ISSN 2414-4738
Научный журнал
Крымского федерального университета имени В. И. Вернадского

ЭКОСИСТЕМЫ

Флора и фауна
Биоценология
Биология и экология видов
Охрана природы

2020 • 23

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

КРЫМСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
ИМЕНИ В. И. ВЕРНАДСКОГО

ЭКОСИСТЕМЫ

2020

Выпуск 23

НАУЧНЫЙ ЖУРНАЛ ● ОСНОВАН В 1979 ГОДУ ● ВЫХОДИТ 4 РАЗА В ГОД ● СИМФЕРОПОЛЬ

MINISTRY OF SCIENCE AND HIGHER EDUCATION
OF THE RUSSIAN FEDERATION

V. I. VERNADSKY CRIMEAN FEDERAL UNIVERSITY

EKOSISTEMY

2020

ISSUE 23

SCIENTIFIC JOURNAL ● FOUNDED IN 1979 ● PUBLISHED 4 TIMES PER YEAR ● SIMFEROPOL

ISSN 2414-4738

Свидетельство о регистрации СМИ – ПИ № ФС77-61820 от 18 мая 2015 г. Выдано Федеральной службой по надзору сфере связи, информационных технологий и массовых коммуникаций

Учредитель – ФГАОУ ВО «Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского»

Печатается по решению Научно-технического совета Крымского федерального университета имени В. И. Вернадского, протокол № ____ от _____

Журнал включен в перечень ВАК по специальностям и соответствующим им отраслям науки: 03.02.01 – Ботаника (биологические науки) и 03.02.08 – Экология (по отраслям) (биологические науки)

Адрес редакции: Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского, кафедра ботаники и физиологии растений и биотехнологии, пр. Академика Вернадского, 4, Симферополь, 295007
E-mail: *ekotnu@list.ru*

Полнотекстовые версии статей последних выпусков журнала в формате PDF и правила для авторов размещены на официальном сайте журнала по адресу: http://ekosystems.cfuv.ru/

Оригинал-макет: С. В. Леонов.

На обложке: Буковый лес в Крымском заповденике. Фото С. П. Иванова.

Подписано в печать _____. Формат 60×84/8. Усл. п. л. _____. Печать цифровая. Тираж 50 экз. Бесплатно
Заказ № _____. Дата выхода в свет _____

Отпечатано в управлении редакционно-издательской деятельности
ФГАОУ ВО «КФУ имени В. И. Вернадского»
295051, г. Симферополь, бул. Ленина, 5/7

Редакционный совет

Главный редактор
Иванов С. П., д. б. н., профессор, Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского

Заместитель главного редактора
Котов С. Ф., к. б. н., доцент, Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского

Технический редактор
Леонов С. В., к. б. н., доцент, Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского

Редактор текстов на английском и немецком языках
Шестакова Е. С., к. п. н., Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского

Ответственный секретарь
Петришина Н. Н., к. б. н., Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского

Контент-менеджер сайта
Николенко В. В., к. б. н., Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского

Багрикова Н. А., д. б. н., Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН
Бескаравайный М. М., к. б. н., Карадагская научная станция имени Т. И. Вяземского – природный заповедник РАН
Будашкин Ю. И., к. б. н., Карадагская научная станция имени Т. И. Вяземского – природный заповедник РАН
Воронин Л. В., д. б. н., доцент, Ярославский государственный педагогический университет имени К. Д. Ушинского
Довгаль И. В., д. б. н., профессор, Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН
Егоров В. Н., д. б. н., профессор, Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН
Ена А. В., д. б. н., профессор, Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского
Ермаков Н. Б., д. б. н., Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН
Захаренко Г. С., д. б. н., профессор, Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского
Ивашов А. В., д. б. н., профессор, Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского
Коба В. П., д. б. н., профессор, Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН
Корженевский В. В., д. б. н., профессор, Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН
Мацюра А. В., д. б. н., профессор, Алтайский государственный университет
Назаров В. В., к. б. н., Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского
Оберемок В. В., к. б. н., доцент, Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского
Пешич В., доктор наук, профессор, Университет Черногории (University of Montenegro), Черногория
Плугатарь Ю. В., д. с.-х. н., профессор, Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН
Репецкая А. И., к. б. н., доцент, Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского
Сволынский А. Д., к. б. н., Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского
Фатерыга А. В., к. б. н., Карадагская научная станция имени Т. И. Вяземского – природный заповедник РАН
Чаттерджи Т., доктор наук (зоологии), Международная школа Хесент (Crescent), Индия
Чуян Е. Н., д. б. н., профессор, Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского

УДК 581:551.521.1(292.471) **DOI 10.37279/2414-4738-2020-23-5-15**

Структура и межгодовая динамика радиационного баланса региональных экосистем равнинного Крыма

Горбунов Р. В., Горбунова Т. Ю., Табунщик В. А., Дрыгваль А. В.

Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН
Севастополь, Россия
gorbunov@ibss-ras.ru

В работе на основе открытых баз климатических данных и геоинформационного моделирования рассчитаны значения элементов радиационного баланса экосистем равнинного Крыма и проанализирована их пространственно-временная дифференциация. Выявлено, что пространственное распределение радиационного баланса характеризуется увеличением значений от центра к побережью полуострова, что согласуется с пространственной дифференциацией как суммарной солнечной радиации, так и всех остальных элементов коротковолновой части радиационного баланса. Выявлено значительное превышение значений радиационного баланса у экосистем плакорного ландшафтного уровня над значениями экосистем гидроморфного ландшафтного уровня, что определяется их расположением выбранных ключевых участков на западном побережье Крымского полуострова, для которого характерны максимальные значения поступления суммарной солнечной радиации в Крыму. Элементы длинноволновой части радиационного баланса изменяются в пространстве в противоположном направлении, по сравнению с коротковолновой частью, что связано с увеличением температуры воздуха и континентальностью климата в направлении от побережья к центральной части полуострова. В межгодовой динамике выявлены два периода, согласующиеся со сменой циркуляционных периодов Северного полушария. В целом для рассматриваемых экосистем характерны тренды увеличения значений радиационного баланса на фоне роста всех его элементов. Такой рост обеспечивается за счёт значительного роста значений во второй период на фоне отрицательных трендов значений радиационного баланса по ряду экосистем в первый период.

Ключевые слова: радиационный баланс, региональные экосистемы, ландшафт, Крымский полуостров, равнинный Крым.

ВВЕДЕНИЕ

Территория равнинного Крыма занимает большую часть Крымского полуострова и характеризуется обратной широтной зональностью – зона полупустынь на севере, лесостепей – на юге. Такое явление в Крыму обусловлено барьерным влиянием Крымских гор, что детально описано Г.Е. Гришанковым (Гришанков, 1977). Таким образом, в пределах равнинного Крыма в рамках ландшафтной дифференциации Г.Е. Гришанкова выделяются два ландшафтных уровня: гидроморфный и плакорный (Гришанков, 1969; Современные ландшафты…, 2009). К гидроморфному ландшафтному уровню относится зона низменных недренированных и слабодренированных аккумулятивных и денудационных равнин с типчаково-ковыльными, полынно-типчаковыми и, полынно-житняковыми степями в комплексе с галофитными степями и лугами. В пределах данного пояса выделяются 4 ландшафтных пояса: пояс прибрежных недренированных низменностей, пляжей и кос с галофитными лугами, солончаками и сообществами псамофитов; пояс аккумулятивных и денудационных недренированных и слабодренированных низменностей с полынно-типчаковыми, полынно-житняковыми и ковыльно-типчаковыми степями; пояс аккумулятивных и денудационных слабодренированных равнин с ковыльно-типчаковыми и полынно-типчаковыми степями; пояс аккумулятивных дренированных и слабодренированных низменностей с ковыльно-типчаковыми степями в комплексе с ковыльно-разнотравными степями.

Плакорный ландшафтный уровень представлен зоной типичных ковыльно-типчаковых и бедно-разнотравно-ковыльно-типчаковых степей в комплексе с петрофитными и кустарниковыми степями. Зона, в свою очередь, делится на два яруса: верхний денудационный ярус ковыльно-типчаковых, петрофитных и кустарниковых степей и нижний

денудационно-аккумулятивный ярус с ковыльно-типчаковыми, кустарниково-разнотравными и петрофитными степями.

В хозяйственном отношении территория равнинного Крыма практически полностью освоена и сохранившиеся естественные ландшафты занимают незначительные площади. В работе (Драган, Альшевби, 1998), показано что в Равнинном Крыму наибольшую площадь занимают очень сильно преобразованные (41 %), сильно преобразованные (40 %) и средне преобразованные (15 %) ландшафты.

Вместе с тем, эти территории представляют собой уникальные участки целинной степи, охрана которых является чрезвычайно актуальной.

Современные климатические изменения достаточно сильно оказывают влияние на структуру, функционирование и динамику степных экосистем, что подтверждается наличием международных программ по их сохранению («Совершенствование системы и механизмов управления ООПТ в степном биоме России»; «Sustainable Integrated Land Use of the Eurasian Steppes»; «Управление засушливыми землями» и ряд других проектов и программ). В этой связи крымские степи, которые являются сильно фрагментированными в пространстве и расположенны в зонах с сильной антропогенной нагрузкой, в том числе и рекреационной, характеризуются высокими рисками полного исчезновения. Наблюдаемая и описанная в ряде работ аридизация климата в Крыму, повышение континентальности климата приводят в итоге к трансформации экогеодинамических процессов и запускают часто непрогнозируемые процессы трансформации потоков вещества и энергии в экосистеме, и, как следствие – изменение её инварианта.

Вопросам изменения климата в равнинном Крыму посвящены работы (Ильин, Репетин, 2006; Парубец, 2009а; Парубец, 2009б; Горбунов, Горбунова, Кононова, 2014; Косовец, Донич, 2014; Кононова, 2014; Горбунов и др.. 2016; Fedorov et al., 2017; Корсакова, 2018; Корсакова, Корсаков, 2018; Ergina, Zhuk, 2019; Kazakov et al., 2019). Среди них стоит выделить работы О. В. Парубец (Парубец, 2014; Трансформация ландшафтно-экологических…, 2010), которая затрагивает аспекты изменения составляющих радиационного баланса на территории Крымского полуострова, в связи с изменением подстилающей поверхности. В работе (Парубец, 2014) она указывает, что увеличение площади пашни в конце XIX века в степной части Крымского полуострова за счет естественных степных сообществ привело к уменьшению поглощенной радиации на территории Крымского полуострова на 2 %, а в степном Крыму – на 5 %. Начиная с 30-х по 80-е годы XX века увеличение распашки земель привело к снижению радиационного баланса, уменьшению доли затрат тепла на испарение и к увеличению поверхностного стока.

Публикации, целенаправленно посвященные вопросам межгодовой динамики радиационного баланса экосистем равнинного Крыма, в настоящее время отсутствуют. Ситуация усложняется еще и тем обстоятельством, что на территории Крымского полуострова всего три метеостанции осуществляли актинометрические изменения, две из которых располагаются в Горном Крыму, а биоклиматическая станция в Евпатории, осуществлявшая актинометрические измерения на территории равнинного Крыма располагалась на морском побережье, что снижает её репрезентативность для всей территории равнинного Крыма. В настоящее время она прекратила своё существование. Таким образом, вопросы изучения межгодовой динамики элементов радиационного баланса равнинного Крыма оставались до сих пор не решёнными. А вместе с тем, как было показано в предыдущих работах авторов (Боков, Горбунов, 2011; Горбунов, 2014) именно поступление солнечной радиации является основным источником всех процессов, проходящих в экосистеме, а, соответственно, именно радиационный баланс во многом определяет стратегию экосистемного развития.

Таким образом, целью данной работы является изучение структуры и межгодовой динамики элементов радиационного баланса основных типов экосистем равнинного Крыма.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В качестве операционно-территориальной единицы исследования были использованы контура ландшафтов, представленные на ландшафтно-типологической карте Г.Е. Гришанкова (Современные ландшафты…, 2009). Ландшафтные контура с различными типами степных экосистем выбирались исходя из их приуроченности к различным ландшафтным уровням и ярусам. В таблице 1 представлены описания выбранных ландшафтных контуров.

Таблица 1

Характеристика выбранных ландшафтных контуров для изучения радиационного баланса экосистем равнинного Крыма

Ландшафтный уровень	Ландшафтная зона	Ландшафтный пояс / ландшафтный ярус	Ландшафт
1	2	3	4
Гидроморфный	Низменные недренированные и слабодренированные аккумулятивные и денудационные равнины с типчаково-ковыльными, полынно-типчаковыми и, полынно-житняковыми степями в комплексе с галофитными степями и лугами	Пояс прибрежных недренированных низменностей, пляжей и кос с галофиными лугами, солончаками и сообществами псаммофитов	1. Аккумалятивные недренированные низменности с солончаками и галофитными лугами
		Пояс аккумулятивных и денудационных недренированных и слабодренированных низменностей с полынно-типчаковыми, полынно-житняковыми и ковыльно-типчаковыми степями	11. Аккумулятивные плоские слабодренированные равнины с полынно-житняковыми и ковылково-типчаковыми степями
		Пояс аккумулятивных и денудационных слабодренированных равнин с ковыльно-типчаковыми и полынно-типчаковыми степями	14. Аккумулятивные плоские слабодренированные равнины с бедно-разнотравными ковыльно-типчаковыми и полынно-типчаковыми степями
		Пояс аккумулятивных дренированных и слабодренированных низменностей с ковыльно-типчаковыми степями в комплексе с ковыльно-разнотравными степями	19. Аккумулятивные дренированные слабоволнистые равнины с ковыльно-разнотравными степями в комплексе с ковыльно-типчаковыми степями

Таблица 1 (продолжение)

1	2	3	4
Плакорный	Типичные ковыльно-типчаковые и бедно-разнотравно-ковыльно-типчаковые степи в комплексе с петрофитными и кустарниковыми степями	Верхний денудационный ярус ковыльно-типчаковых, петрофитных и кустарниковых степей	22. Структурные денудационные водораздельные плато с ковыльно-типчаковыми и петрофитными степями
		Нижний денудационно-аккумулятивный ярус с ковыльно-типчаковыми, кустарниково-разнотравными и петрофитными степями	31. Структурные пологонаклонные денудационно-аккумулятивные равнины с ковыльно-типчаковыми степями

В качестве исходных данных для расчета элементов радиационного баланса была использована база данных реанализа Европейской организации спутниковой метеорологии (European Organisataion for the Exploitation of Meteorological Satellites – EUMETSAT) (https://wui.cmsaf.eu/safira/action/viewHome?menuName=HOME_CMSAF_WUI). Указанная база данных позволяет хранить многоспектральные наборы данных, которые представлены отдельными файлами в формате netCDF. Имеющийся набор данных был преобразован в формат geotiff для возможности загрузки их в программу. Для дальнейшей работы были извлечены данные только по территории Крымского полуострова. Расчеты солнечной радиации, поступающей на дневную поверхность, были произведены в программе ArcGIS 10.2.

Расчетная формула радиационного баланса представлена в виде (Будыко, 1956):

$$B = (Q - R) - E_e, \qquad (1)$$

где: Q – суммарная солнечная радиация, R – отражённая солнечная радиация, E_e – эффективное излучение.

