапазонных значений на градиентах факторов среды, таксонов из состава исследуемых фитоценозов мы оценивали путём расчёта плотности упаковки видов на градиентах факторов среды.

Используя оригинальную программу «Роver» для оценки ёмкости местообитаний и базу данных «Экодата», содержащую унифицированную информацию о диапазоне размещения видов растений вдоль градиентов устанавливались минимальное и максимальное значения градаций, а также оптимумы для каждого средового фактора (Корженевский и др., 2019, 2020). 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 (Джиллер, 1988). Реализованный фрагмент градиента и точку оптимума на нем определяли для ведущих факторов-условий и факторов-ресурсов: освещённость-затенение, терморежим, омброрежим, криорежим, континентальность, увлажнение, переменность увлажнения, кислотность субстрата, солевой режим (анионный состав), содержание карбонатов, содержание азота, гранулометрический (механический) состав (порозность) субстрата.

Положение видов на градиентах факторов-условий и факторов-ресурсов, то есть их диапазонные значения от точки минимума до точки максимума (фундаментальные значения), а также диапазон комфорта («коридор комфортности»), соответств ующий реализованной части градиента, в целом для фитоценоза приводится ниже в виде графических рисунков (рис. 3-14). Последовательность размещение видов на всех рисунках указана на нижней шкале и обусловлена ранжированием по минимальному значению фундаментального показателя на средовом градиенте.

Результаты и обсуждение

Различиями фундаментальных и реализованных ниш объясняется наличие в природе включённых ниш (ниша одного вида входит в гиперобъем ниши другого вида) и полимодальных распределений видов вдоль градиентов экологических факторов (Миркин, Наумова, 2012). В большинстве случаев по каждому градиенту (т.е. по каждой оси) гиперпространства ниш при отсутствии конкуренции распределение вида соответствует колоколовидной кривой (Корженевский и др., 2019). Оно имеет один максимум в наиболее благоприятных условиях и два пессимума — два конца кривой, плавно приближающихся к нулевому значению обилия (покрытия, веса или плотности). Если на части оси расположен более сильный конкурент с включённой нишей, то другой вид может быть вытеснен из самых благоприятных для него местообитаний в менее благоприятные, хотя реально это очень трудно проследить. Наш формат (рис. 3-14) иллюстрирует соотношение реализованного сообществом участка градиента фактора и размещение вдоль него фундаментальных (потенциальных) значений видов сообщества, ранжированных по минимуму.

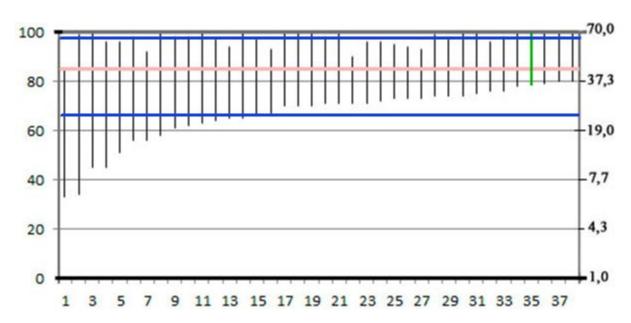


Рис. 3 Распределение видов вдоль градиента «освещение-затенение». «Коридор комфортности» или реализованная ниша сообщества на градиенте фактора (здесь и далее вы делен, синим цветом) размещён в пределах градаций 66-97 (слева) или в процентах освещённости -25-60% (правая шкала). Горизонтальная розовая линия (здесь и далее) - оптимальное значение фактора для обсуждаемого фитоценоза (85 градация, процент освещённости - 42). Нижняя шкала (здесь и далее) порядковый номер вида: 1. Arum elongatum Steven; 2. Geum urbanum L.; 3. Crataegus orientalis Pall. ex M.Bieb.; 4. Rosa canina L.; 5. Festuca valesiaca Schleich. ex Gaudin; 6. Anthriscus cerefolium (L.) Hoffm.; 7. Galium aparine L.; 8. Stipa pennata L.; 9. Artemisia campestris L. subsp. inodora Nyman; 10. Koeleria pyramidata (Lam.) P.Beauv.; 11. Eryngium maritimum L.; 12. Erodium cicutarium (L.) L'Her.; 13. Hieracium umbellatum L.; 14. Senecio leucanthemifolius Poir. subsp. vernalis (Waldst. et Kit.) Greuter; 15. Chondrilla juncea L.; 16. Elymus farctus subsp. bessarabicus (Savul. & Rayss) Melderis; 17. Plantago scabra Moench; 18. Centaurea scabiosa L. subsp. adpressa (Ledeb.) Gugler; 19. Alyssum hirsutum M. Bieb; 20. Astragalus onobrychis L.; 21. Euphorbia sequieriana Neck.; 22. Galium humifusum M. Bieb.; 23. Valerianella coronata (L.) DC.; 24. Centaurea sterilis Steven; 25. Medicago falcata L.; 26. Verbascum pinnatifidum Vahl.; 27. Helianthemum salicifolium (L.) Mill.; 28. Lactuca tatarica (L.) C.A.Mey.; 29. Pleconax subconica Sourkova; 30. Xanthium orientale L. subsp. italicum (Moretti) Greuter; 31. Medicago monspeliaca (L.) Trauty.; 32. Astragalus varius S.G.Gmel.; 33. Securigera varia (L.) Lassen; 34. Bromus tectorum L.; 35. Agropyron dasyanthum Ledeb.; 36. Jurinea longifolia DC.; 37. Crambe maritima L.; 38. Leymus racemosus (Lam.) Tzvelev. Здесь и далее зелёным цветом отмечен диапазон Agropyron dasyanthum на градиенте.

Fig. 3 Distribution of species along the gradient "lighting-shading". The "comfort corridor" or the realized niche of the community (hereinafter highlighted in blue) is placed within gradations 66-97 (left) or as a percentage of illumination -25-60% (right scale). The horizontal black line (hereinafter) is the optimal value of the factor for the phytocenosis under discussion (85th gradations, percentage of illumination -42th. The lower scale (hereinafter) is the serial number of the form. Hereinafter, the range of *Agropyron dasyanthum* on the gradient is marked in green.

На градиенте «освещение-затенение» обсуждаемый вид — A. dasyanthum размещается в зоне комфорта, хотя его медианное значение слегка смещено в сторону максимума. Другие виды из состава фитоценоза, может быть только за исключением $Arum\ elongatum$, свои потенциальные возможности умещают в реализованный градиент сообщества, по-видимому, не приводя к возникновению так называемого конкурентного исключения (рис. 3). Как видим, большинство видов стенотопны по отношению к фактору и могут быть причислены к эугелиофитам-гелиофитам. Только первые четыре вида на градиенте можно отнести к гемиэвритопам, которые можно встретить как на открытых пространствах, так и в разреженных лесных сообществах.

Несколько другую картину наблюдаем на градиенте «терморежим» (рис. 4). Обсуждаемый вид, хотя и укладывается в зону комфорта, все же избегает среднеиюльских температур выше $22~^{\circ}\mathrm{C}$.

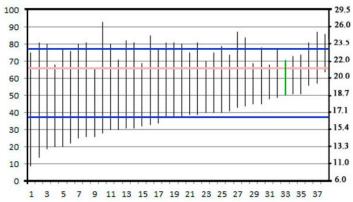


Рис. 4 Распределение видов вдоль градиента «терморежим» (средняя температура июля).

«Коридор комфортности» размещён в пределах градаций 36-77 (слева) или в градусах С° – 16,4-22,8 (правая шкала). Оптимальное значение фактора – 66 градация (+21,5°C). 1. Medicago falcata; 2. Erodium cicutarium; 3. Hieracium umbellatum; 4. Centaurea scabiosa subsp. adpressa; 5. Koeleria pyramidata; 6. Galium aparine; 7. Galium humifusum; 8. Geum urbanum; 9. Leymus racemosus; 10. Lactuca tatarica; 11. Plantago scabra; 12. Artemisia campestris subsp. inodora; 13. Elymus farctus subsp. bessarabicus; 14. Senecio leucanthemifolius subsp. vernalis; 15. Crambe maritima; 16. Rosa canina; 17. Securigera varia; 18. Eryngium maritimum; 19. Astragalus onobrychis; 20. Festuca valesiaca; 21. Carex colchica; 22. Chondrilla juncea; 23. Euphorbia sequieriana; 24. Verbascum pinnatifidum; 25. Bromus tectorum; 26. Stipa pennata; 27. Pleconax subconica; 28. Valerianella coronata 29. Astragalus varius; 30. Anthriscus cerefolium; 31. Jurinea longifolia; 32. Centaurea sterilis; 33. Agropyron dasyanthum; 34. Arum elongatum; 35. Alyssum hirsutum; 36. Crataegus orientalis; 37. Medicago monspeliaca; 38. Helianthemum salicifolium.

Fig. 4 The distribution of species along the "thermal mode" gradient (average July temperature). The "Comfort Corridor" is located within grades 36-77 (left) or in degrees C° – 16,4-22,8 (right scale). The optimal value of the factor is 66th gradation (+21,5 °C).

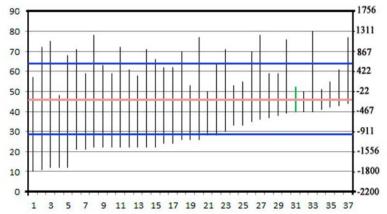


Рис. 5 Распределение видов вдоль градиента «омброрежим» (аридность-гумидность климата). «Коридор комфортности» размещён в пределах градаций 28-64 (слева) или в мм испаряемости — -1000-+600 (правая шкала). Оптимальное значение фактора — 46 градация (-200 мм). 1. Plantago scabra; 2. Hieracium umbellatum.; 3. Lactuca tatarica; 4. Helianthemum salicifolium; 5. Valerianella coronata; 6. Koeleria pyramidata; 7. Medicago monspeliaca; 8. Rosa canina; 9. Chondrilla juncea; 10. Euphorbia sequieriana; 11. Geum urbanum; 12. Medicago falcata; 13. Anthriscus cerefolium; 14. Bromus tectorum; 15. Erodium cicutarium; 16. Securigera varia; 17. Festuca valesiaca; 18. Eryngium maritimum; 19. Arum elongatum; 20. Elymus farctus subsp. bessarabicus; 21. Alyssum hirsutum; 22. Senecio leucanthemifolius subsp. vernalis; 23. Artemisia campestris subsp. inodora; 24. Leymus racemosus; 25. Pleconax subconica; 26. Centaurea scabiosa subsp. adpressa; 27. Verbascum pinnatifidum; 28. Stipa pennata; 29. Astragalus onobrychis; 30. Galium aparine; 31. Agropyron dasyanthum; 32. Jurinea longifolia; 33. Galium humifusum; 34. Centaurea sterilis; 35. Astragalus varius; 36. Crataegus orientalis; 37. Crambe maritima.

Fig. 5 Distribution of species along the ombro mode gradient (climate aridity-humidity). The "comfort corridor" is located within the gradation 28-64 (left) or in mm of evaporation --1000-+600 (right scale). The optimal value of the factor is 46th gradation (-200 mm).

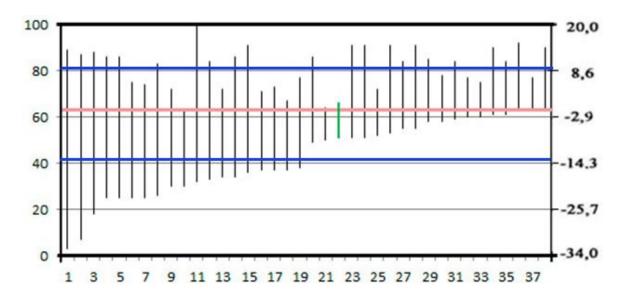


Рис. 6 Распределение видов вдоль градиента «криорежим» (средняя температура самого холодного месяца). «Коридор комфортности» размещён в пределах градаций 42-81 или в градусах от -13,1 до +9,1. Оптимальное значение фактора для обсуждаемого фитоценоза (63 градация — -1,1°С). 1. Hieracium umbellatum; 2. Galium aparine; 3. Koeleria pyramidata; 4. Festuca valesiaca; 5. Geum urbanum; 6. Medicago falcata; 7. Stipa pennata; 8. Astragalus onobrychis; 9. Artemisia campestris subsp. inodora; 10. Bromus tectorum; 11. Lactuca tatarica; 12. Securigera varia; 13. Carex colchica; 14. Centaurea scabiosa subsp. adpressa; 15. Erodium cicutarium; 16. Astragalus varius; 17. Euphorbia sequieriana; 18. Leymus racemosus; 19. Plantago scabra; 20. Senecio leucanthemifolius subsp. vernalis; 21. Jurinea longifolia; 22. Agropyron dasyanthum; 23. Rosa canina; 24. Medicago monspeliaca; 25. Galium humifusu; 26. Chondrilla juncea; 27. Anthriscus cerefolium; 28. Valerianella coronata; 29. Eryngium maritimum; 30. Crambe maritima; 31. Crataegus orientalis; 32. Arum elongatum; 33. Alyssum hirsutum. 34. Elymus farctus subsp. bessarabicus; 35. Verbascum pinnatifidum; 36. Pleconax subconica; 37. Centaurea sterilis; 38. Helianthemum salicifolium. 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 42-81 or in degrees C° - -13,1-+9,1. The optimal value of the factor for the discussed phytocenosis (63rd gradation - -1,1°C).