Расчет значений суммарной солнечной радиации на территории Крымского полуострова производился по данным солнечной радиации временного интервала 1983–2015 гг. за каждый месяц каждого года. Расчетные данные показывают распределение сумм солнечной радиации за год в виде растровых слоев. Далее растры были переформатированы в слой с сетью регулярных точек с расстоянием между ними 0,05°. В рамках выбранных ранее контуров были определены точки, попадающие в их пределы. По выбранным точкам была извлечена необходимая расчетная информация по величине суммарной солнечной радиации. Для каждого отдельного ландшафтного контура была составлена атрибутивная таблица с данными, содержащими значения суммарной солнечной радиации в каждой точке. Полученная атрибутивная таблица была экспортирована в табличный формат MS Excel для удобства дальнейших расчетов.

Отраженная солнечная радиация была рассчитана по формуле (Будыко, 1956):

$$R = A \cdot Q, \qquad (2)$$

где: A – альбедо земной поверхности.

Информация по альбедо поверхности была взята из работы (Рахманов, 1984).

Поглощенная коротковолновая радиация рассчитывалась как разность между суммарной и отраженной радиацией (B_s).

Эффективное излучение было рассчитано по формуле (Будыко, 1956):

$$E_e = E_s - \delta E_a, \qquad (3)$$

где: E_s – поток теплового излучения подстилающей поверхности, направленный в сторону атмосферы, E_a – противоизлучение атмосферы, δ – относительная излучательная способность поверхности.

Поток теплового излучения подстилающей поверхности, направленный в сторону атмосферы определялся по формуле (Будыко, 1956):

$$E_s = \delta\sigma T^4, \qquad (4)$$

где: σ – постоянная Стефана-Больцмана, T – температура воздуха.

Необходимый набор данных по температуре воздуха на территории Крымского полуострова был сгенерирован с помощью программного пакета ClimateEU v4.63 (http://tinyurl.com/ClimateEU) на основе методологии, описанной в (Wang et al., 2016).

Для получения данных реанализа по температуре на территории Крымского полуострова был сформирован слой точек с расстоянием между ними 0,01°. Для каждой точки в атрибутивную таблицу были извлечены координаты широты и долготы. В качестве источника информации по данным абсолютной высоты точки был взят космический снимок SRTM. Материалы координат и абсолютных высот были перенесены в табличный вид в MS Excel, а далее подгружены в программу ClimateEU. В итоге в каждой из заданных точек были составлены базы данных с информацией о температуре воздуха по месяцам за период с 1983 по 2013 гг.

На основании полученного файла MS Excel в программе Arc GIS 10.2 был построен точечный шейп-файл с информацией о среднемесячной температуре воздуха за каждый год указанного периода. С помощью интерполяции полученных значений были построены карты, которые впоследствии усреднялись до среднегодовых значений температур воздуха.

Расчет противоизлучения атмосферы производился по формуле Д. Брента:

$$E_a = \delta\sigma T^4 (a' + b\sqrt{e}), \qquad (5)$$

где: $a' = 1 - a$, a и b – эмпирические константы, e – парциальное давление водяного пара. Согласно М. Е. Берлянд и Т. Г. Берлянд (Будыко, 1956), a = 0,39; b = 0,058.

Определение величин парциального давления водяного пара производилось с помощью базы данных реанализа MERRA-2 (Global Modeling…, 2015). Среднемесячные значения относительной влажности воздуха и атмосферного давления были определены для каждого из рассматриваемых ландшафтных контуров. Данные генерируются системой сразу в файл MS Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Рассчитанные значения элементов радиационного баланса ключевых участков представлены в таблице 2. Пространственная дифференциация радиационного баланса экосистем характеризуется возрастанием значений в направлении от центра полуострова к побережью. Это явление в основном определяется пространственной дифференциацией суммарной солнечной радиации, максимум которой характерен для западного побережья, где и наблюдаются максимальные значения радиационного баланса. Именно этим и объясняются гораздо большие величины радиационного баланса и значений поступающей солнечной

радиации для плакорного ландшафтного уровня, где выбранные ключевые участки приурочены к западному побережью полуострова. Значения отражённой и поглощенной солнечной радиации закономерно повторяют пространственную дифференциацию значений суммарной солнечной радиации.

Таблица 2

Радиационный баланс ландшафтов равнинного Крыма (МДж/м^2·год)

№ контура	Коротковолновая радиация			Длинноволновая радиация			B
	Q	R	Bs	Es	Ea	Ee	
Гидроморфный ландшафтный уровень							
1	4926,0	443,3	4482,7	11586,6	9096,9	2489,8	1992,9
11	4914,0	442,3	4471,7	11569,9	9067,4	2502,5	1969,2
14	4905,8	441,5	4464,2	11607,2	9105,2	2502,0	1962,3
19	4898,6	440,9	4457,7	11628,3	9128,4	2499,9	1957,8
Плакорный ландшафтный уровень							
22	5049,2	454,4	4594,8	11623,4	9149,1	2474,2	2120,6
31	5127,7	461,5	4666,2	11645,1	9201,1	2444,0	2222,2

Несмотря на закономерное распределение величин радиационного баланса и поступающей суммарной солнечной радиации, значения эффективного излучения усложняют наблюдаемую картину, увеличиваясь по направлению от побережья к центру полуострова, что связано с ростом в этом направлении температуры воздуха и континентальности климата. Причем формирование такого распределения значений эффективного излучения происходит за счёт синхронного поведения в пространстве как полей потока теплового излучения подстилающей поверхности, направленного в сторону атмосферы, так и за счёт противоизлучения атмосферы.

Таким образом, динамика среднегодовых значений радиационного баланса на территории равнинного Крыма имеет ярко выраженную пространственную дифференциацию. Рассмотрим более детально географическое распределение значений радиационного баланса на территории равнинного Крыма за период с 1983 по 2013 годы в пределах ранее выбранных ключевых участков.

Радиационный баланс экосистем аккумулятивных недренированных низменностей с солончаками и галофитными лугами (ландшафтный контур № 1) колеблется от 1497,0 до 2256,8 МДж/м^2·год. При этом среднее значение радиационного баланса в пределах ключевого участка за рассматриваемый период составляет 1992,9 МДж/м^2·год, а медиана значений – 2043,5 МДж/м^2·год. Наибольшее количество значений приходится на диапазоны – 1950–2000, 2050–2100 и 2150–2200 МДж/м^2·год. Общий тренд изменения среднегодовых значений радиационного баланса за рассматриваемый период направлен на увеличение.

В пределах ключевого участка, расположенного на аккумулятивной плоской слабодренированной равнине с полынно-житняковыми и ковылково-типчаковыми степями (ландшафтный контур № 11) значения радиационного баланса за рассматриваемый период изменяются от 1465,7 до 2225,6 МДж/м^2·год. Среднее значение составляет 1969,2 МДж/м^2·год, а медиана 2007,7 МДж/м^2·год. Больше всего значений радиационного баланса за рассматриваемый период находится в промежутке от 1950 до 2100 МДж/м^2·год. Общий тренд изменения среднегодовых значений радиационного баланса за рассматриваемый период также направлен на увеличение.

На ключевом участке, представленном аккумулятивными плоскими слабодренированными равнинами с бедноразнотравными ковыльно-типчаковыми и полынно-типчаковыми степями (ландшафтный контур № 14) значения радиационного баланса варьируются в пределах 1497,6–2194,7 МДж/м^2·год, при среднем значении в 1962,3 МДж/м^2·год и медиане в 1978,7 МДж/м^2·год. Наибольшее количество значений

радиационного баланса приходится на промежуток от 2150 до 2200 МДж/м^2·год. Общий тренд изменения среднегодовых значений радиационного баланса за рассматриваемый период направлен в сторону их роста.

На территории ключевого участка, расположенного в аккумулятивной денудационной слабоволнистой равнине с ковыльно-разнотравными степями в комплексе с ковыльно-типчаковыми степями (ландшафтный контур № 19) значения радиационного баланса изменяются от 1490,2 до 2201,6 МДж/м^2·год. За рассматриваемый период среднее значение радиационного баланса составляет 1957,8 МДж/м^2·год, а медиана – 1968,1 МДж/м^2·год. Самое большое количество значений радиационного баланса охватывает промежутоки значений 1950–2000, 2050–2100 и 2150–2200 МДж/м^2·год. Тренд среднегодовых значений радиационного баланса характеризуется ростом значений.

Распределение значений радиационного баланса в пределах экосистем плакорного ландшафтного уровня отличается от экосистем гидроморфного ландшафтного уровня. Как уже указывалось, обращает на себя внимание увеличение значений суммарной солнечной радиации, отражённой солнечной радиации, и соответственно, коротковолнового радиационного баланса, а также противоизлучения атмосферы и радиационного баланса на этом ландшафтном уровне, что связано с расположением выбранных ключевых участков на западном побережье полуострова, в зоне с максимальными значениями поступающей суммарной солнечной радиации. В пределах ключевого участка, расположенного на структурном денудационном водораздельном плато с ковыльно-типчаковыми и петрофитными степями (ландшафтный контур 22) значения радиационного баланса за период с 1983 по 2013 год изменяются от 1710,5 до 2444,9 МДж/м^2·год. Среднее значение за наблюдаемый период составляет 2120,6 МДж/м^2·год, а медиана значений за анализируемый период составляет 2122,3 МДж/м^2·год. Вместе с тем, наибольшее количество значений радиационного баланса находится в диапазоне значений от 2100 до 2150 МДж/м^2·год. За изучаемый период тренд изменения среднегодовых значений радиационного баланса направлен на увеличение.

В пределах экосистемы структурных пологонаклонных денудационно-аккумулятивных равнин с ковыльно-типчаковыми степями (ландшафтный контур 31) значения радиационного баланса за учитываемый период изменяются от 1811,6 до 2534,5 МДж/м^2·год. В то же время, среднее значение радиационного баланса составляет 2222,2 МДж/м^2·год, а медиана значений – 2243,9 МДж/м^2·год. Наибольшее количество значений радиационного баланса приходится на промежуток от 2200 до 2250 МДж/м^2·год. Тренд значений радиационного баланса за рассматриваемый период направлен на увеличение.

Временная динамика изменения значений радиационного баланса на всех ключевых участках характеризуется наличием двух периодов – первый период продолжался по 1997 гг., а второй начался с 1998 года, – которые характеризуются различными вариантами изменения межгодовой динамики значений радиационного баланса (рис. 1, 2). Выявленная временная граница соответствует смене циркуляционных периодов Северного полушария (Кононова, 2009). В таблице 3 приведены основные количественные характеристики значений радиационного баланса для выбранных ключевых участков в рамках выявленных периодов.

Первый период в целом, по сравнению со вторым, характеризуется меньшими значениями радиационного баланса (как по максимальным, так и по минимальным, средним значениям и медиане), причем эти различия могут значительно различаться. Прирост значений радиационного баланса для второго периода (1998–2013 гг.), по сравнению с первым (1983–1997 гг.), на территории ключевых участков в среднем достигает 10,6 % по средним значениям (максимально 11,0 % на территории ключевого участка 1 и минимально – 9,4 % на территории ключевого участка 22) и 11,0 % по медиане (максимально 12,4 % на территории ключевого участка 2 и минимально – 7,2 % на территории ключевого участка 31). При этом рост максимальных значений в рассматриваемые периоды отличается незначительно (0,7–6,4 %, среднее – 3,1%), а вот минимальных значений – существенно (16,2–30,9 %, среднее – 25,3 %). Отдельно стоит отметить, что для первого периода характерно наличие тренда на

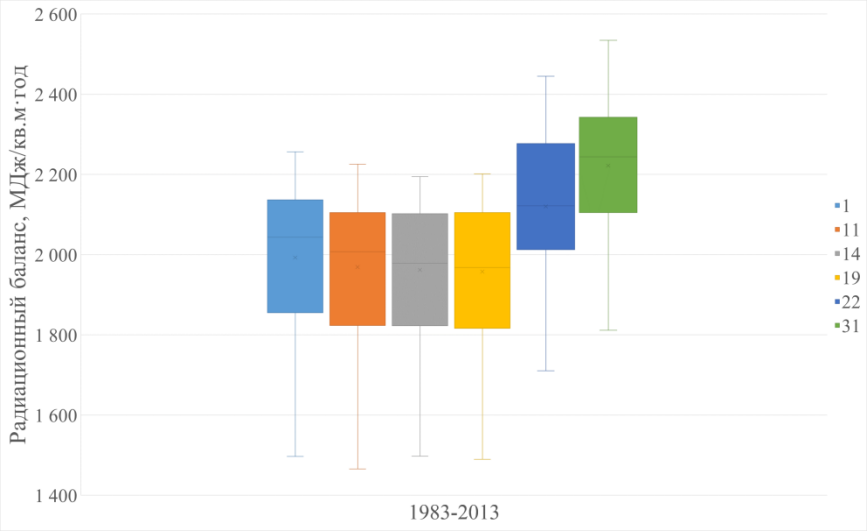


Рис. 1. Распределение годовых показателей радиационного баланса на территории ключевых участков за период с 1983 по 2013 год

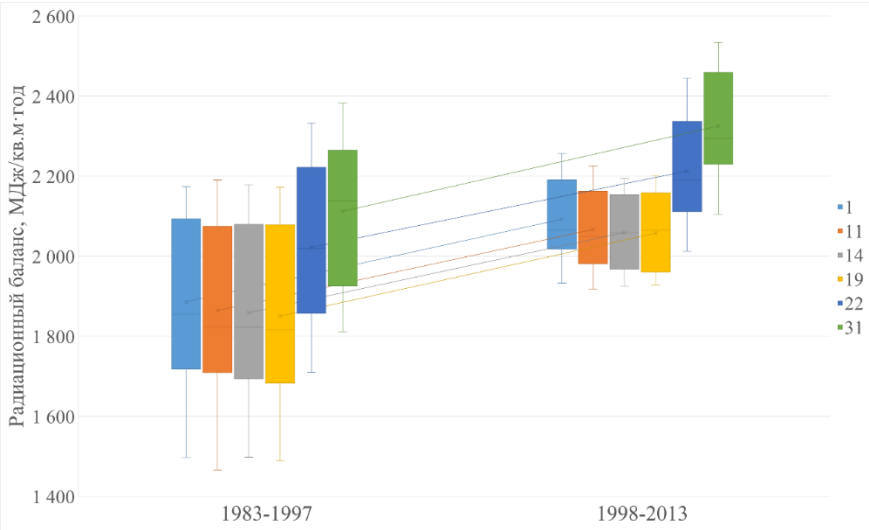


Рис. 2. Распределение годовых показателей радиационного баланса на территории ключевых участков за период с 1983 по 1997 и с 1998 по 2013 год

незначительное уменьшение значений радиационного баланса, в то время как во втором периоде имеется существенный рост значений радиационного баланса, который вносит наибольший вклад в увеличение значений радиационного баланса за весь рассматриваемый период с 1983 по 2013 годы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в результате исследования были получены и проанализированы значения элементов радиационного баланса экосистем равнинного Крыма для гидроморфного и плакорного ландшафтных уровней. Выявлено, что значения радиационного баланса на территориях ключевых участков равнинного Крыма колеблются от 1957,8 до 2222,2 МДж/м^2·год, при этом экосистемы плакорного ландшафтного уровня характеризуются более высокими значениями радиационного баланса, чем экосистемы гидроморфного

Таблица 3

Основные количественные характеристики рассматриваемых периодов в межгодовой динамике радиационного баланса, МДж/м^2·год

Ключевой участок	Период	Минимум	Максимум	Среднее	Медиана
1	1-й период	1497,0	2174,2	1886,2	1855,2
	2-й период	1933,3	2256,8	2092,9	2066,0
11	1-й период	1465,7	2191,1	1864,6	1823,5
	2-й период	1918,6	2225,6	2067,3	2049,7
14	1-й период	1497,6	2178,4	1859,0	1823,2
	2-й период	1925,2	2194,7	2059,1	2059,5
19	1-й период	1490,2	2172,7	1850,8	1816,2
	2-й период	1927,3	2201,6	2058,1	2064,9
22	1-й период	1710,5	2332,9	2022,3	2019,6
	2-й период	2012,8	2444,9	2212,7	2190,1
31	1-й период	1811,6	2383,0	2112,2	2139,6
	2-й период	2104,8	2534,5	2325,4	2294,5

ландшафтного уровня, что связано с их расположением на западном побережье, в зоне максимальных величин поступления суммарной солнечной радиации в Крыму. Пространственная дифференциация распределения значений радиационного баланса состоит в увеличении значений радиационного баланса по направлению от центральных частей полуострова к побережью. При этом, значения радиационного баланса изменяются синхронно значениям суммарной солнечной радиации. Значения отражённой и поглощенной солнечной радиации закономерно повторяют пространственную дифференциацию значений суммарной солнечной радиации.