Обращает внимание то, что большинство таксонов из состава фитоценоза размещены в нижней части зоны комфорта, явно демонстрируя предпочтения более низким летним температурам. В отличие от предыдущего градиента, здесь основная масса видов гемиэвритопы-гемистенотопы, реализующих свои потенции вдоль большей части градиента.

На градиент «омброрежим» *А. dasyanthum* реализует свой потенциал в средней части зоны комфорта (рис. 5), демонстрируя приспособленность к засушливым условиям с явным дефицитом осадков, при этом его медианное значение точно укладывается в точку оптимуму реализованной ниши сообщества (46 градация фактора). Заметим также, что, судя по размещению видов на градиенте, в ближайшее время не ожидается коренных сукцессионных перестроек.

«Коридор комфорта» на градиенте «криорежим» достаточно широк (почти 20-градусный) и охватывает зимние температуры от минус 13,1 до плюс 9,1 с оптимумом на шкале -1,1 °C (рис. 6). При этом житняк пушистоцветковый имея узкий (стенотопический) потенциал размещается на градиенте в зоне отрицательных температур с медианным показателем на шкале в минус 4 градуса. Своим положением на градиенте *А. dasyanthum* делит состав ценоза на две совокупности: холодолюбивые и теплолюбивые. В случае дальнейшей трансформации климата в сторону потепления перспективы задержаться в составе этого псаммофитного фитоценоза у житняка сводятся к минимуму.

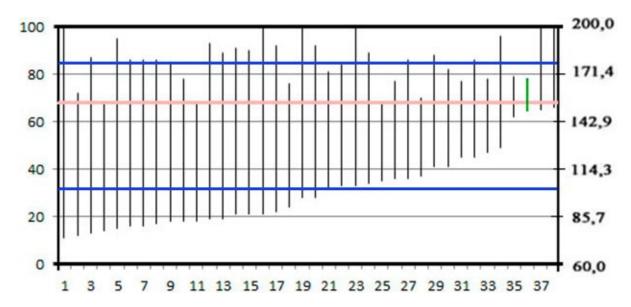


Рис. 7 Распределение видов вдоль градиента «континентальность» (контрастность климата %). «Коридор комфортности» размещён в пределах градаций 31-85 или в значениях индекса 101-179 %. Оптимальное значение фактора 68 градация, что соответствует значению — 154 %. 1. Bromus tectorum; 2. Valerianella coronata; 3. Erodium cicutarium; 4. Crambe maritima; 5. Lactuca tatarica; 6. Rosa canina; 7. Centaurea scabiosa subsp. adpressa; 8. Artemisia campestris subsp. inodor; 9. Eryngium maritimum; 10. Astragalus onobrychis; 11. Leymus racemosus; 12. Geum urbanum; 13. Koeleria pyramidata; 14. Elymus farctus subsp. bessarabicus; 15. Euphorbia sequieriana; 16. Galium aparine; 17. Hieracium umbellatum; 18. Chondrilla juncea; 19. Plantago scabra; 20. Securigera varia; 21. Medicago monspeliaca; 22. Medicago falcata; 23. Helianthemum salicifolium; 24. Centaurea sterilis; 25. Verbascum pinnatifidum; 26. Galium humifusum; 27. Senecio leucanthemifolius subsp. vernalis; 28. Pleconax subconica; 29. Festuca valesiaca; 30. Stipa pennata; 31. Crataegus orientalis; 32. Anthriscus cerefolium; 33. Arum elongatum; 34. Carex colchica; 35. Jurinea longifolia; 36. Agropyron dasyanthum; 37. Alyssum hirsutum; 38. Astragalus varius.

Fig. 7 The distribution of species along the continental gradient (climate contrast %). The "Comfort Corridor" is located within grades 31-85 or in the values of the index 101-179 %. The optimal value of the factor is 68th gradation, which corresponds to the value of 154 %.

Характер и степень континентальности климата чаще всего оценивают по годовой амплитуде температур, причём для морских (океанических) областей степень континентальности ниже 100 %, а континентальных может достигать 250 %. В нашем случае (рис. 7) на градиенте «континентальность» фундаментальные значения видов фитоценоза укладываются в достаточно широкий «коридор комфортности», размещённый в створе от морского до субконтинетального. И хотя ряд видов (в основном из классов Cakiletea maritimae R.tx. et Prsg. 1950 и Ammophiletea Br.-Bl. Et R.Tx. 1943) на градиенте размещаются в нижней (от линии оптимума) зоне толерантности, они проходят полный цикл развития в дюнном ландшафте. А. dasyanthum стенотопичен размещен между полуконтинентальной мезоконтинентальной экогруппами в верхней части «коридора комфортности».

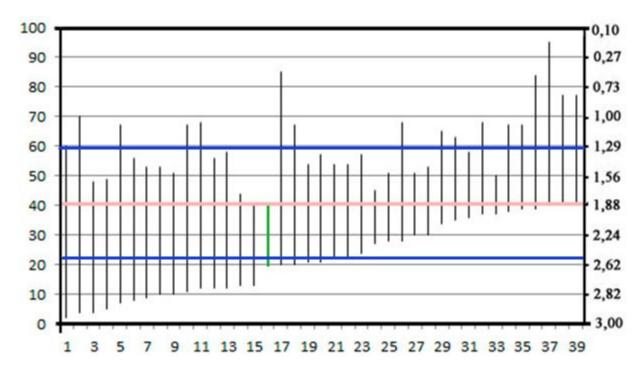


Рис. 8 Распределение видов вдоль градиента «увлажнение» (индекс сухости). «Коридор комфортности» размещён в пределах градаций 22-59 или в значениях индекса 2,56-1,31. Оптимальное значение фактора 41 градация, что соответствует значению — 1,84. 1. Festuca valesiaca; 2. Koeleria pyramidata; 3. Erodium cicutarium; 4. Bromus tectorum; 5. Lactuca tatarica; 6. Carex colchica; 7. Astragalus onobrychis; 8. Plantago scabra; 9. Medicago falcata; 10. Centaurea scabiosa subsp. adpressa; 11. Artemisia campestris subsp. inodora; 12. Stipa pennata; 13. Senecio leucanthemifolius subsp. vernalis; 14. Alyssum hirsutum; 15. Helianthemum salicifolium; 16. Agropyron dasyanthum; 17. Rosa canina; 18. Galium aparine; 19. Jurinea longifolia; 20. Securigera varia; 21. Pleconax subconica; 22. Valerianella coronata; 23. Euphorbia sequieriana; 24. Medicago monspeliaca; 25. Centaurea sterilis; 26. Hieracium umbellatum; 27. Astragalus varius; 28. Verbascum pinnatifidum; 29. Xanthium orientale subsp. italicum; 30. Galium humifusum; 31. Crataegus orientalis; 32. Eryngium maritimum; 33. Arum elongatum; 34. Anthriscus cerefoli; 35. Crambe maritima; 36. Geum urbanum; 37. Chondrilla juncea; 38. Leymus racemosus; 39. Elymus farctus subsp. bessarabicus.

Fig. 8 Distribution of species along the "humidification" gradient (dryness index). The "Comfort Corridor" is located with in grades 22-59 or in the values of the index 2.56-1.31. The optimal value of the factor is 41st gradation, which corresponds to a value of 1,84.

В дюнном ландшафте и, в особенности, на прислонённых дюнах дефляционные процессы являются главным рельефомоделирующим фактором, благодаря которому поверхностные отложения всегда хорошо дренируются и быстро иссушаются. Растения адаптируются к таким условиям увлажнения и как это отмечалось выше формируют на корнях защитные чехлики из опробковевшей ткани и сцементированных песчинок, разветвлённую корневую систему экстенсивного типа с элементами заякоривания и др. К видам, приспособленным к засухе можно отнести и житняк пушистоцветковый (рис. 8, 9), занимающий нижнюю часть зоны толерантности со значениями индекса сухости от 1,8 до 2,6, а коэффициента переменности увлажнения 0,39-0,49, что соответствует контрастофильной и сильно контрастофильной экогруппам.

В условиях явного дефицита влаги (сумма осадков в разные годы колеблется от 300 до 400 мм), очень важным источником дополнительного увлажнения является конденсация, активно протекающая в местах скопления глыбового материала, который всегда имеется у подножья отмершего клифа, перекрытого песчаными отложениями. Это откладывает отпечаток на конфигурацию распределения фундаментальных значений видов из состава сообщества на градиентах «увлажнение» и режим увлажнения» (рис. 8, 9). Если провести линию через медианные точки на векторах

значений, то получим сигмоидальную линию, соответствующую колоколообразной при наложении на график. Это указывает на степень дифференциации ниш без создания жесткой конкуренции.

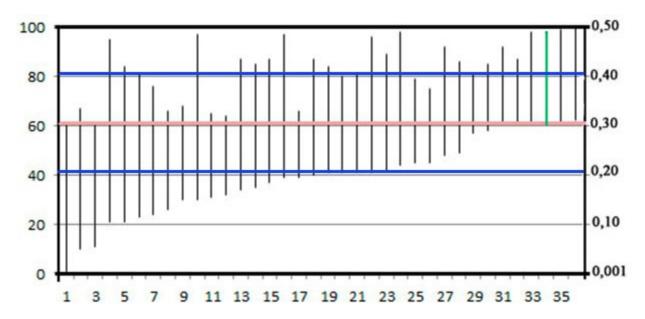


Рис. 9 Распределение видов вдоль град иента «переменность увлажнения» (коэффициент переменности увлажнения). «Коридор комфортности» размещён в пределах градаций 41-82 или в значениях индекса 0,20-0,41. Оптимальное значение фактора 61 градация, что соответствует значению — 0,30. 1. Geum urbanum; 2. Artemisia campestris subsp. inodora; 3. Arum elongatum; 4. Jurinea longifolia; 5. Galium aparine; 6. Medicago monspeliaca; 7. Rosa canina; 8. Centaurea sterilis; 9. Centaurea scabiosa subsp. adpressa; 10. Erodium cicutarium; 11. Anthriscus cerefolium; 12. Crataegus orientalis; 13. Alyssum hirsutum; 14. Valerianella coronata; 15. Pleconax subconica; 16. Chondrilla juncea; 17. Euphorbia sequieriana; 18. Hieracium umbellatum; 19. Astragalus onobrychis; 20. Koeleria pyramidata; 21. Stipa pennata; 22. Senecio leucanthemifolius subsp. vernalis; 23. Medicago falcata; 24. Astragalus varius; 25. Festuca valesiaca; 26. Verbascum pinnatifidum; 27. Lactuca tatarica; 28. Galium humifusum; 29. Securigera varia; 30. Bromus tectorum; 31. Helianthemum salicifolium; 32. Leymus racemosus; 33. Xanthium orientale subsp. italicum; 34. Agropyron dasyanthum; 35. Elymus farctus subsp. bessarabicus; 36. Crambe maritima.

Fig. 9 The distribution of species along the gradient "variability of moisture" (coefficient of variability of moisture). The "Comfort Corridor" is located within the gradations 41-82 or in the values of the index 0,20-0,41. The optimal value of the factor is 61st gradations, which corresponds to a value of 0,30.

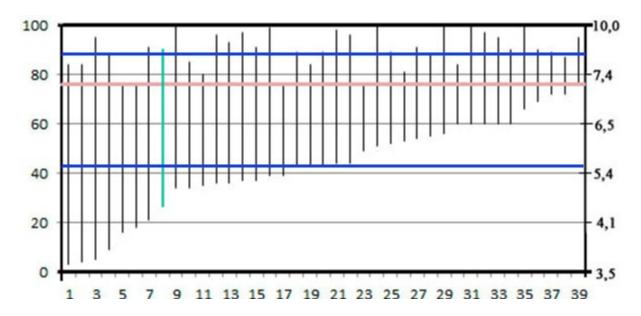


Рис. 10 Распределение видов вдоль градиента «реакция субстрата» (рН водной вытяжки). «Коридор комфортности» размещён в пределах градаций 43-88 или в значениях рН 5.5-8,2. Оптимальное значение фактора - 76 градация, что соответствует значению рН — 7.2. 1. Geum urbanum; 2. Rosa canina; 3. Senecio leucanthemifolius subsp. vernalis; 4. Erodium cicutarium; 5. Carex colchica; 6. Hieracium umbellatum; 7. Centaurea sterilis; 8. Agropyron dasyanthum; 9. Eryngium maritimum; 10. Anthriscus cerefolium; 11. Plantago scabra; 12. Festuca valesiaca; 13. Stipa pennata; 14. Koeleria pyramidata; 15. Leymus racemosus; 16. Artemisia campestris subsp. inodora; 17. Galium aparine; subsp. bessarabicus 18. Astragalus varius; 19. Jurinea longifolia; 20. Galium humifusum; 21. Elymus farctus; 22. Pleconax subconica; 23. Alyssum hirsutum; 24. Bromus tectorum; 25. Centaurea scabiosa subsp. adpressa; 26. Arum elongatum; 27. Crambe maritima; 28. Astragalus onobrychis; 29. Verbascum pinnatifidum; 30. Crataegus orientalis; 31. Chondrilla juncea; 32. Euphorbia sequieriana; 33. Medicago falcata; 34. Valerianella coronata; 35. Lactuca tatarica; 36. Helianthemum salicifolium; 37. Securigera varia; 38. Medicago monspeliaca; 39. Xanthium orientale subsp. italicum.