Пространственное распределение значений эффективного излучения характеризуется обратным, по отношению к коротковолновым элементам радиационного баланса, направлением. Наблюдается рост значений эффективного излучения от прибрежных районов к центральным, что объясняется увеличением в этом же направлении средних температур воздуха и континентальности климата.

Межгодовая динамика распределения значений радиационного баланса для всех ключевых участков в пределах рассматриваемых временных границ характеризуется наличием двух временных периодов с различными характеристиками значений радиационного баланса. Первый период продолжался по 1997 год, а второй – начался с 1998. Их выделение связано со сменой циркуляционных периодов Северного полушария. Если до 1997 года значения радиационного баланса (как по максимальным, так и по минимальным, средним значениям и медиане) были минимальными, то после 1997 года начался их значительный рост, который на отдельных ключевых участках достигал 20–30 %. Рост значений радиационного баланса после 1997 года также влияет на межгодовую динамику значений радиационного баланса равнинного Крыма в целом, внося существенный вклад в тренд, направленный на увеличение значений радиационного баланса, при том что тренд первого периода до 1997 года имеет незначительную тенденцию на уменьшение среднегодовых значений радиационного баланса. Таким образом выявлено, что общие тренды изменения среднегодовых значений радиационного баланса для всех рассматриваемых ландшафтных контуров направлены на увеличение за период с 1983 по 2013 год.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по теме «Изучение пространственно-временной организации водных и сухопутных экосистем с целью развития системы оперативного мониторинга на основе данных дистанционного зондирования и ГИС-технологий», № АААА-А19-119061190081-9.

Список литературы

Боков В. А., Горбунов Р. В. Климатическая диссимметрия склоновых локальных ландшафтных комплексов Горного Крыма // Учёные записки Таврического национального университета им. В.И. Вернадского. – Серия: География. – 2011. – Т. 24 (63), № 1. – С. 3–14.

Будыко М. И. Тепловой баланс Земной поверхности. – Л.: Гидрометеорологическое издательство, 1956. – 256 с.

Горбунов Р. В., Горбунова Т. Ю., Калиновский П. С., Кононова Н. К., Миронюк О. А. Роль циркуляции атмосферы в изменении температуры воздуха на территории Крымского полуострова в XX веке – начале XXI века // Труды Главной геофизической обсерватории им. А.И. Воейкова. – 2016. – № 580. – С. 175–198.

Горбунов Р. В., Горбунова Т. Ю., Кононова Н. К. Климатические нормы температуры воздуха на территории полуострова Крым // Культура народов Причерноморья. – 2014. – № 278, Т. 2. – С. 89–94.

Горбунов Р. В. Ландшафтно-кліматична дисиметрія схилових локальних ландшафтних комплексів Гірського Криму // Проблеми гірського ландшафтознавства. Збірник наукових праць. – 2014. – Вып. 1. – С. 94–100.

Гришанков Г. Е. Парагенетическая система природных зон (на примере Крыма) // Вопросы географии. – 1977. – Вып. 104. – С. 128–139.

Гришанков Г. Е. Ландшафтно-типологические комплексы Равнинного и Предгорного Крыма как основа рационального ведения сельскохозяйственного производства // Природные условия и естественные ресурсы Крыма. – Симферополь: Крым, 1969. – С. 54–56.

Драган Н. А., Альшевби Ф. С. Оценка трансформации сельскохозяйственных земель равнинного Крыма // Ученые записки Таврического национального университета им. В. И. Вернадского. Серия География. – 1998. – № 6 (45). – С. 6–10.

Ильин Ю. П., Репетин Л. Н. Вековые изменения температуры воздуха в черноморском регионе и их сезонные особенности // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. – 2006. – № 14. – С. 433–448.

Кононова Н. К. Классификация циркуляционных механизмов Северного полушария по Б. Л. Дзердзеевскому. – М.: Воентехиниздат, 2009. – 372 с.

Кононова Н. К. Циркуляция атмосферы в Европейском секторе Северного полушария в XXI веке и колебания температуры в Крыму // Геополитика и экогеодинамика регионов. – 2014. – Том 10, Выпуск 1. – С. 633–639.

Корсакова С. П. Анализ временной изменчивости характеристик термического режима на Южном берегу Крыма // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. – 2018. – № 128. – С. 100-111.

Корсакова С. П., Корсаков П. Б. Динамика временных границ климатических сезонов на Южном берегу Крыма в условиях изменения климата // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. – 2018. – № 127. – С. 107-115.

Косовець О. О., Доніч О. А. Зміни клімату Криму у порівнянні зі змінами клімату в континентальній Україні // Геополитика и экогеодинамика регионов. – 2014. – Т. 10, № 1. – С. 657–659.

Парубец О.В. Анализ климатических рядов Крымского полуострова // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2009а. – № 20. – С. 154–164.

Парубец О. В. Изменение климата в Крыму // Ученые записки Таврического национального университета имени В.И. Вернадского. Серия: География. – 2009б. – Т. 22 (61), № 2. – С. 88-96.

Парубец О. В. Природно-антропогенные факторы трансформации физико-географических процессов в Крыму в XX – нач. XXI вв.: автореферат дис. ... кандидата географических наук: 25.00.23. – Симферополь: Таврич. нац. ун-т им. В.И. Вернадского, 2014. – 19 с.

Рахманов В. В. Гидроклиматическая роль лесов. – М.: Лесная промышленность, 1984. – 240 с.

Современные ландшафты Крыма и сопредельных акваторий / Научный редактор Е. А. Позаченюк. Симферополь: Бизнес-Информ, 2009. – 672 с.

Трансформация ландшафтно-экологических процессов в Крыму в XX веке - начале XXI века / Под ред. В. А. Бокова. – Симферополь: Доля, 2010. – 302 с.

Climate data for North America, South America, and Europe [Электронный ресурс] – Режим доступа: https://sites.ualberta.ca/~ahamann/data.html (дата обращения 20.07.2020).

Ergina E. I., Zhuk V. O. Spatiotemporal variability of the climate and dangerous hydrometeorological phenomena on the Crimean peninsula // Russian Meteorology and Hydrology. – 2019. – Vol. 44, N 7. – С. 494–500.

EUMETSAT's Satellite Application Facility on Climate Monitoring (CM SAF) [Электронный ресурс] – Режим доступа: https://wui.cmsaf.eu/safira/action/viewHome?menuName=HOME_CMSAF_WUI (дата обращения 20.07.2020).

Fedorov V. M., Gorbunov R. V., Gorbunova T. Yu., Kononova N. K. Long-term air temperature variability on the Crimean Peninsula // Geography and Natural Resources. – 2017. – Vol. 38, Iss. 1. – Pp. 86–92.

Global Modeling and Assimilation Office (GMAO) (2015), MERRA-2 tavg1_2d_slv_Nx: 2d,1-Hourly,Time-Averaged,Single-Level,Assimilation,Single-Level Diagnostics V5.12.4, Greenbelt, MD, USA, Goddard Earth Sciences Data and Information Services Center (GES DISC), Accessed [Data Access 05.05.2020] DOI:10.5067/VJAFPLI1CSIV.

Kazakov S. I., Metik-DIyunova V. V., Simonova Y. V., Mayboroda S. A., Boguslavsky A. S. Regional climatic anomalies of air temperature of the Southern Coast of Crimea and their relation with global atmospheric processes // Proceedings of SPIE. – 2019. – Vol. 11208. – 112087K.

Wang T., Hamann A., Spittlehouse D. L., Carroll C. Locally downscaled and spatially customizable climate data for historical and future periods for North America // PLoS One. – 2016. – 11 (6). – e0156720.

Gorbunov R. V., Gorbunova T. Yu., Tabunshchik V. A., Drygval A. V. Structure and interannual dynamics of the regional ecosystems radiation balance of the plain Crimea // Ekosistemy. 2020. Iss. 23. P. 5–15.

The research team calculated the values of the radiation balance elements of the plain Crimea ecosystems on the bases of open databases of climate data and GIS-modeling and, moreover, analyzed their spatial and temporal differentiation. It is revealed that the spatial distribution of the radiation balance is characterized by an increase in values from the center to the coast of the peninsular. It correlates with the spatial differentiation of both total solar radiation and all other elements of the short-wave part of the radiation balance. There is a significant excess of radiation balance values of the plateau landscape level ecosystems over values of the hydromorphic landscape level ecosystems. This difference is determined by the location of selected key areas on the western coast of the Crimean Peninsula, which is characterized by the maximum values of total solar radiation supply. The elements of the long-wave part of the radiation balance change in the opposite direction, compared with the short-wave part of the radiation balance, which is associated with an increase of air temperature and climate continentality in the direction from the coast to the center of the peninsula. Two periods were identified in the interannual dynamics corresponding to the change of the circulatory periods of the Northern Hemisphere. In general, the considered ecosystems are characterized by trends of increasing radiation balance values in conditions of growth of all its elements. Such growth is provided by significant increase of values during the second period compared with the negative trends of radiation balance values for a number of ecosystems in the first one.

Key words: radiation balance, regional ecosystems, landscape, Crimean peninsula, the plain Crimea.

Поступила в редакцию 25.07.20

УДК 579:574.587 (262.5)

Микрофитобентос Филлофорного поля Зернова (Чёрное море)

Рябушко Л. И.

Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН
Севастополь, Россия
larisa.ryabushko@yandex.ru

Представлены результаты исследования видового состава и экологии микроводорослей в эпифитоне 9 видов макрофитов и на разнообразных донных субстратах в районе Филлофорного поля Зернова Чёрного моря в 3-х рейсах НИС «Академик Ковалевский» в 1989, 1990 и 1993 годы. Пробы собраны с помощью дночерпателя «Океан» и трала «Сигсби» на 99 станциях с глубин от 0,5 до 53,0 м при температуре воды от 6 до 22 °С, солёности – 16,00–18,31 ‰ и прозрачности воды по диску Секки – 1,5–7,5 м. Обработку проб проводили под световым микроскопом «БИОЛАМ Л-212» при увеличениях 10×40×2,5 и 10×90×2,5. Всего собрано 232 пробы микрофитобентоса. Обнаружено 138 таксонов, из них Bacillariophyta (129 видов, 55 родов), Dinophyta – 6 (4 рода), Haptophyta, Chrysophyta и Cyanoprokaryota – по 1 виду. Из диатомовых наибольшее родовое обилие принадлежит 62 бентосным видам: *Diploneis* (12), *Amphora* (10), *Navicula* (9), *Halamphora* (7), *Cocconeis*, *Lyrella*, *Nitzschia* и *Coscinodiscus* по 6 видов. В эпифитоне филлофор летом 1989 года найдено 88 видов диатомовых, осенью 1990 – 105, в мае 1993 – 40, отмечено общих видов 17/44/24 соответственно. В эпифитоне *Phyllophora crispa* зарегистрировано 60 и 61 вид, *Ph. truncata* – 20 и 58, в 1989 и 1990 годы. Эколого-фитогеографическая характеристика флоры диатомовых представлена морскими (63 %) и солоноватоводно-морскими (28 %) видами. Отмечено 28 видов диатомовых с индексами сапробности воды, из них 68 % принадлежит *β*-мезосапробионтам – индикаторам умеренного органического загрязнения вод. Космополиты составляют 27 %, аркто-бореально-тропические – 25 % и бореально-тропические – 21 % всех видов. Численность диатомовых ($3{,}48 \cdot 10^3$ кл.•см$^{-2}$) с доминированием *Navicula directa* ($2{,}19 \cdot 10^3$ кл.•см$^{-2}$) отмечена осенью на талломах 2-х видов филлофор на глубине 24 м при температуре воды равной 10,8 °С, солёности – 17,48 ‰, прозрачности воды – 2,3 м, концентраций фосфатов – 86 и нитратов – 13 мкг•л$^{-1}$. Обсуждаются различные аспекты изучения микрофитобентоса Филлофорного поля Зернова.

Ключевые слова: микрофитобентос, микроводоросли, диатомовые, эпифитон, макрофиты, Филлофорное поле Зернова, Чёрное море.

ВВЕДЕНИЕ

Красные водоросли рода *Phyllophora* и микроводоросли, поселяющиеся на их талломах, являются первичными продуцентами органического вещества и существенными ресурсами морей. Они служат объектами питания для многих гидробионтов, влияют на трофическую структуру донных сообществ, химический состав воды, зависят от комплекса абиотических и биотических факторов среды. Их взаимодействие слабо изучено, между тем их совместные свойства можно использовать для оценки качества морских вод (Рябушко, 2013). Однако природные и антропогенные разрушения донных ландшафтов, включая разнообразные типы субстратов и макрофитов, на которых обитают микроводоросли, наносят непоправимый вред биоте и морским экосистемам в целом. Жизненные циклы донных микроводорослей, принадлежащих к разным отделам растительного царства, их экоморфы (жизненные формы) имеют широкую приспособленность к разнообразным условиям среды обитания и к типу субстрата, на котором они поселяются.

В северо-западной части Чёрного моря располагается уникальный крупномасштабный регион произрастания разных видов филлофор, названный Филлофорным полем Зернова в честь его первого открывателя. В 1908 году С. А. Зерновым было обнаружено своеобразное сообщество макрофитов с преобладанием филлофор, занимающих площадь около 10 тыс. км^2 (Зернов, 1909). В 1964 году площадь поля составляла 10925 км^2 и общий запас филлофор насчитывал более 10 млн т (Миничева, 2007). За более чем 100-летнюю историю площадь его

значительно сократилась и деградировала. Н. В. Морозова-Водяницкая (1948) отнесла поле Зернова к весьма важным достопримечательностям Чёрного моря.

Для понимания экологических процессов, происходящих в этом регионе, сотрудниками ИнБЮМ им. А. О. Ковалевского в разные годы в морских экспедициях были проведены комплексные исследования состояния сообществ филлофор, микробиологических, гидрологических и гидрохимических характеристик воды и донных осадков в районе поля Зернова (Калугина-Гутник, Лачко, 1966; Лебедь, 1989; Беляев, 1993; Калугина-Гутник, Евстигнеева, 1993; Пархоменко, Ковальчук, 1993), а также микроводорослей грунтов, эпифитона филлофор и сопутствующих им водорослей-макрофитов, которые здесь практически не были изучены (Рябушко, 1991).