Fig. 10 Distribution of species along the "substrate reaction" gradient (pH of an aqueous extract). The "comfort corridor" is located within the gradations 43-88 or in pH values of 5,5-8,2. The optimal value of the factor is 76th gradations, which corresponds to a pH value of 7,2.

Сообщество, размещённое в приморской части на прислонённой дюне испытывает разновременное воздействие импульверизации и его составляющие виды должны быть адаптированы к широкому диапазону реакции субстрата, выраженного в нашем случае показателем рН (рис.10). Зона толерантности на градиенте «реакция субстрата» размещена между значениями 5,5-8,2 с оптимумом, заметно смещённым в сторону низких значений, а житняк пушистоцветковый имеет потенциал чугь шире – от 4,6 до 8,5 и выступает как мезоэвритопом.

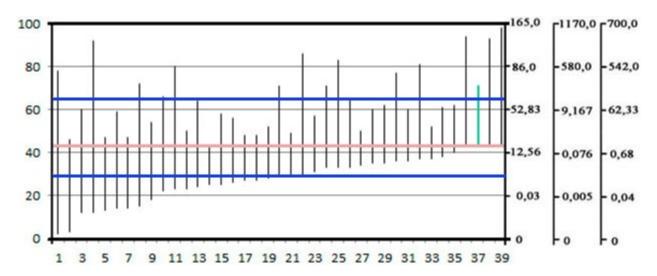


Рис. 11 Распределение видов вдоль градиента «анионный состав субстрата» (содержание основных анионов). «Коридор комфортности» размещён в пределах градаций 29-65 или в значениях содержание анионов в мг/100 г почвы в слое 0-50 см: HCO3 0,84-60,5; СГ 0,007-63,0; SO42 0,06-187,5. Оптимальное значение фактора 43 градация, что соответствует следующему анионному составу: HCO3 20,2; СГ 0,25; SO42 0,89. 1. Artemisia campestris subsp. inodora; 2. Hieracium umbellatum; 3. Centaurea scabiosa subsp. adpressa; 4. Festuca valesiaca; 5. Rosa canina; 6. Securigera varia; 7. Geum urbanum; 8. Bromus tectorum; 9. Stipa pennata; 10. Galium humifusum; 11. Koeleria pyramidata; 12. Galium aparine; 13. Jurinea longifolia; 14. Carex colchica; 15. Erodium cicutarium; 16. Astragalus onobrychis; 17. Crataegus orientalis; 18. Astragalus varius; 19. Arum elongatum; 20. Plantago scabra; 21. Centaurea sterilis; 22. Euphorbia sequieriana; 23. Medicago falcata; 24. Verbascum pinnatifidum; 25. Senecio leucanthemifolius subsp. vernalis; 26. Valerianella coronata; 27. Anthriscus cerefolium; 28. Eryngium maritimum; 29. Chondrilla juncea; 30. Lactuca tatarica; 31. Leymus racemosus; 32. Pleconax subconica; 33. Medicago monspeliaca; 34. Alyssum hirsutum; 35. Helianthemum salicifolium; 36. Elymus farctus subsp. bessarabicus; 37. Agropyron dasyanthum; 38. Xanthium orientale subsp. italicum; 39. Crambe maritima.

Fig. 11 The distribution of species along the gradient "anionic composition of the substrate" (the content of the main anions). The "Comfort Corridor" is located within grades 29-65 or in the values of anion content in mg / 100 g of soil in a layer of 0-50 cm: HCO₃⁻ 0.84-60.5; Cl⁻ 0.007-63.0; SO₄²⁻ 0.06-187,5. The optimal value of factor 43rd is gradation, which corresponds to the following anionic composition: HCO₃⁻ - 20,2; Cl⁻ - 0,25; SO₄²⁻ - 0,89.

Эдафические факторы плотно сопряжены друг с другом и зачастую механизмы компенсации недостатка или избытка отдельного ресурса еще не раскрыты полностью. В этом случае мы можем констатировать результаты оценки положения сообщества на градиентах факторов-ресурсов. Так, на градиенте содержание основных анионов, ранее известного как «богатство-засоление» (Раменский и др., 1956), фитоценоз занимает центральную часть градиента (от гликопермезотрофной до галосемиэвтрофной экогруппы в представлении Д.Н. Циганова(1983) с видами, избегающими засоления (размещающимися в нижней части зоны комфорта), так и адаптированными к средним его показателям (рис. 11). К числу последних можно отнести и *А. dasyanthum*, реализовавшего свои потенции на градациях выше линии оптимума и даже заметно выходя за зону комфорта.