В последнее время наряду с инвентаризацией видового состава микроводорослей, изучаются их экологические и географические характеристики, а также количественные данные. Индикаторные виды, широко используемые в биологическом методе контроля чистоты водоёмов в основном пресноводных и гораздо реже морских вод. При этом важным является выявление не только видов-индикаторов сапробности воды (Рябушко, 2013; Рябушко и др., 2019; Barinova et al., 2019), но и потенциально опасных (вредоносных) видов микроводорослей для биоты и человека (Рябушко, 2003, 2013).

Целью работы является обобщение материалов исследования водорослей микрофитобентоса Филлофорного поля Зернова Чёрного моря по результатам 3-х рейсов на НИС «Академик Ковалевский».

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для исследования послужили пробы, собранные в 1989, 1990 и 1993 годы в трёх морских экспедициях на НИС «Академик Ковалевский» в районе Филлофорного поля Зернова (ФПЗ) (рис. 1) с глубин от 0,5 до 53,0 м при температуре воды от 6 до 22 °С, солёности 16,00–18,31 ‰ и прозрачности воды по диску Секки 1,5–7,5 м (Беляев, 1993).

Пробы отбирали с помощью дночерпателя «Океан» и трала «Сигсби» (99 станций). Основное внимание уделялось изучению диатомовых водорослей (ДВ) эпифитона красных водорослей-агароносов – филлофор, а также сопутствующие им водоросли. Также собраны пробы песка с примесью ила, илисто-песчаный грунт, ракушечник, камни, раковины мидии и рапаны и другие. Дополнительно по мере необходимости отобрано 10 батометрических проб фитопланктона на 3-х станциях с разных горизонтов глубин. Всего собрано 232 пробы микрофитобентоса.

Обработку проб проводили с использованием светового микроскопа БИОЛАМ Л-212 при увеличениях 10×40×2,5 и 10×90×2,5. Подсчёт клеток донных диатомовых водорослей (ДВ) осуществляли в камере Горяева объёмом 0,9 мм^3 в 3-х повторностях. Определение численности клеток (кл.•см$^{-2}$) и площади поверхности макрофита (см^2) рассчитывали по формуле аллометрической зависимости площади удельной поверхности макрофита от диаметра его слоевищ (Рябушко, 1990; Миничева, 1992).

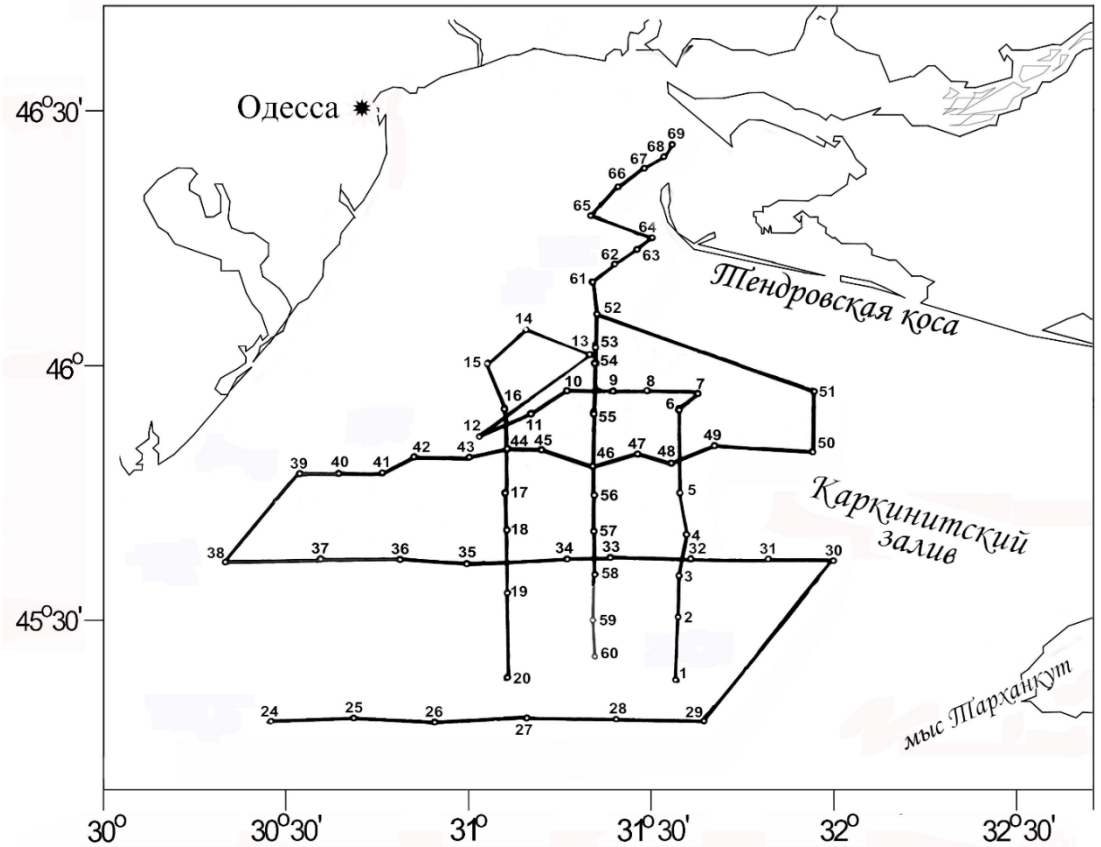
Идентификацию видов проводили по (Коновалова, 1998; Рябушко, 2013; Рябушко, Бегун, 2016; Hendey, 1964; Kuylenstierna, 1989–1990). Сапробность, отношение видов к солёности воды и фитогеографические характеристики видов оценивали по (Рябушко, 2013; Рябушко, Бегун, 2016; Рябушко и др., 2019; Barinova et al., 2019).

РЕЗУЛЬТАТЫ

По мере накопления данных об экологии и географических ареалах бентосных видов ДВ эти сведения расширяются и уточняются. Поэтому нами пересмотрены результаты первоначальной обработки данных микрофитобентоса ФПЗ за 1989 и 1990 годы (Рябушко, 1991) и добавлены сведения за май 1993 (табл. 1), а также уточнены многие номенклатурные названия видов, их эколого-географические характеристики, представлена их сапробность (табл. 2). Микроводоросли ФПЗ исследовали в эпифитоне 9 видов красных и бурых

водорослей-макрофитов, на различных грунтах (песок, камни) и другие, а также в эпизооне раковин мидии и рапаны.

а



б

Рис. 1. Карта Чёрного моря с обозначением расположения Филлофорного поля Зернова (*а*) и схема станций отбора проб (*б*) в период экспедиций на НИС «Академик Ковалевский» в 1989, 1990 и 1993 годы

Таблица 1

Объём материала и районы исследования микроводорослей бентоса Филлофорного поля Зернова (Чёрное море)

Районы исследования	Глубина, м	Количество	
		станций	проб
115-й рейс (1 июля – 14 августа 1989 г.)			
Филлофорное поле Зернова	20–50,0	30	73
	0,5–3,0	1	4*
119-й рейс (1 сентября – 8 октября 1990 г.)			
Филлофорное поле Зернова	15,0–53,0	40	79
Мыс Емене (Болгария)	1,0–10,0	1	3*
Мыс Калиакра (Болгария)	1,0–10,0	1	3*
127-й рейс (19–21 мая 1993 г.)			
Филлофорное поле Зернова	18,0–50,0	26	80
Всего:		99	232+10*

Примечание к таблице.* – пробы фитопланктона.

Таблица 2

Список макро- и микроводорослей Филлофорного поля Зернова и их эколого-фитогеографическая характеристика

Таксоны	Характеристики		
	экологическая		фитогеографическая
	‰	*S*	
1	2	3	4
ВОДОРОСЛИ-МАКРОФИТЫ			
PHAEOPHYTA			
Cystoseira crinita Duby	М		Б
Sphacelaria cirrosa (Roth) C.A.Agardh	М		АБ
Stilophora rhizodes (C.A.Agardh) J.Agardh	М		Б
RHODOPHYTA			
Phyllophora crispa (Huds.) P.S.Dixon (=*Ph. nervosa* (D.C.) Grev.	СМ		Б
Ph. nervosa f. *latifolia* Kalug.	СМ		Б
Ph. nervosa f. *nana* Kalug.	СМ		Б
Ph. pseudoceranoides (Gmelin) Newr. et Tayl.	СМ		Б
Ph. truncata (Pall.) Zinova (= *Ph. brodiaei* (Turn.) J.Agardh	СМ		АБ
Polysiphonia elongata (Huds.) Harv.	СМ		Б
CYANOPROCARYOTA			
Aphanizomenon flos-aquae (L.) Ralfs*	П	–	БТ нот
МИКРОВОДОРОСЛИ			
DINOPHYTA			
Ceratium furca (Ehrenb.) Clap. et Lachm.*	М	–	К
C. liniatum (Ehrenb.) P. Cleve*	М	–	БТ
Noctiluca scintillans (Macart.) Kof. et Sw.*	М	–	К
Prorocentrum cordatum (Ostf.) Dodge*	СМ	–	БТ
Pr. micans Ehrenb.*	СМ	–	БТ
Protoperidinium brevipes (Pauls.) Balech*	М	–	АБ
CHRYSOPHYTA			
Dictyocha speculum (Ehrenb.) Haeckel	М	–	К
HAPTOPHYTA			
Emiliania huxleyi (Lohm.) Hay et Mohler*	М	–	К
BACILLARIOPHYTA			
Achnanathes longipes C.A.Agardh (Кол.) ОШ	М	*β*	АБТнот
A. septata A.Cleve (Кол.) ОШ	М	–	АБ
A. pseudogroenlandica Hendey (ОЖ) ОШ	М	–	АБТ

Таблица 2 (продолжение)

1	2	3	4
Actynoptychus senarius Ehrenb.** (Кол.) БШ	М	–	К
Amphora arcus W.Greg. (ОЖ) ДШ	М	–	АБТ
A. angusta W.Greg. (ОЖ) ДШ	СМ	*β*	К
A. bigibba Grun. (ОЖ) ДШ	М	–	БТ
A. caroliniana Giff. (ОЖ) ДШ	СМ	*α*	АБТ
A. crassa W.Greg. (ОЖ) ДШ	М	*β*	БТ
A. parvula Proschk.-Lavr. (ОЖ) ДШ	СМ	–	Б
A. proteus W.Greg. var. *proteus* (ОЖ) ДШ	М	*β*	К
A. proteus var. *oculata* Perag. (ОЖ) ДШ	М	–	АБТ
A. proteus var. *oculata* f. *nana* Bodeanu (ОЖ) ДШ	СМ	–	Б
A. subangularis Hust. (ОЖ) ДШ	М	–	АБ
Anomoeoneis sculpta (Ehrenb.) P.Cleve (ОЖ) ДШ	ПС	–	Б
Ardissonea baculus (W.Greg.) Grun. (Кол.) БШ	СМ	*β*	БТ
A. crystallina (C.A.Agardh) Grun. (Кол.) БШ	СМ	*β*	БТ
Bacillaria paxillifera (O.F. Müll.) T. Marsson** (Кол.) ОШ	СМ	*о-α*	К
B. socialis var. *baltica* Grun. ex De Toni** (Кол.) ОШ	М	–	АБТ
Bacteriastrum hyalinum Lauder* (Кол.) БШ	М	–	БТ
Berkeleya rutilans (Trentep.) Grun. (Кол.) ОШ	СМ	–	АБ нот
Biddulphia obtusa (Kütz.) Ralfs et Pritch.** (Кол.) БШ	М	–	АБТ
Campylodiscus thuretii Brèb.** (ОЖ) БШ	М	–	АБТ
Catacombus gaillonii (Bory) Will. et Round (Кол.) БШ	СМ	–	БТ
Cerataulina pelagica (P.Cleve) Hust.* (Кол.) БШ	М	–	БТ нот
Climacosphenia monilifera Ehrenb.* (ОЖ) БШ	М	–	БТ
Cocconeis costata W.Greg. (ОЖ) ОШ	М	*β*	К
C. distans W.Greg. (ОЖ) ОШ	М	–	АБТ
C. kamchatkiensis Mann (ОЖ) ОШ	М	–	Б
C. scutellum Ehrenb. var. *scutellum* (ОЖ) ОШ	СМ	*β*	К
C. scutellum var. *parva* (Grun.) P.Cleve (ОЖ) ОШ	СМ	–	АБТ
C. speciosa W.Greg. (ОЖ) ОШ	М	–	Б
Coscinodiscus apiculatus Ehrenb.** (Кол.) БШ	М	–	АБ
C. granii Grough* (Кол.) БШ	М	–	Б нот
C. janischii A. Schm.* (Кол.) БШ	М	–	Б нот
C. jonesianus (Grev.) Ostf.* (Кол.) БШ	М	–	Б
C. perforatus Ehrenb.* (Кол.) БШ	М	–	АБТ
C. radiatus Ehrenb.** (Кол.) БШ	М	–	К
Craticula halophila (Grun.) D.G. Mann (ОЖ) ДШ	СМ	–	Б
Ctenophora pulchella (Ralfs ex Kütz.) Will. et Round (Кол.) ДШ	ПС	–	АБ
Cyclotella choctawhatcheeana Prasad* (Кол.) БШ	М	–	БТ нот
Cymbella sp. (ОЖ) ДШ	–	–	–
Diploneis bombus (Ehrenb.) Ehrenb. (ОЖ) ДШ	М	–	БТ
D. chersonensis (Grun.) P.Cleve (ОЖ) ДШ	М	–	АБТ
D. finnica (Ehrenb.) P.Cleve (ОЖ) ДШ	СМ	–	БТ
D. 1ineata (Donk.) P.Cleve (ОЖ) ДШ	М	–	БТ
D. notabilis (Grev.) P.Cleve (ОЖ) ДШ	М	–	БТ
D. oblongella (Nägeli) A.Cleve (ОЖ) ДШ	ПС	–	Б
D. ovalis (Hilse) P.Cleve (ОЖ) ДШ	ПС	–	АБТ
D. parma P.Cleve (ОЖ) ДШ	ПС	–	Б
D. smithii (Brèb.) Cleve var. *smithii* (ОЖ) ДШ	СМ	–	К
D. smithii var. *pumila* (Grun.) Hust. (ОЖ) ДШ	СМ	–	БТ
D. smithii var. *rhombica* Mereschk. (ОЖ) ДШ	СМ	–	АБТ
D. subadvena Hust. (ОЖ) ДШ	М	–	Б нот
Ditylum brightwellii (West.) Grun.* (Кол.) БШ	М	–	БТ нот
Fallacia forcipata (W.Grev.) A.J. Stick. et D.G. Mann (ОЖ) ДШ	М	–	К
Grammatophora marina (Lyngb.) Kütz. (Кол.) БШ	М	*β*	К
Halamphora coffeiformis (C.A. Agardh) Mereschk. (ОЖ) ДШ	СМ	*α*	АБТ
H. eunotia (P.Cleve) Levkov (ОЖ) ДШ	М	–	Б

Таблица 2 (продолжение)

1	2	3	4
H. exigua (W.Greg.) Levkov (ОЖ) ДШ	М	–	БТ
H. granulata (W. Greg.) Levkov var. *granulata* (ОЖ) ДШ	М	–	БТ нот
H. granulata var. *punctata* (Proschk.-Lavr.) L.I.Ryab. (О) ДШ	СМ	–	Б
H. hyalina (Kütz.) Rimet et R. Jahn 2018** (ОЖ) ДШ	СМ	*β*	АБТ нот
H. terroris (Ehrenb.) P.Wang 2014 (ОЖ) ДШ	М	–	АБТ нот
Hyalodiscus scoticus (Kütz.) Grun.** (Кол.) БШ	СМ	*β*	К
Licmophora abbreviata C.A.Agardh (Кол.) БШ	М	*β*	АБ
L. flabellata (Grev.) C.A.Agardh (Кол.) БШ	М	*β*	БТ нот
Lyrella circumsecta (Grun. ex A. Schm.) D.G.Mann (ОЖ) ДШ	М	–	БТ
L. hennedyii (W.Smith) A.J. Stick. et D.G.Mann (ОЖ) ДШ	М	–	АБТ
L. hennedyii var. *neapolitana* (Cleve) L.I.Ryab. (ОЖ) ДШ	М	–	Б
L. lyroides (Hendey) D.G.Mann (ОЖ) ДШ	М	–	БТ
L. perplexa (H.Perag. et M.Perag.) L.I.Ryab. (ОЖ) ДШ	М	–	Б
L. spectabilis (W.Greg.) D.G.Mann (ОЖ) ДШ	М	–	АБТ
Mastogloia braunii Grun. (ОЖ) ДШ	СМ	–	БТ
Melosira lineata (Dillw.) C.A.Agardh* (Кол.) БШ	СМ	*o-α*	АБТ
M. moniliformis (O.F.Müll.) C.A.Agardh** (Кол.) БШ	СМ	*β*	К
Navicula ammophila var. *intermedia* Grun. (ОЖ) ДШ	СМ	–	АБ
N. cryptocephala Kütz. (ОЖ) ДШ	ПС	*β*	К
N. directa (W.Smith) Ralfs ex Pritch. (ОЖ) ДШ	М	–	К
N. distans (W.Smith) Ralfs ex Pritch. (ОЖ) ДШ	М	–	АБТ
N. palpebralis Bréb. ex W.Smith var. *palpebralis* (ОЖ) ДШ	М	–	АБТ
N. palpebralis var. *semiplena* (W.Greg.) P.Cleve (ОЖ) ДШ	М	–	АБТ
N. perrhombus Hust. ex Simonsen (ОЖ) ДШ	М	–	БТ
N. ramosissima (C.A.Agardh) P.Cleve (Кол.) ДШ	СМ	–	АБТ
N. retusa var. *cancellata* (Donk.) R.Ross (ОЖ) ДШ	М	–	АБ
Nitzschia frustulum (Kütz.) Grun. (Кол.) ДШ	ПС	–	АБТ
N. hybrida Grun. var. *hybrida* (ОЖ) ДШ	СМ	–	К
N. hybrida f. *hyalina* Proschk.-Lavr. (Кол.) ДШ	СМ	*β*	Б
N. lanceolata W.Smith var. *lanceolata* (ОЖ) ДШ	С	*β*	БТ нот
N. lanceolata var. *minor* V.H. (ОЖ) ДШ	С	–	БТ
N. vidovichii (Grun.) Peragallo (ОЖ) ДШ	М	–	Б
Paralia sulcata (Ehrenb.) P. Cleve** (Кол.) БШ	М	–	К
Parlibellus delognei (V.H.) E.J.Cox (Кол.) ДШ	М	–	АБТ
P. rhombicus (Greg.) E.J.Cox (Кол.) ДШ	СМ	–	БТ
Pinnularia quadratarea (A. Schm.) P.Cleve (ОЖ) ДШ	М	–	К
Pinnularia sp. (ОЖ) ДШ	–	–	–
Planothidium hauckianum (Grun.) Round et Bukht. (ОЖ) ОШ	П	–	БТ нот
Pleurosigma angulatum (Quek.) W.Smith (ОЖ) ДШ	М	–	К
Pl. elongatum W.Smith (ОЖ) ДШ	СМ	–	К
Pl. obscurum W.Smith (ОЖ) ДШ	М	–	АБТ
Psammodictyon constrictum (W.Greg.) D.G.Mann (ОЖ) БШ	М	–	АБТ
Pseudo-nitzschia delicatissima (P.Cleve) Heiden* (Кол.) ДШ	М	–	К
P. pseudodelicatissima (Hasle) Hasle* (Кол.) ДШ	М	–	К
P. seriata (P.Cleve) H.Perag.* (Кол.) ДШ	М	–	К
Pseudosolenia calcar-avis (Shultze) Sundström* (Кол.) БШ	М	–	БТ
Rhabdonema adriaticum Kütz. (Кол.) БШ	М	–	БТ
Rh. arcuatum (Lyngb.) Kütz. var. *arcuatum* (Кол.) БШ	М	–	К
Rh. arcuatum var. *ventricosum* P.Cleve (Кол.) БШ	М	–	АБ
Rhoicosphenia marina (W.Smith) M.Schm. (Кол.) ОШ	М	*β*	АБ
Seminavis ventricosa (W.Greg.) M.Garcia-Baptista (ОЖ) ДШ	М	*β*	К
Simonsenia sp. (ОЖ) БШ	–	–	–
Skeletonema costatum (Grev.) Cleve* (Кол.) БШ	СМ	–	К
Staurophora salina (W.Smith) Mereschk. (ОЖ) ДШ	СМ	–	АБ
Surirella fastuosa Ehrenb. (ОЖ) БШ	М	–	АБТ нот
Tabularia fasciculata (C.A.Agardh) Will. et Round (Кол.) БШ	СМ	*β-α*	К

Таблица 2 (продолжение)

1	2	3	4
T. parva Proschk.-Lavr. (Кол.) БШ	СМ	*α*	АБТ
T. tabulata (C.A.Agardh) Snoeijs (Кол.) БШ	СМ	*β-α*	К
Thalassionema nitzschioides Grun.* (Кол.) БШ	М	–	К
Thalassiosira eccentrica (Ehrenb.) P.Cleve* (Кол.) БШ	М	–	К
Th. parva Proschk.-Lavr.* (Кол.) БШ	СМ	–	Б
Toxarium undulatum Bail. (Кол.) БШ	М	–	АБТ
Trachyneis aspera (Ehrenb.) P.Cleve (ОЖ) ДШ	М	*β*	АБТ нот
Triceratium antediluvianum (Ehrenb.) Grun.* (Кол.) БШ	М	–	К
T. reticulum Ehrenb.* (Кол.) БШ	М	–	Б
Tryblionella acuminata W.Smith (ОЖ) БШ	СМ	*β-p*	АБТ
T. apiculata W. Greg. (ОЖ) БШ	М	–	К
T. marginulata (Grun.) D.G.Mann (ОЖ) БШ	М	–	К
Ulnaria ulna (Nitzsch) P.Compère* (Кол.) БШ	ПС	–	АБТ
Undatella anomala (Proschk.-Lavr.) L.I.Ryb. (ОЖ) ДШ	М	–	Б
Итого: 138 таксонов, из них 129 – диатомовые			

Примечание к таблице. (*) – виды фитопланктона, осевшие на дно; (**) – бентопланктонные виды, обитающие в двух биотопах; жизненные формы: (Кол.) – колониальные, (ОЖ) – одиночноживущие, Б – бесшовные, ОШ – одношовные, ДШ – двушовные виды; экологическая характеристика: (‰) отношение видов к солёности воды: М – морской, СМ – солоноватоводно-морской, П – пресноводный, ПС – пресноводно-солоноватоводный; *S* – индексы сапробности: *β*-бетамезосапробионт, *β-α* – бета-альфамезосапробионт, *β-p* – бетаполисапробионт, *α* – альфамезосапробионт *o-α* – олиго-альфамезосапробионт; *o-β* – олиго-бетамезосапробионт; фитогеографическая характеристика: Б – бореальный, БТ – бореально-тропический, АБ – аркто-бореальный, АБТ – аркто-бореально-тропический, К – космополит, нот – нотальный. Определение макрофитов принадлежит А.А. Калугиной-Гутник.

За период исследований обнаружено 138 видов и внутривидовых таксонов, принадлежащих к отделам Bacillariophyta – 129 таксонов (56 родов), Dinophyta – 6 (4 рода), Haptophyta, Chrysophyta и Cyanoprocaryota – по 1 виду (табл. 2). Родовое обилие представлено в основном ДВ: *Diploneis* (12), *Amphora* (10), *Navicula* (9), *Halamphora* (7), *Cocconeis* Ehrenb., *Lyrella* Kar. и *Nitzschia* Hass по 6 таксонов, а также *Coscinodiscus* (6 видов + 8 не идентифицированных до вида) и другие.

Несмотря на пониженную солёность (от 16 до 18 ‰) вод Чёрного моря, по сравнению с полносолёными морями, здесь представлен широкий спектр экологических групп ДВ с преобладанием морских (63 %) и солоноватоводно-морских форм (28 %), пресных и пресноводно-солоноватоводных отмечено 9 видов (табл. 2). Из всех обнаруженных ДВ зарегистрировано 21 центрических и 108 пеннатных видов, включая колониальные 51 и одиночноживущие 77 (табл. 3). Преобладали шовные виды (86), из них 70 видов составляли двушовные, которые являются руководящей группой и характерной для бентоса морей.

Таблица 3

Соотношение колониальных и одиночноживущих, шовных и бесшовных видов диатомовых водорослей в микрофитобентосе Филлофорного поля Зернова

Жизненные формы	Количество форм
Колониальные (Кол.) – Одиночноживущие (ОЖ)	51–77
Отношение количества О : К	1,5
Всего шовных видов (Ш)	86
Бесшовные (БШ) – Одношовные (ОШ)	43–16
Двушовные (ДШ)	70
Отношение количества Ш / БШ	2,0
Центрические / пеннатные	21/108
Итого	129

В июле – августе 1989 года на трёх разрезах и 34 станциях найдено 92 вида микроводорослей, из них наибольшее количество (20 видов) (рис. 2) обнаружено на глубине 24 м при солёности 17,90 ‰, температуре 14,5 °С и небольшой прозрачности воды (3 м) в

море. В это время водные массы исследованных акваторий ФЗП состоят из двух слоёв, различающихся по температуре, солёности, *pH* и насыщению вод кислородом. В верхнем слое 0–15 м содержание нитратов и фосфатов ниже, чем в придонном горизонте (Пархоменко, Ковальчук, 1993).

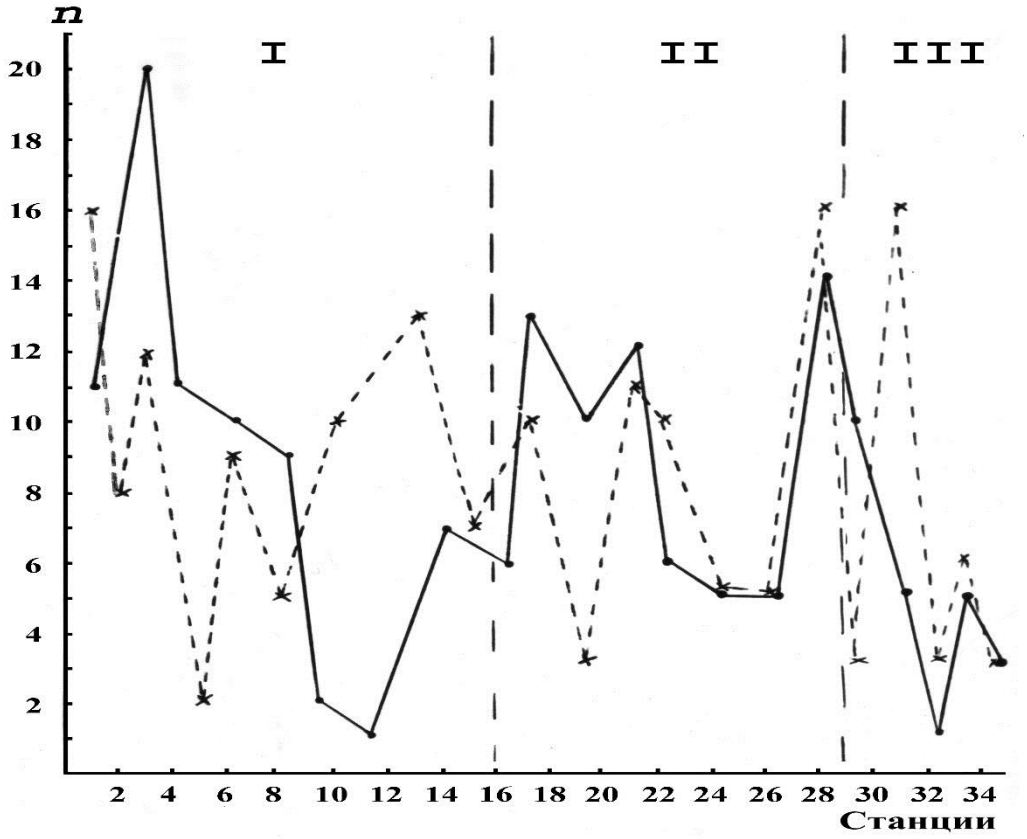


Рис. 2. Динамика количества видов (*n*) диатомовых водорослей в эпифитоне макрофитов (сплошная линия) и на прочих субстратах (пунктирная линия) Филлофорного поля Зернова в июле – августе 1989 года

I, II, III – гидробиологические разрезы на 34-х станциях.

В целом для моря характерна низкая прозрачность воды, а в придонном слое зарегистрировано снижение температуры, освещённости и насыщения её кислородом, что явно неблагоприятно для жизнедеятельности бентосных организмов.

В сентябре – октябре 1990 найдено 109 видов микроводорослей, из них 105 – ДВ, представленные 44 родами (табл. 4). По встречаемости чаще всего отмечены бентосные виды родов *Nitzschia* – 59 %, *Diploneis* – 51 %, *Amphora* – 49 %, а также *Coscinodiscus* Ehrenb. – 44 %. Осенью наибольшее количество видов ДВ (*n* = 27) и их численность ($3{,}48 \cdot 10^3$ кл.•см$^{-2}$) с доминированием *Navicula directa* ($N = 2{,}19 \cdot 10^3$ кл.•см$^{-2}$) отмечены в сообществе *Ph. truncata* + *Ph. crispa* (ст. № 47') на глубине 23 м при температуре воды равной 10,8 °С, солёности – 17,48 ‰, прозрачности воды – 2,3 м (рис. 3), содержании фосфатов 86 мкг•л$^{-1}$ и нитратов 13 мкг•л$^{-1}$. Кроме этого, в сентябре 1990 г. при более низкой освещённости воды у дна, которая здесь изменялась от 15 (ст. № 17') до 4500 лк (ст. № 39') ДВ встречались заметно реже и в меньших количествах.

В мае 1993 в микрофитобентосе ФПЗ обнаружено 40 видов ДВ (табл. 4), которые здесь являются преобладающей группой и их встречаемость была выше, чем в предыдущие годы. В основном отмечены пеннатные бентосные виды *Halamphora coffeiformis, Diploneis smithii, Trachyneis aspera,* обычные для прибрежья Чёрного моря (Рябушко, 2013).

Всего в эпифитоне филлофор обнаружено 88 видов микроводорослей, более 20 из них относятся к бентопланктонным, остальные – планктонным и донным формам, попавшим на поверхность филлофор при оседании планктона в результате шторма, воздействия течений, турбулентного перемешивания или взмучивания подстилающих грунтов под макрофитами.

За период исследования впервые в Чёрном море обнаружен вид диатомеи *Navicula perrhombus* (табл. 2), известный в бентосе северо-западной части Японского моря, позже указан для крымского прибрежья Чёрного моря (Рябушко, 1991, 2013; Рябушко, Бегун, 2016). Встречаемость видов на ФПЗ по 1–2 раза отмечена у 67 видов (табл. 4).