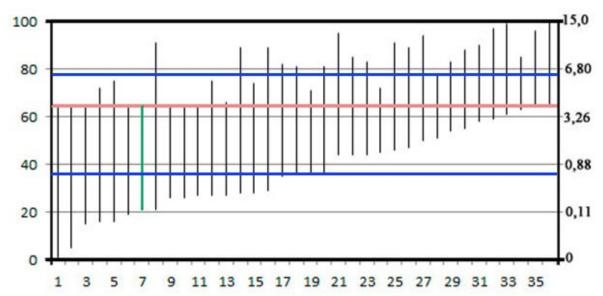


Рис. 12 Распределение видов вдоль градиента «содержание карбонатов» (процент карбонатов CaCO₃+MgCO₃). «Коридор комфортности» размещён в пределах градаций 37-77 или в процентах карбонатов 0,69-6,26 %. Оптимальное значение фактора 65 градация, что соответствует проценту карбонатов — 4,15 %. 1. Erodium cicutarium; 2. Euphorbia sequieriana; 3. Xanthium orientale subsp. italicum; 4. Bromus tectorum; 5. Senecio leucanthemifolius subsp. vernalis; 6. Medicago monspeliaca; 7. Agropyron dasyanthum; 8. Artemisia campestris subsp. inodora; 9. Anthriscus cerefolium; 10. Galium aparine; 11. Geum urbanum; 12. Leymus racemosus; 13. Verbascum pinnatifidum; 14. Chondrilla juncea; 15. Hieracium umbellatum; 16. Jurinea longifolia; 17. Rosa canina; 18. Festuca valesiaca; 19. Lactuca tatarica; 20. Valerianella coronata; 21. Astragalus varius; 22. Stipa pennata; 23. Pleconax subconica; 24. Centaurea scabiosa subsp. adpressa; 25. Alyssum hirsutum; 26. Astragalus onobrychis; 27. Crataegus orientalis; 28. Koeleria pyramidata; 29. Arum elongatum; 30. Elymus farctus subsp. bessarabicus; 31. Medicago falcata; 32. Crambe maritima; 33. Centaurea sterilis; 34. Galium humifusum; 35. Helianthemum salicifolium.

Fig. 12 Distribution of species along the "carbonate content" gradient (percentage of CaCO₃ + MgCO₃ carbonates). The "comfort corridor" is located within the gradations 37-77 or in the percentage of carbonates 0,69-6,26%. The optimal value of the factor is 65th gradation, which corresponds to the percentage of carbonates – 4,15%.

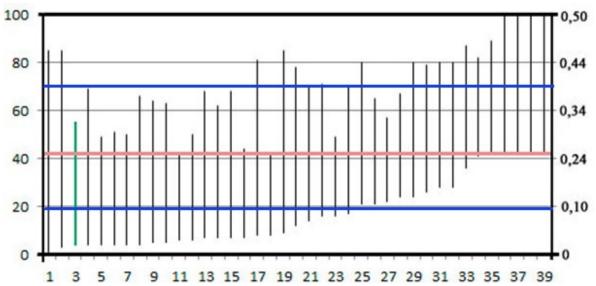


Рис. 13 Распределение видов вдоль градиента «содержание азота» (процент азота). «Коридор комфортности» размещён в пределах градаций 19-70 или в процентах азота 0,12-0,40. Оптимальное значение фактора 42 градация, что соответствует проценту азота — 0,24. 1. Rosa canina; 2. Chondrilla juncea; 3. **Agropyron dasyanthum**; 4. Securigera varia; 5. Euphorbia sequieriana; 6. Festuca valesiaca; 7. Koeleria pyramidata; 8. Helianthemum salicifolium; 9. Astragalus onobrychis; 10. Stipa pennata; 11. Carex colchica; 12. Artemisia campestris subsp. inodora; 13. Astragalus varius; 14. Jurinea longifolia; 15. Centaurea scabiosa subsp. adpressa; 16. Hieracium umbellatum; 17. Eryngium maritimum; 18. Alyssum hirsutum; 19. Erodium cicutarium;

20. Valerianella coronata; 21. Lactuca tatarica; 22. Pleconax subconica; 23. Xanthium orientale subsp. italicum; 24. Verbascum pinnatifidum; 25. Medicago falcata; 26. Bromus tectorum; 27. Medicago monspeliaca; 28. Plantago scabra; 29. Galium humifusum; 30. Centaurea sterilis; 31. Crataegus orientalis; 32. Senecio leucanthemifolius subsp. vernalis; 33. Elymus farctus subsp. bessarabicus; 34. Leymus racemosus; 35. Crambe maritima; 36. Geum urbanum; 37. Galium aparine; 38. Arum elongatum; 39. Anthriscus cerefolium.

Fig. 13 The distribution of species along the gradient "nitrogen content" (percentage of nitrogen N). The "comfort corridor" is located within the gradation 19-70 or in percentage of nitrogen 0,12-0,40. The optimal value of the factor is 42nd gradations, which corresponds to the percentage of nitrogen – 0,24.

Карбонаты могут быть главным осадителем микроэлементов в некоторых почвах при этом кальций наиболее важный катион, определяющий, степень их растворения. Заметим также, что кальций, фосфор и магний являются главными антагонистическими элементами в отношении поглощения и метаболизма многих элементов. Однако и для антогонистических пар элементов наблюдались иногда синергические эффекты, что связано, вероятно, со специфическими реакциями у отдельных генотипов или видов растений (Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989). На прислоненной дюне зона толерантности фитоценоза по отношению к карбонатам размещена в створе экогрупп гемикарбонатофобы — гемикарбонатофилы с оптимумом на градации в 4,15 %, в то время как у житняка медианное значение приближается к 0,5 % и верхнее потенциальное значение едва достигает оптимального значения (рис. 12).

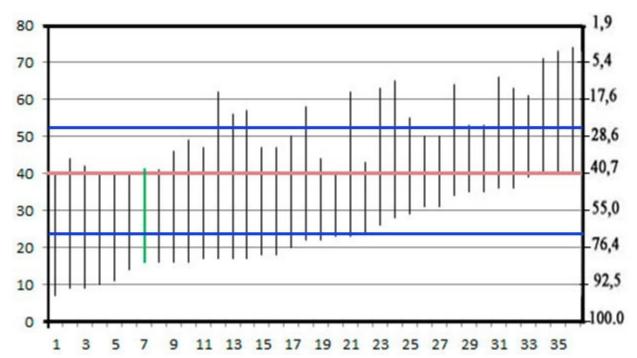


Рис. 14 Распределение видов вдоль градиента «аэрация» (процент порозности субстрата).

«Коридор комфортности» размещён в пределах градаций 24-52 или в процентах порозности 67,9-26,4. Оптимальное значение фактора 40 градация, что соответствует проценту порозности — 40,7. 1. Euphorbia sequieriana; 2. Crambe maritima; 3. Erodium cicutarium; 4. Centaurea scabiosa subsp. adpressa; 5. Alyssum hirsutum; 6. Leymus racemosus; 7. Agropyron dasyanthum; 8. Jurinea longifolia; 9. Stipa pennata; 10. Medicago monspeliaca; 11. Crataegus orientalis; 12. Elymus farctus subsp. bessarabicus; 13. Bromus tectorum; 14. Xanthium orientale subsp. italicum; 15. Astragalus varius; 16. Centaurea sterilis; 17. Galium humifusum; 18. Festuca valesiaca; 19. Medicago falcata; 20. Pleconax subconica; 21. Valerianella coronata; 22. Helianthemum salicifolium; 23. Lactuca tatarica; 24. Verbascum pinnatifidum; 25. Koeleria pyramidata; 26. Astragalus onobrychis; 27. Securigera varia; 28. Anthriscus cerefolium; 29. Chondrilla juncea; 30. Senecio leucanthemifolius subsp. vernalis; 31. Rosa canina; 32. Hieracium umbellatum; 33. Arum elongatum; 34. Geum urbanum; 35. Galium aparine; 36. Artemisia campestris subsp. inodora.