Таблица 4

Список микроводорослей бентоса Филлофорного поля Зернова по станциям отбора проб (1989, 1990, 1993 гг.)

Таксоны	Номера станций
1	2
BACILLARIOPHYTA	
Achnanthes longipes	9'
A. pseudogroenlandica	9, 11, 19
A. septata	29', 39'
Actynoptychus senarius	27'
Amphora arcus	21, 5', 6', 7', 9', 47', 51', 55', 56', 9^+, 52^+
A. angusta	17, 43'
A. bigibba	11
A. caroliniana	51'
A. crassa	1, 27, 34', 47', 57', 4^+, 41^+
A. parvula	7', 9', 13', 17', 40^+
A. proteus var. *proteus*	1, 3, 4, 21, 22, 26, 27, 31, 33, 3'–5', 19', 26', 29'–31', 33', 35'–60', 3^+, 4^+, 41^+, 52^+
A. proteus var. *oculata*	4, 1', 3', 4', 30', 31'
A. proteus var. *oculata* f. *nana*	4, 1'
A. subangularis	3^+, 9^+, 52^+
Amphora spp.	2, 3, 7, 9, 11, 13, 19, 22, 24, 26, 27, 29, 30, 33, 69, 1', 21', 30', 31', 47', 49', 51', 55', 58', 4^+, 40^+
Anomoeoneis sculpta	9
Ardissonea baculus	22'
A. crystallina	5, 6, 13, 21', 4^+
Bacillaria paxillifera	1, 19, 22, 9', 45', 47'1
B. socialis var. *baltica*	21, 6', 7', 9', 36', 47', 55'
*Bacteriastrum hyalinum**	1, 29
Berkeleya rutilans	7, 22
Biddulphia obtusa	1, 3, 9
Campylodiscus thuretii	21, 17'
Catacombus gaillonii	9^+, 40^+
*Cerataulina pelagica**	3^+, 52^+
Chaetoceros sp.[1]*	4'
Chaetoceros sp.[2]*	19'
Climacosphenia monilifera	3^+
Cocconeis costata	1, 2, 4, 5, 7, 9, 21, 24, 27, 5', 19', 21', 31', 43', 46', 47', 51', 56', 58', 60', 40^+
C. distans	19', 60', 3^+, 4^+, 9^+, 41^+, 52^+
C. kamchatkiensis	60'
C. scutellum var. *scutellum*	1, 2, 4, 15, 17, 22, 29, 34, 1', 3', 19', 33', 35'
C. scutellum var. *parva*	4, 22
C. speciosa	7, 7'
Cocconeis spp.	1, 3, 15, 26, 27, 33, 5', 51', 60', 3^+
Coscinodiscus apiculatus	29
C. granii	34, 4', 39', 43', 45', 51', 56'–59'
*C. janisechii**	31'
*C. jonesianus**	27'
*C. perforatus**	53'

Таблица 4 (продолжение)

1	2
C. radiatus	27', 28', 60'
Coscinodiscus sp. 1	11
Coscinodiscus sp. 2	15', 17', 24', 26'
Coscinodiscus sp. 3	17', 19', 29', 49'
Coscinodiscus sp. 4	33'
Coscinodiscus sp. 5	5', 11', 13'
Coscinodiscus sp. 6	36'
Coscinodiscus sp. 7	40'
Coscinodiscus sp. 8	41', 42', 43'
Craticula halophila	2, 22, 32, 33
Ctenophora pulchella	26, 9'
Cyclotella choctawhatcheeana	1, 5, 15, 17, 26, 27, 29, 33, 13'
Cylindrotheca closterium	1, 7', 9^+
Cymbella sp.	21, 30, 7', 9'
Dimeregramma minor	17, 30
Diploneis bombus	6, 15, 24, 24', 27', 29'
D. chersonensis	30, 43'
D. finnica	11
D. 1ineata	47', 49', 56'
D. notabilis	11
D. oblongella	3, 6, 7, 13, 24, 27, 1', 3', 6', 11', 13', 15', 19', 30', 49', 51', 53', 55', 56', 9^+
D. ovalis	1, 6
D. parma	45'
D. smithii var. *smithii*	1, 3, 5, 9, 11, 15, 21, 27, 30, 1', 5', 6, 7', 13', 24', 27'–31', 33', 36', 42', 43', 45', 47', 53', 55', 56', 60', 3^+, 9^+, 4^+, 41^+
D. smithii var. *pumila*	41^+
D. smithii var. *rhombica*	41', 42', 43', 57', 60'
D. subadvena	22, 1', 2', 31', 36', 47', 3^+
*Ditylum brightwellii**	13, 29, 36', 43', 49', 59', 60'
Donkinia recta	51'
Fallacia forcipata	6, 22, 24, 5', 13', 15', 28', 42', 45', 47', 51', 53', 57', 58', 9^+, 52^+
Grammatophora marina	1, 2, 3, 5, 21, 30, 1', 3', 6', 7', 9', 11', l3', 17', 19', 21', 26'–28', 30', 43', 51', 53', 55', 57', 3^+, 9^+
Halamphora coffeiformis	1, 2, 3, 9, 19, 21, 22, 26, 33, 69, 1’, 3', 6', 9', 13', 15', 19', 27'–29', 33', 43', 49', 51', 53', 56'–58', 9^+, 41^+
H. eunotia	4, 5', 6'
H. exigua	52^+
H. granulata var. *granulata*	4, 6', 7', 9'
H. granulata var. *punctata*	45'
H. hyalina	31', 4^+, 52^+
H. terroris	6, 53'
Hyalodiscus scoticus	13, 26, 27, 29, 29'
Licmophora abbreviata	30'
L. flabellata	21'
Lyrella circumsecta	3, 9, 27, 29, 30, 33
L. hennedyii var. *hennedyii*	30', 33', 36', 43', 51’, 53', 56', 57', 59'
L. hennedyii var. *neapolitana*	3
L. lyroides	31
L. perplexa	24
L. spectabilis	24', 26'–29'
Lyrella spp.	1, 3, 1, 3, 4, 24, 13', 31', 49', 51’, 3^+, 4^+
Mastogloia braunii	27, 21'
Melosira moniliformis	1, 3, 33, 1', 3', 9', 11', 17', 19', 39', 3^+, 4^+, 9^+, 41^+
M. lineata	1, 55', 56'
Navicula ammophila var. *intermedia*	2, 32, 9^+, 41^+
N. cryptocephala	52^+

Таблица 4 (продолжение)

1	2
N. directa	1, 4, 11, 5', 6', 9', 11', l3', 19' 27', 31', 36', 41'–43', 45', 47', 49', 51', 53', 55'
N. distans	22, 13', 17', 51'
N. palpebralis var. *palpebralis*	56'
N. palpebralis var. *semiplena*	56'
N. ramosissima	9, 17, 22, 24, 32, 5', 9', 30', 45', 47', 49', 51', 53', 55', 59', 60', 9^+, 40^+
N. retusa var. *cancellata*	1, 15
*N. perrhombus***	22
Navicula spp.	1–4, 6, 7, 13, 15, 17, 19, 22, 27, 3', 5', 6', 21', 30', 40', 42', 60', 4^+, 9^+
Nitzschia frustulum	9^+
N. hybrida	5, 27, 4^+, 52^+
N. hybrida f. *hyalina*	1, 4, 5, 19, 21, 17', 27', 53'
N. lanceolata var. *lanceolata*	19, 21
N. lanceolata var. *minor*	5, 7, 19, 21, 34, 31'
N. vidovichii	6', 7', 9', 28', 43', 45', 47'
Nitzschia spp.	1, 4, 5, 7, 13, 15, 17, 19, 21, 24, 29, 31, 32, 34, 17', 30', 39'–41', 3^+, 4^+, 9^+, 41^+, 52^+
Paralia sulcata	1, 6, 1', 4', 5', 11', 19', 27', 30', 31', 33', 39'–43', 47', 51', 55'–60'
Parlibellus delognei	1, 2, 3, 5–7, 13, 19, 21, 22, 26, 27, 33, 34, 9', 13', 15', 28', 30', 31', 36', 41', 47', 49', 52^+
P. rhombicus	7', 9', 13', 43'
Pinnularia quadratarea	1', 3', 13'
Pinnularia sp.	9^+
Planothidium hauckianum	22, 31
Pleurosigma angulatum	51'
Pl. elongatum	6, 4', 19', 33', 43', 47', 51', 53', 56', 57', 4^+, 9^+, 52^+
Pl. obscurum	27
Psammodictyon constrictum	33', 49'
Pseudo-nitzschia	11', 31', 45', 47', 49', 55', 56', 40^+, 41^+
*P. pseudodelicatissima**	1, 4, 24, 26, 33, 38', 39', 41'
*P. seriata**	1, 4, 5, 7, 13, 15, 17, 23, 24, 27, 55', 4^+
*Pseudosolenia calcar-avis**	1, 2, 9, 13, 15, 17, 19, 21, 22, 24, 26, 27, 31–34, 1', 3'–6', 9', 11', 17', 19', 27'–36', 38'–43', 45', 47', 51', 53', 55'–60'
Rhabdonema adriaticum	21', 28', 29', 39', 56', 57', 3^+, 4^+
Rh. arcuatum	2, 7, 11, 15, 17, 24, 27, 30, 31, 33, 5', 17’, 19', 24', 26', 27', 36', 41'–43', 47', 53', 55', 60'
Rhoicosphenia marina	30'
Simonsenia sp.	15'
*Skeletonema costatum**	26'
Staurophora salina	22
Surirella fastuosa	29', 41', 56', 60'
Tabularia fasciculata	5', 31', 47'
T. tabulata	3–5, 33, 9', 36', 39', 43', 45', 47', 49', 53', 55', 60', 9^+, 40^+, 41^+
*Thlassionema nitzschioides**	21, 5', 31', 47'
*Thalassiosira eccentrica**	1, 3, 13, 26, 27, 33, 34, 3', 5', 11', 21', 29', 39', 41', 42', 43'
*Th. parva**	56'
Toxarium undulatum	26, 27, 30, 1', 3', 21', 9^+
Trachyneis aspera	1, 21, 3', 7', 13', 21', 53', 55', 56', 60', 61', 4^+, 41^+
*Triceratium antediluvianum**	29'
*T. reticulum**	1
T. acuminata	11, 21, 24, 27, 29, 3', 7’, 9', 13', 15', 17', 19', 43', 47', 51', 53', 55', 61', 40^+, 41^+
T. granulata	30', 31', 33', 56'
T. marginulata	21, 52^+
*Ulnaria ulna**	31', 45', 51', 61'
Udantella anomala	1, 3
CHRYSOPHYTA	
*Dictyocha speculum**	24, 7', 19'
HAPTOPHYTA	
*Emiliania huxleyi**	32, 9^+, 52^+

Таблица 4 (продолжение)

1	2
DINOPHYTA	
*Ceratium furca**	61, 19', 55', 57'
*Prorocentrum cordatum**	13, 15, 17, 19, 31–33, 17', 34'
*P. micans**	17', 34', 38', 39', 40'
*Protoperedinium brevipes**	30
CYANOPROKARYOTA	
*Aphanizomenon flos-aquae**	30', 57', 58', 59'

Примечание к таблице. Номера станций ФПЗ: без штриха – 1989 г., со штрихом – 1990 г., (+) – 1993 г.; * – виды фитопланктона, осевшие на дно;** – вид впервые указан в Чёрном море.

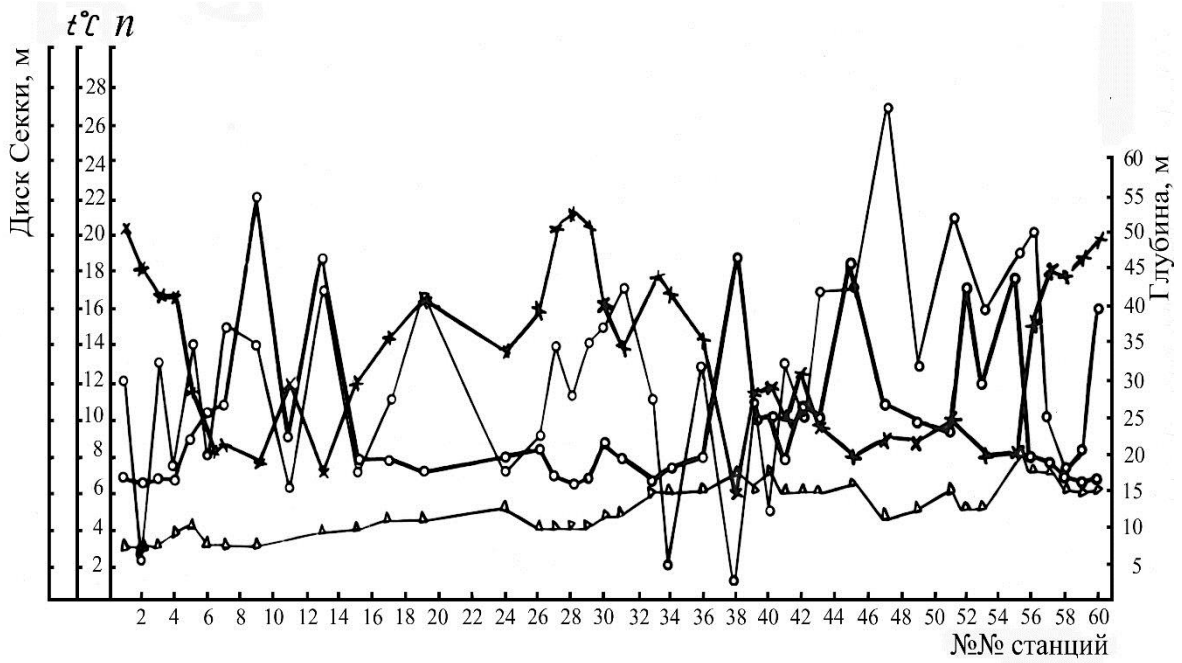


Рис. 3. Распределение числа видов (*n*) диатомовых водорослей в бентосе Филлофорного поля Зернова в сентябре – октябре 1990 в зависимости от глубины (x), температуры (o – жирная линия) и прозрачности воды в море по диску Секки (Δ)

Кроме этого, в эпифитоне филлофор и на иных субстратах на глубинах от 0,5 до 48,5 м при температуре воды от 6,0 до 18,7 °С обнаружены вредоносные виды микроводорослей. Это токсичные виды ДВ рода *Pseudo-nitzschia* и динофлагеллят – *Prorocentrum cordatum* и *P. micans, Noctiluca scintillans*, образующая мощные «красные приливы» в море, а также вид цианобактерии *A. flos-aquae* (табл. 2, 5).

В эпифитоне филлофор летом 1989 года найдено 88 видов ДВ, осенью 1990 – 105, в мае 1993 – 40. В 1989/1990/1993 годы в эпифитоне видов *Phyllophora crispa* зарегистрировано 60 и 61 вид ДВ, *Ph. truncata* – 20 и 58, для обеих филлофор отмечено общих 17/44/24 видов, соответственно. В эпифитоне *Ph. nervosa* f. *nana* найдено 10 видов, *Ph. pseudoceranoides* – 1, *Polysiphonia elongata* – 14, на прочих субстратах – 66 таксонов, из них на раковинах мидии – 15, рапаны – 3.

Наряду с изучением микрофитобентоса исследованы пробы *фитопланктона*. В августе 1989 года во время штиля на море зарегистрирован «красный прилив», вызванный массовым развитием планктонной гетеротрофной динофлагелляты *N. scintillans* и сопутствующих ей других видов фитопланктона (табл. 6). В сентябре 1990 в Чёрном море у мысов Калиакра и Емене (Болгария) отмечено «цветение» воды – наблюдали множество белёсых комков (так называемый «морской снег»), образованных планктонными видами ДВ *Pseudosolenia calvar-avis, Thalassiosira* spp. и динофлагеллятами рода *Prorocentrum.*

Таблица 5

Встречаемость вредоносных микроводорослей в бентосе и фитопланктоне Чёрного моря в период экспедиций (1989, 1990 гг.)

Дата	Глубина, м	Температура, °С	Субстрат	Микроводоросли	Встречаемость
03.07.1989	30,0	6,9	*Phyllophora cripsa*	*Prorocentrum cordatum**	Часто
	33,0	6,0			Единично
04.07	21,0	9,8	*Phyllophora truncata*		Много, часто
07.07	38,0	7,6			
	41,0	6,7	*Ph. truncata*		
			Глинистый ил		Единично
	48,5	7,0	*Ph. truncata*		Много
08.08	17,0	7,0	*Ph. cripsa*		Единично
10.08	0,5	18,0		*Noctiluca scintillans**	«Красный прилив»
	33,0	–	*Ph. truncata*	*Pr. cordatum**	Единично
13.08	25,0	–	Ракушечник		
04.09.1990	36,0	7,7	*Ph. truncatai*	*Prorocentrum micans*	
25.09	43,0	7,2	*Ph. cripsa*		
26.09	15,0	18,7	Гидроиды		Много, часто
	28,0	10,2	*Ph. truncata*	*Pr. micans*	Единично
26.09	30,0	7,8			
04.10	45,0	7,3	Мидия, песок	Цианобактерия *Ap. flos-aquae**	Много, часто
	46,5	6,6	*Ph. cripsa*		
	44,0	6,8	*Ph. truncata*		
	46,5	6,6			
	48,0	6,8			

Примечание к таблице. * – виды фитопланктона, осевшие на дно.

Таблица 6

Встречаемость вредоносных микроводорослей в бентосе и фитопланктоне Чёрного моря в период экспедиций (1989, 1990 гг.)

Дата	Глубина, м	Температура, °С	Субстрат	Микроводоросли	Встречаемость
03.07.1989	30,0	6,9	*Phyllophora cripsa*	*Prorocentrum cordatum**	Часто
	33,0	6,0			Единично
04.07	21,0	9,8	*Phyllophora truncata*		Много, часто
07.07	38,0	7,6			
	41,0	6,7	*Ph. truncata*		
			Глинистый ил		Единично
	48,5	7,0	*Ph. truncata*		Много
08.08	17,0	7,0	*Ph. cripsa*		Единично
08	0,5	18,0		*Noctiluca scintillans**	«Красный прилив»
	33,0	–	*Ph. truncata*	*Pr. cordatum**	Единично
13.08	25,0	–	Ракушечник		
04.09.1990	36,0	7,7	*Ph. truncatai*	*Prorocentrum micans*	
25.09	43,0	7,2	*Ph. cripsa*		
26.09	15,0	18,7	Гидроиды		Много, часто
	28,0	10,2	*Ph. truncata*	*Pr. micans*	Единично
26.09	30,0	7,8			
04.10	45,0	7,3	Мидия, песок	Цианобактерия *Ap. flos-aquae**	Много, часто
	46,5	6,6	*Ph. cripsa*		
	44,0	6,8	*Ph. truncata*		
	46,5	6,6			
	48,0	6,8			

Примечание к таблице. * – виды фитопланктона, осевшие на дно.

ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнение результатов исследования микрофитобентоса показало, что на всех станциях ФПЗ, независимо от глубины и типа субстрата, прослеживается сходная тенденция в распределении ДВ. В эпифитоне макрофитов в подавляющем большинстве встречаются живые диатомеи, а на грунтах преобладают пустые их панцири. В местах повышенной концентрации азота и фосфора при увеличении прозрачности воды на небольших глубинах отмечено заметное увеличение количества видов. Меньше всего их наблюдалось в траловых сборах с больших глубин. Встречались преимущественно морские и солоноватоводно-морские виды ДВ, что согласуется с данными, указанными для прибрежий Чёрного, Японского и Азовского морей (Рябушко, 2013; Рябушко, Бегун, 2015; Barinova et al., 2019). Пресноводных и пресноводно-солоноватоводных видов отмечено мало (8 видов).

На различных типах субстратов встречался часто вид потенциально токсичной цианобактерии *A. flos-aquae* – индикатор загрязнения водоёмов. Вид является пресноводным, встречается в планктоне пресных водоёмов, а также отмечен в опреснённых районах Балтийского, Азовского и Чёрного морей (Рябушко, 2003; Hällfors, 2004).

Летом в фитопланктоне северо-западной части этот вид достигал максимальной численности до 34 млн кл.•л$^{-1}$ (Нестерова, 2001). Здесь указаны некоторые виды пресноводного комплекса, для которых солёность черноморской воды слишком высока, и они приспособились находиться в распреснённой части моря, в которой отмечены основные «поля» минимальной численности и биомассы ДВ (Гусляков, 2002). Несмотря на разные экологические условия, флора черноморских микрофитов во многом близка средиземноморской и характеризуется преобладанием морских форм с высокой долей космополитов (Рябушко, 2013).

Вследствие увеличения содержания азота, фосфора и других биогенных элементов, которые способствуют росту численности вредоносных водорослей, особенно в прибрежных экосистемах Чёрного моря (Рябушко, 2003). Так, в июне 1986 года при температура воды равной 22–24 °С и солёности 15–18 ‰ авторами была зарегистрирована катастрофическая вспышка вида *Noctiluca miliaris* (теперь вид называется *N. scintillans*), численность которого достигала 6897 млн кл.•м$^{-3}$ с биомассой 558,6 кг•м$^{-3}$ (Зайцев и др., 1988). Для сравнения, в Севастопольской бухте в 1938 году этот вид на глубине 10 м 14 июля достигал численности 72 тыс. кл.•л$^{-1}$, а 3 декабря – 22100 кл.•л$^{-1}$ (Морозова-Водяницкая, 1948).

Результаты изучения микрофлоры ФПЗ показали, что численность сапрофитных организмов в донных осадках на 2 порядка выше, чем в придонном слое воды (Лебедь, 1989). Высокие величины липолитических микроорганизмов, характерные для закрытых загрязнённых бухт, а также наличие богатой аэробной и анаэробной микрофлоры, в том числе жизнеспособных бактерий указывают на интенсивность микробиологических процессов в этом регионе. Это свидетельствует о создании бескислородных зон, в которых процессы разложения ОВ значительно замедляются, что приводит к образованию анаэробных условий.

Для более эвтрофных участков крымского прибрежья численность ДВ в 2–2,5 раза выше, чем в относительно чистых районах моря (Рябушко, 2013). Нами показано, что в районе ФПЗ преобладают β-мезосапробионты – индикаторы умеренного органического загрязнения вод, что характерно для прибрежного микрофитобеноса Чёрного, Азовского и Японского морей (Рябушко, 2013; Рябушко, Бегун, 2015; Barinova et al., 2019).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Обобщены результаты инвентаризации и ревизии списка обнаруженных видов с учётом последних изменений в их номенклатуре. Видовое разнообразие микрофитобентоса ФПЗ представлено многовидовыми сообществами одноклеточных водорослей. Обнаружено 138 таксонов микроводорослей, принадлежащих к отделам Bacillariophyta – 129 таксонов (55 родов), Dinophyta – 6 (4 рода), Haptophyta, Chrysophyta и Cyanoprokaryota – по 1 виду. Наибольшее родовое обилие принадлежит 62 бентосным видам ДВ: *Diploneis* (12), *Amphora*

(10), *Navicula* (9), *Halamphora* (7), *Cocconeis*, *Lyrella*, *Nitzschia* и *Coscinodiscus* по 6 таксонов. В эпифитоне филлофор летом 1989 найдено 92 вида микроводорослей, в том числе 88 ДВ, осенью 1990 – 109 видов, 105 ДВ, в мае 1993 – 40 видов ДВ. Количество видов снижается с увеличением глубины, уменьшением освещённости и прозрачности воды в море. Эколого-флористическая характеристика флоры представлена морскими (63 %) и солоноватоводно-морскими (28 %) видами, 68 % β-мезосапробионтов. Космополиты составляют 27 %, аркто-бореально-тропические – 25 % и бореально-тропические – 21 % всех видов. Показано, что более благоприятные условия для развития микроводорослей отмечены для центральной части ФПЗ. Здесь независимо от глубины и типа субстрата преобладают жизнеспособные макро- и микроводоросли. Наибольшая встречаемость микрофитов, представленных в большинстве случаев живыми клетками, наблюдается в эпифитоне филлофор, наименьшая – в основном мёртвыми в грунтах.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ № АААА-А18-118021350003-6.

Список литературы

Беляев Б. Н. Освещённость водной толщи северо-западного шельфа Чёрного моря в районах Каркинитского залива и Филлофорного поля Зернова // Экология моря. – 1993. – Вып. 43. – С. 75–90.

Гусляков М. О. Діатомові водорості бентосу Чорного моря та суміжних водойм: автореф. дис. ... д-ра біол. наук: спец. 03.00.05 Ботаніка. – Киев: Институт ботаники им. Н.Г.Холодного НАН Украины, 2002. – 36 с.

Зайцев Ю. П., Полищук Л. Н., Настенко Е. В., Трофанчук Г. М. Сверхвысокие концентрации ночесветки *Noctiluca miliaris* Suriray в нейстали Чёрного моря // Доклады АН УССР. Серия Б. – 1988. – № 10. – С. 67–69.

Зернов С. А. Фация филлофоры (Algae Rhodophyceae) – филлофорное поле в северо-западной части Чёрного моря: Зоологическая экскурсия на параходе «Федя» 11-14 апреля 1909 // Ежегодник зоологического музея Императорской АН. – 1909. – Т. 14, № 3/4. – С. 181–191.

Калугина-Гутник А. А., Лачко О. А. Состав, распределение и запасы водорослей в районе Филлофорного поля Зернова. – В кн.: Распределение бентоса и биология донных животных в южных морях. – Киев: Наукова думка, 1966. – С. 112–131.

Калугина-Гутник А. А., Евстигнеева И. К. Пространственная структура ценопопуляций Phyllophora nervosa на Филлофорном поле Зернова летом 1989 г. // Экология моря. – 1993. – Вып. 44. – С. 64–70.

Коновалова Г. В. Динофлагелляты дальневосточных морей России и сопредельных акваторий Тихого океана. – Владивосток: Дальнаука, 1998. – 298 с.

Лебедь А. А. Микробиологическая характеристика воды и донных осадков Филлофорного поля Зернова // Экология моря. – 1989. – Вып. 31. – С. 13–16.

Миничева Г. Г. Аллометрический метод определения удельной поверхности водорослей-макрофитов // Альгология. – 1992. – Т. 2, № 4. – С. 93–96.

Миничева Г. Г. Современная морфофункциональная трансформация сообществ макрофитов Филлофорного поля Зернова // Альгология. – 2007. – Т. 17, № 2 – С. 171–190.

Морозова-Водяницкая Н. В. Филлофорное поле Зернова и причины его возникновения. Памяти академика С. А. Зернова // Труды Севастопольской биологической станции. Сборник памяти академика С.А.Зернова. – 1948. – Т. VI. – С. 216–226.

Нестерова Д. А. «Цветение» воды в северо-западной части Чёрного моря (обзор) // Альгология. – 2001. Т. 11, № 4. – С. 502–513.

Пархоменко А. В., Ковальчук Ю. В. Исследования гидрохимического режима Филлофорного поля Зернова в летний период // Экология моря. – 1993. – Вып. 43. – С. 69–75.

Прошкина-Лавренко А. И. Диатомовые водоросли бентоса Чёрного моря. – М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1963. – 243 с.

Рябушко Л. И. Видовой состав, сезонная динамика плотности и биомассы диатомовых водорослей твёрдых грунтов верхней сублиторали залива Восток Японского моря // Биология моря. – 1990. – № 5. – С. 3–11.

Рябушко Л. И. Микрофитобентос Филлофорного поля Зернова. – АН Украины. ИнБЮМ им. А. О. Ковалевского: Деп. в ВИНИТИ, 2.07.91, № 2981-В91. – Севастополь, 1991. – 28 с.

Рябушко Л. И. Потенциально опасные микроводоросли Азово-Черноморского бассейна [Ред. В. И. Рябушко]. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. – 288 с.

Рябушко Л. И. Микрофитобентос Чёрного моря [Ред. А. В. Гаевская]. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2013. – 416 с.

Рябушко Л. И., Бегун А. А. Диатомовые водоросли микрофитобентоса Японского моря. Т. 1. – Симферополь – Севастополь: Н. Оріанда, 2015. – 288 с.

Рябушко Л. И., Бегун А. А. Диатомовые водоросли микрофитобентоса Японского моря (Синопсис и Атлас). Т. 2. – Севастополь: ПК «КИА», 2016. – 324 с.

Рябушко Л. И., Бондаренко А. В., Баринова С. С. Индикаторные микроводоросли бентоса в оценке степени органического загрязнения вод на примере крымского прибрежья Азовского моря // Морской биологический журнал. – 2019. – Т. 4, № 3. – С. 69–80. DOI: 10.21072/mbj.2019.04.3.07.

Barinova S. S., Bondarenko A. V., Ryabushko L. I., Kapranov S. V. Microphytobenthos as indicator of water quality and organic pollution in the Western coastal zone of the Sea of Azov // Oceanological and Hydrobiological Studies. – 2019. – Vol. 48, no. 2. – P. 21–35. ISSN 1730-413X eISSN 1897–3191.

Hällfors G. Checklist of Baltic Sea phytoplankton species (including some heterotrophic protistan groups) // Baltic Sea Environment Proceedings. – 2004. – Vol. 95. – 210 p.

Hendey N. I. An introductory account of the smaller algae of British coastal waters. Part 5. Bacillariophyceae (Diatoms). – London, 1964. – 740 p.

Kuylenstierna M. Benthic Algal Vegetation in the Nordre Älv Estuary (Swedish West Coast): Disser. – Göteborg, Sweden. – 1989. – Vol. 1 – 244 p.

Kuylenstierna M. Benthic Algal Vegetation in the Nordre Älv Estuary (Swedish West coast). Dep. of Mar. Bot. Univ. of Göteborg-Sweden. – 1990. – Vol. 2 – 76 p.

Ryabushko L. I. Microphytobenthos of Zernov's Phyllophora Field (the Black Sea) // Ekosistemy. 2020. Iss. 23. P. 16–31.