Fig. 14 Distribution of species along the aer ation gradient (percentage of substrate porosity). The "comfort corridor" is located within grades 24-52 or in percent porosity 67,9-26,4. The optimal factor value is 40th gradation, which corresponds to the percentage of porosity – 40,7.

Показателем трофического богатства эдафотопа, конечно же, выступает градиент «содержание азота» и логично ожидать, что псаммофитное сообщество вряд ли будет размещаться в створе эунитрофилов. Накопление органики на прислоненной дюне происходит только в желобе выдувания, а это уже другой класс растительности, который не рассматривается в настоящей статье. В нашем конкретном случае зона комфорта — реализованная часть занимает половину всего градиента: от значений 0,12 до 0,40 % (рис. 13). Кстати на этом градиенте довольно редко встречаются стенотопы, и не исключением является *А. dasyanthum*, потенциально вмещающийся между градациями 4–55, то есть от субстратов очень бедных азотом до сравнительно богатых.

Гранулометрический состав субстрата контролирует не только влажность, но и регулирует тепловой и воздушный режимы, а также способность к поглощению минеральных веществ и др. Состояние поверхностных отложений на дюне демонстрирует градиент «аэрация», оцениваемый шкалой «порозность». Как и следует перевиваемые частицы раковинного детрита сильно одновременно шлифуя, поверхность в зонах транзита, а затем скапливаются за ветропроницаемыми преградами в форме холмиков-кос, где чаще всего и поселяются вновь доставленные диаспоры «новых вселенцев», одним из которых был и обсуждаемый вид. Его потенциальные возможности показаны на рисунке 14, отчётливо демонстрирующем приверженность вида субстратам К воздухопроницаемостью и занимающем в пространстве зоны комфорта нижнюю (от оптимального значения) часть.

Заключение

Сообщество, входящее в состав ассоциациии Astragalo borysthenici-Ephedsretum Korzh. et Klyukin 1990 (союз Verbascion pinnatifidi Korzh. et Klukin 1990, порядок Festucetalia vaginatae Soo 1957, класс Festucetea vaginatae Soo 1968 em Vicherek 1972), описанное на прислоненной дюне, за небольшим исключением, типично псаммофитное. В его составе абсолютно преобладают поликарпические травы, по типам вегетации – эфемеры и эфемероиды. Характерной чертой фитоценоза является доминирование видов с полурозеточным абсолютное типом вегетации стержнекорневой системой глубокого залегания. Подобный состав свидетельствует о «жестких» условиях экотопа и вызывает сомнения: какая судьба ожидает житняк пушистоцветковые, впервые обнаруженный на ракушечно-детритовых отложения в Приазовье.

В результате выполненной оценки реализованной ниши фитоценоза с участием *A. dasyanthum* установлены ее параметры на градиентах факторов-условий и факторов-ресурсов (рис. 15а) и выполнено сравнение нишевого пространства сообщества с фундаментальными показателями житняка (рис. 15б). На градиентах климатопа (оси: 1, 2, 3, 4, 5) потенциальные параметры укладываются в реализованное сообществом пространство. Несколько другая картина в эдафотопе, здесь на осях «переменность увлажнения» и «анионный состав» фундаментальные показатели вида опираются на линию оптимума фитоценоза, смещаясь вправо (в сторону высоких значений шкалы), а оси «увлажнение», «реакция субстрата», «содержание карбонатов», «содержание азота» и «порозность субстрата» демонстрируют обратную картину, занимая пространство ниже оптимума.

Таким образом, *A. dasyanthum* в ближайшее время, на тренде глобальной трансформации климата не будет элиминирован из состава фитоценоза. Если в дюнном ландшафте азовского побережья Крыма не буден нарушена направленность и скорость современных экзогенных геологических процессов сохранится и описанное сообщество. Есть опасение, и эта тенденция усиливается, в снижении продуктивности

экосистемы Азовского моря, и в частности, уменьшение численности *Cardium edule* L., являющегося одним из основных источников поступления раковинного детрита. В таком случае, следует ожидать разрушение дюнных образований, а в самом плохом сценарии, и постепенное нарушение целостности Арабатской Стрелки, что приведёт к изливанию вод Сиваша в акваторию Азовского моря. Еще одна беда - это воровство песка и нерегулируемая, а зачастую и стихийная рекреация в прибрежной части моря.

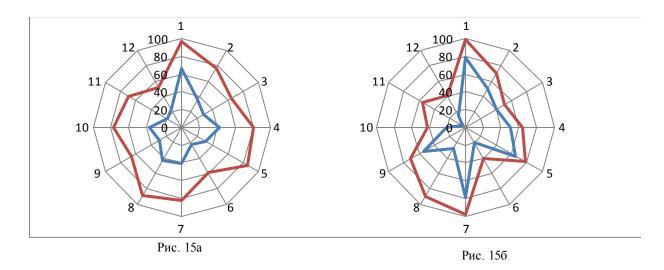


Рис. 15 Реализованная ниша сообщества (справа) и потенциальная (фундаментальная) ниша житня ка пушистоцветкового (красным цветом указано максимальное значение, синим — минимальное). Цифрами указаны следующие оси градиентов: 1 — освещённость-затенение, 2 — терморежим, 3 — аридность-гумидность, 4 — криорежим, 5 — континентальность климата, 6 — увлажнение, 7 — переменность увлажнения, 8 — кислотность субстрата, 9 — солевой режим (анионный состав), 10 — содержание карбонатов, 11 — со держание азота, 12 — гранулометрический (механический) состав субстрата.

Fig. 15 The realized niche of the community (on the right) and the potential (fundamental) niche of the fluffy-flowered wheatgrass (the maximum value is indicated in red, the minimum in blue). The numbers indicate the following gradient axes: 1 - illumination-shading, 2 - thermal mode, 3 - aridity-humidity, 4 - cryo-mode, 5 - continental climate, 6 - humidification, 7 - moisture variability, 8 - substrate acidity, 9 - salt regime (anionic composition), 10 - carbonate content, 11 - nitrogen content, 12 - granulometric (mechanical) composition of the substrate.

Благодарности / Acknowledge ments

Исследование проведено в рамках бюджетной темы Никитского ботанического сада – Национального научного центра РАН (0829-2019-0023).

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 (0829-2019-0023).

Литература / References

Голубев В.Н. Биологическая флора Крыма. Ялта: НБС-ННЦ, 1996. 126 с. [*Golubev V.N.* Biological flora of the Crimea. Yalta: NBG-NSC, 1996. 126 р.]

Голубев В.Н., Корженевский В.В. О новых флористических находках в Крыму // Бот.ж. 1988. Том 73, №4. С. 600-602.

[Golubev V.N., Korzhenevsky V.V. About new floristic finds in the Crimea. Bot. Zh. 1988. 73 (4): 600-602]

Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир, 1988. 184 с. [Giller P. Community structure and ecological niche. Moscow: Mir, 1988. 184 р.]

Иванов В.Ф., Корженевский В.В., Клюкин А.А. Растительность и почвообразование на песчано-ракушечных отложениях Арабатской Стрелки Крыма // Современное состояние Сиваша. Сборник научных статей. Киев: Wetlands International / AEME, 2000. С. 10-17.

[Ivanov V.F., Korzhenevsky V.V., Klyukin A.A. Vegetation and soil formation on sand-shell deposits of the Arabatskaya Strelka of the Crimea. Current status of Sivash. Collection of scientific articles. Kiev: Wetlands International / AEME, 2000. P. 10-17]

Кабата-Пендиас А., Пендиас X. Микроэлементы в почвах и растениях: Пер. с англ. М.: Мир, 1989. 439 с.

[Kabata-Pendias A., Pendias H. Microelements in soils and plants: trans. from English-Moscow: Mir, 1989. 439 p.

Корженевский В.В. Растительность дюн Крыма // Труды Никитского ботанического сада. 1986. Том 98. С. 122–133.

[Korzhenevsky V.V. Vegetation of the Crimean dunes. Proceedings of the Nikitsky Botanical Gardens. 1986. 98: 122-133]

Корженевский В.В. Синтаксономическая схема и типология местообитаний азовского и черноморского побережий Крыма // Труды Никитского ботанического сада. 2001. Том 120. С. 107-124.

[Korzhenevsky V.V. Syntaxonomic scheme and typology of habitats of the Azov and Black sea coasts of the Crimea. Proceedings of the Nikitsky Botanical Gardens. 2001. 120: 107-124]

Корженевский В.В., Багрикова Н.А., Рыфф Л.Э., Левон А.Ф. Продромус растительности Крыма (20 лет на платформе флористической классификации) // Бюллетень Главного ботанического сада. 2003. Вып 186. С. 32-63.

[Korzhenevsky V.V., Bagrikova N.A., Ryff L.E., Levon A.F. Prodromus of vegetation of the Crimea (20 years on the platform of floristic classification). Bulletin of the Main Botanical Garden. 2003. 186: 32-63]

Корженевский В.В., Плугатарь Ю.В., Корженевская Ю.В. Кому в сосняке жить хорошо? Сообщества ассоциации Salvio tomentosae-Pinetum pallasianae Korzh.1984 на градиентах факторов среды // Сборник научных трудов ГНБС. 2019. Том 149. С. 96-112. [Korzhenevsky V.V., Plugatar Yu.V., Korzhenevskaya Yu.V. Who lives well in the pine forest? Communities of the Salvio tomentosae-Pinetum pallasianae Korzh.1984 Association on gradients of environmental factors. Collection of scientific papers of the SNBG. 2019. 149: 96-1121

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

[Mirkin B.M., Naumova L.G. Current state of the main concepts of vegetation science. Ufa: AS BR, Gilem, 2012. 488 p.]

Прокудин Ю.И., Вовк А.Г., Петрова О.А., Ермоленко Е.Д., Верниченко Ю.В. Злаки Украины. Киев: Наукова думка, 1977. 518 с.

[Prokudin Yu.I., Vovk A.G., Petrova O.A., Ermolenko E.D., Vernichenko Yu.V. Cereals Of Ukraine. Kiev: Naukova Dumka, 1977. 518 p.]

Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. Москва: Сельхозгиз, 1956. 472 с. [Ramensky L.G., Tsatsenkin I.A., Chizhikov O.N., Antipin N.A. Ecological assessment of forage lands by vegetation cover. Moscow: Selkhozgiz, 1956. 472 p.]

Циганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойношироколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 196 с.

[*Tsiganov D.N.* Phytoindication of ecological regimes in the subzone of coniferous-broad-leaved forests. Moscow: Nauka, 1983, 196 p.]

Doing H.A. A comparative scheme of dry coastal sand habitats with examples from the southern United States and some other temperate regions // Veroff. Geobot. Inst. Rubel Zurich. 1981. Vol. 77. P. 41-72.

The Plant List (TPL) http://www.theplantlist.org/

Статья поступила в редакцию 30.09.2020 г.

Korzhenewsky V.V., Abramenkov A.A., Kvitnitskaya A.A. The realized niche is *Agropyron dasyanthum* Ledeb. in the dune landscape of the Crimea // Plant Biology and Horticulture: theory, innovation. 2020. № 3 (156). P. 79-97.

The realized niche of the community, which is part of the association Astragalo borysthenici-Ephedsretum Korzh. et Klyukin 1990 (union Verbascion pinnatifidi Korzh. et Klukin 1990, order Festucetalia vaginatae Soo 1957, class Festucetea vaginatae Soo 1968 em Vicherek 1972) described on a leaning dune, is discussed. Its composition is dominated by polycarpic grasses, represented by ephemerals and ephemeroids with a semi-rosette type of vegetation and a deep taproot system. An attempt has been made to predict the survival of the species found in Agropyron dasyanthum Ledeb., known as the endemic of the Lower Dnieper sands. To assess the ecological structure of the realized niche of the phytocenosis and the correspondence to it of the potential niche of fluffy flowering wheatgrass, an original program for calculating the packing density of community species on the gradients of factor-conditions and factor-resources was used: acidity of the substrate, salt regime (anionic composition), carbonate content, nitrogen content, granulometric (mechanical) composition (porosity) of the substrate). The result of the analysis was an unambiguous conclusion that Agropyron dasyanthum Ledeb. in the new conditions of the shell-detritus substrate, it ideally fit into the conditions of the climatope and, more or less, into the structure of the edaphotope. The real threat to the community is the anthropogenic impact and loss of productivity in the Sea of Azov.

Key words: regeneration and fundamental niches; Agropyron dasyanthum Ledeb.; Psammophytes; leaning dune; gradients of environmental factors; threats to survival