The results of the study of the composition and ecology of microalgae in the epiphyton of 9 groups of macrophytes and different bottom substrates near the Zernov's Phyllophora field in the Black Sea during three voyages of the research vessel "Akademik Kovalevsky" in 1989, 1990, and 1993 are presented. The samples were collected using the dredger "Ocean" and the trawl "Sigsby" at 99 stations from the depths of 0.5 to 53.0 m at water temperature of 6 to 22 °C, salinity of 16.00–18.31 ‰ and water transparency on the Secchi disk of 1.5–7.5 m. The samples were examined at magnifications of 10×40×2.5 and 10×90×2.5 under the light microscope "BIOLAM L– 212". A total of 232 samples of microfitobentos were collected. The research team found species diversity of microphytobenthos represented by138 taxa of microalgae including Bacillariophyta (129 species, 55 genera), Dinophyta – 6 (4 genera), Haptophyta, Chrysophyta and Cyanoprokaryota – 1 species each. The largest genera number of diatoms belongs to 62 benthic species: *Diploneis* (12), *Amphora* (10), *Navicula* (9), *Halamphora* (7) and *Cocconeis*, *Coscinodiscus*, *Lyrella* and *Nitzschia* (6 taxa each). Eighty-eight diatom species were found in *Phyllophora* epiphyton in 1989 (summer), 105 species – in 1990 (autumn), and 40 species in 1993 (May); the general the number of registered diatom species was 17/44/24, respectively. In 1989 and 1990, 60 и 61 species were recorded in *Phyllophora crispa*, 20 and 58 were registered in *Ph. truncata*. Ecological and phytogeographic characteristics of microalgae are represented mainly by marine (63 %) and brackish-marine species (28 %). There are 28 diatom species with water saprobity indices, 68 % of which belong to *β*-mezosaprobionts – indicators of moderate organic water pollution. Cosmopolites make up 27 %, arcto-boreal-tropical – 25 % and boreal-tropical – 21 % of all species. The diatoms abundance ($3.48 \cdot 10^3$ cells•cm^{-2}) on the thallomes of *Ph. crispa* + *Ph. truncata* was observed in autumn with the dominance of *Navicula directa* ($2.19 \cdot 10^3$ cells•cm^{-2}) at the depth of 24 m, water temperature of 10.8 °C, salinity of 17.48 %, water transparency of 2.3 m, phosphates 86 and nitrates 13 μg•l^{-1}. The different aspects of research of microphytobenthos of Zernov's Phyllophora field are disscused.

Key words: microphytobenthos, microalgae, diatoms, epiphyton, macrophytes, Zernov's phyllophora field, the Black Sea.

Поступила в редакцию 20.03.20

УДК 582.736.3-028.688(470.4) **DOI 10.37279/2414-4738-2020-23-32-47**

Таксономическое разнообразие семейства Fabaceae на территории Самаро-Ульяновского Поволжья

Иванова А. В., Костина Н. В., Васюков В. М.

Самарский федеральный исследовательский центр РАН, Институт экологии Волжского бассейна РАН
Тольятти, Россия
nastia621@yandex.ru, knva2009@yandex.ru, vvasjukov@yandex.ru

Флора территории Самаро-Ульяновского Поволжья принадлежит к Fabaceae-типу (по третьему месту в семейственном спектре), имея при этом включения других типов флор локального уровня. Представляет интерес, насколько однородна видовая представленность родов семейства Fabaceae на всей изучаемой территории. В качестве исходных данных использовались 445 флористических списка, составляющих содержание базы данных FD SUR, на основании которых получены объединенные списки всех флор и их родовые и семейственные спектры. Неоднородность состава семейства Fabaceae на родовом и видовом уровнях изучалась на примере 12-ти физико-географических районов. На территории шести из этих районов выделены 15 опорных (репрезентативных) флор, списки видов сосудистых растений которых включают 700 видов и более. Площадь выявленных опорных флор составила 300–900 км^2. Общий список семейства Fabaceae на изучаемой территории насчитывает 113 видов из 23 родов. Спектр родов возглавляет род *Astragalus* L. Другими крупными родами являются *Vicia* L. и *Lathyrus* L. При рассмотрении родовых спектров этого семейства для отдельных физико-географических районов наблюдаются некоторые отличия от общей картины, что является отражением различных локальных экологических условий изучаемой территории. В отдельных случаях лидирует род *Vicia,* а *Astragalus* становится малочисленным. Род *Lathyrus* не всегда удерживает за собой третье место в спектре. Рассматриваемые опорные флоры по составу родового спектра семейства Fabaceae условно разделены на следующие группы: с численным доминированием рода *Astragalus,* с преобладанием рода *Vicia* и флоры, у которых основу состава формируют рода *Trifolium* L. и *Amoria* C. Presl. При этом первые две группы определяются многочисленностью соответствующих родов на фоне остальных, а состав последней объясняется наоборот, относительной малочисленностью родов *Astragalus* и *Vicia.* Состав и численность родов *Trifolium* и *Amoria* наиболее стабилен у всех рассмотренных флор. На территории Самаро-Ульяновского Поволжья у сосудистых растений из семейства Fabaceae единообразия в порядке ведущих родов не наблюдается.

Ключевые слова: физико-географические районы и провинции, Самаро-Ульяновское Поволжье, опорные флоры, семейство Fabaceae, спектры родов и семейств.

ВВЕДЕНИЕ

Семейство Fabaceae является крупнейшим в мировой флоре. Среди всех сосудистых растений оно является третьим по величине уступая только Orchidaceae и Asteraceae (Christenhusz, Byng, 2016). На территории Российской федерации Fabaceae занимают третье место по видовой численности после Asteraceae и Poaceae (Гельтман и др., 1998). Третье место спектра семейств определяет тип флоры, согласно которому определяется ее территориальная принадлежность к соответствующей зоне (Хохряков, 2000). Fabaceae-зона является достаточно протяженной, и большая часть Российской Федерации находится в ее пределах. Несмотря на различие природных условий обилие видового состава семейства обеспечивает многочисленность его представителей на достаточно большой территории.

Актуальность изучения представителей семейства бобовых увеличивает высокая ресурсная значимость данного таксона. Биогеографические сведения о территориальном распределении его видового и родового состава может представлять практический интерес. При этом возможно рассматривать закономерности распределения таксонов и на региональном уровне (спектр семейств), и на локальном (спектр родов самого семейства Fabaceae).

Территория Самаро-Ульяновского Поволжья принадлежит зоне бобовых (Fabaceae-зоне), при этом имея локальные вкрапления других типов флор (Иванова и др., 2016; Иванова и др.,

2017). Насколько однородна видовая представленность семейства Fabaceae на изучаемой территории нами рассмотрено при помощи спектра родов. Для решения этой задачи было выделено 15 флор, по которым проводилось сравнение.

Согласно понятиям отечественной флористики, наименьшим целостным флористическим выделом является «конкретная флора» (Толмачев, 1974). Данная структура представляет собой систему, сформировавшуюся под влиянием сходных экологических условий, и отличается от окружающих аналогов. В литературе также указывается, что конкретная флора в общем случае соответствует ландшафтному подразделению (Лукичева, Сабуров, 1969; Юрцев, Семкин, 1980). Согласно этому взгляду ландшафты рассматриваются как генетические единицы территории, т.е. территории со сходным процессом событий на протяжении геологической и климатической истории, в течение которой сформировался современный состав флоры. Используемое нами физико-географическое районирование (Физико-географическое…, 1964) учитывает ландшафтные признаки, а кроме того, охватывает изученную нами территорию целиком, что немаловажно для применения единого подхода.

На изучаемой территории каждый из 15 физико-географических районов рассматривается как условно-гомогенный природный выдел, имеющий соответствующий флористический состав. Кроме того, на территории шести районов нами исследовано 15 локальных участков, имеющих размер 300–900 км^2, на которых выявлен видовой состав сосудистых растений в объеме около 700 видов и более. Ранее нами было показано, что данный объем флористической выборки имеет основные признаки флоры (Иванова, Костина, 2016), поэтому совокупность сосудистых растений этих локальных участков будем называть опорными (репрезентативными) флорами. Для максимального обеспечения однородности условий все участки опорных флор были выбраны внутри территорий физико-географических районов, что дает возможность рассматривать их более подробно.

Цель работы – оценить разнообразие родовых спектров семейства Fabaceae, используя анализ физико-географических районов и репрезентативных выборок на территории Самаро-Ульяновского Поволжья.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Природные условия. В пределах Самаро-Ульяновского Поволжья согласно районированию (Физико-географическое…, 1964) выделяется две природные зоны: лесостепная и степная, четыре провинции и 15 физико-географических районов (рис. 1). Три физико-географические провинции расположены в зоне лесостепи: Низменного Заволжья, Высокого Заволжья и Приволжской возвышенности. Степная природная зона представлена провинцией Низменного и Сыртового Заволжья. Каждое из физико-географических подразделений (районов и провинций) имеет свои особенности рельефа, геологического строения, почв, растительности и местных климатических условий.

Территория провинции **Приволжской возвышенности** это – высокая ступенчатая равнина (плато), глубоко расчлененная речной и овражно-балочной сетью. Рельеф здесь имеет двухъярусный, а местами трехъярусный характер. Отсутствие ярусности наблюдается лишь в Средне-Свияжском и Южно-Сызранском районах. Здесь рельеф сильно сглаженный и сравнительно неглубоко расчлененный. Поверхность представляет собой возвышенную равнину (нижнее плато) с абсолютными высотами 180–220 м. Наиболее подробно нами рассмотрены районы, имеющие двухъярусный рельеф: Свияго-Усинский возвышенно-равнинный, Сызранско-Терешкинский возвышенно-равнинный и Жигулевский возвышенно-равнинный. Их территория имеет высокое плато с абсолютными отметками 280–320 м, которое может оставаться лишь в виде отдельных останцов, а низкое окаймляет его со всех сторон. Различия по высотам и геологическому строению местности обеспечивает как некоторые климатические особенности территории всей Приволжской возвышенности, так и отдельных принадлежащих ей физико-географических районов. Сильное эрозионное

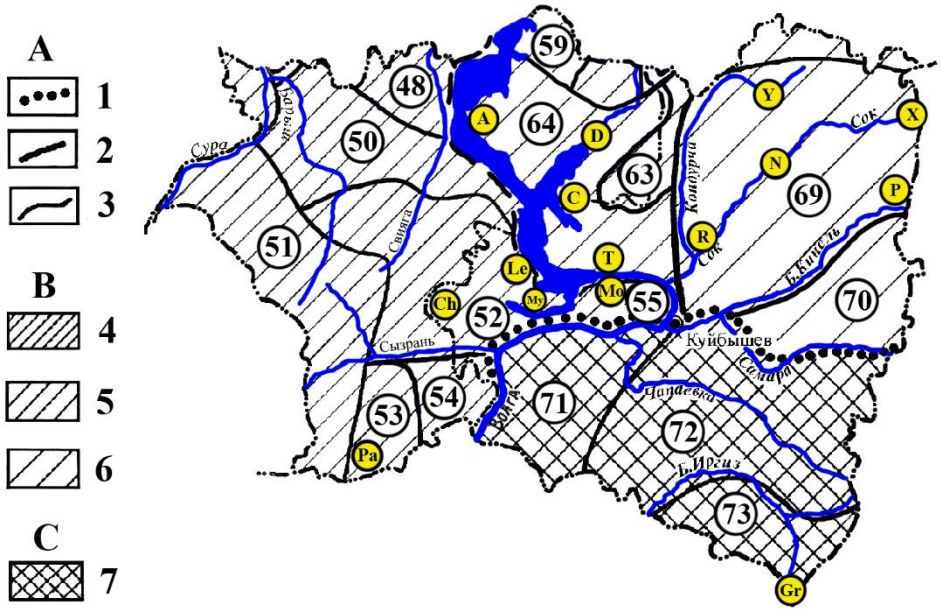


Рис. 1. Физико-географическое районирование
Самаро-Ульяновского Поволжья (Физико-географическое..., 1964)

Условные обозначения: А – границы: 1- физико-географических зон; 2 – физико-географических провинций; 3 – физико-географических районов. В – лесостепная зона: 4 – лесостепная провинция Приволжской возвышенности; 5 – лесостепная провинция Низменного Заволжья; 6 – лесостепная провинция Высокого Заволжья. С – степная зона: 7 – степная провинция Низменного и Сыртового Заволжья. Физико-географические районы: 48 – Средне-Свияжский; 50 – Корсунско-Сенгилеевский; 51 – Инзенский; 52 – Свияго-Усинский; 53 – Сызранско-Терешкинский; 54 – Южно-Сызранский; 55 – Жигулевский; 59 – Ахтай-Майнский; 63 – Кондурчинский; 64 – Мелекесско-Ставропольский; 69 – Сокский; 70 – Самаро-Кинельский; 71 – Чагринский; 72 – Сыртовый; 73 – Иргизский. X, Y, N, R, P, T, D, C, A, Gr, Pa, Ch, Le, My, Mo – месторасположения опорных флор.

расчленение обусловлено присутствием мягких пород (меловые, пески и песчаники), которые легко поддаются размыву.

Почвенный покров провинции Приволжской возвышенности представлен серыми лесными почвами, оподзоленными и выщелоченными черноземами в основном легкого механического состава. В растительном покрове преобладают лесные и степные сообщества. Среди лесов наиболее распространены лиственные (Благовещенский, 2005). Широколиственные леса представлены дубовыми и липовыми; последние наиболее характерны для Самарской Луки. Березовые и осиновые леса имеют вторичный характер и встречаются достаточно часто. Сосновые леса характерны для вершин и верхних частей склонов и имеют неширокое распространение. Пойменные леса (кустарниковые ивняки, ветлово-осокоревые, вязово-дубовые и березово-ольховые) характерны для пойм рек. Черноольховые леса встречаются по каменистому бечевнику вдоль подножья Жигулей. Степная растительность представлена луговыми степями и их псаммофитным и петрофитным вариантами, а также ковыльно-типчаковыми степями. В поймах рек и на островах развита луговая растительность.

Территория Самарской Луки, соответствующая Жигулевскому району, А. С. Захаровым (Захаров, 1971) выделяется в отдельную провинцию. Это наиболее высокая часть Приволжской возвышенности. В образовании территории Самарской Луки участвовали отложения пермской, юрской систем и неогена. Почвообразующими породами служили их делювиальные и элювиальные образования. В почвенном покрове Самарской Луки доминируют выщелоченные черноземы, значительные площади занимают типичные

черноземы. Климат Приволжской возвышенности, в том числе и Самарской Луки, по сравнению с территориями Заволжья является более холодным и влажным.

Рельеф лесостепной провинции **Низменного Заволжья** характеризуется относительной молодостью и однообразным составом пород. Это определяет здесь меньшее разнообразие морфоскульптурного орнамента. Территория провинции представляет собой современную и древнюю долину реки Волга, состоящую из поймы и трех надпойменных террас, сложенных современными и древнечетвертичными наносами. В историческом прошлом древнее русло реки Волга переместилось, оставив на своем пути разновозрастную толщу речных и озерных осадков. Низменный рельеф определяет климатическую обстановку в Заволжье, которая засушливее, чем в Предволжье. Первичный лесостепной ландшафт данной местности характеризовался наличием крупных лесных массивов с преобладанием сосняков. В настоящее время они большей частью уничтожены и заменены сельхозугодьями. Некоторая часть лесов восстановлена посадками. Весьма распространены варианты кустарниковых сообществ, образованные зарослями лоха узколистного и формирующие большие массивы. Степная растительность представлена ковыльными и разнотравно-ковыльными степями на черноземных почвах и местами кустарниковыми степями. Встречаются участки засоленных почв с галофитной растительностью. Провинция Низменного Заволжья в данной работе представлена Мелекесско-Ставропольским низменно-равнинным районом сосновых лесов на бугристых песках (Физико-географическое..., 1964).

Высокое Заволжье представляет собой возвышенную равнину, пересеченную густой сетью глубоко врезанных речных долин. Водоразделы поднимаются над долинами на 100–150 м. Поверхность территории постепенно понижается от востока к западу, в этом же направлении текут реки Сок, Кондурча, Большой Кинель и др. Для рек характерна резкая выраженность асимметрии поперечного профиля долин. В формировании современного рельефа провинции Высокого Заволжья существенную роль играют коренные пермские породы. Верхнепермские отложения татарского и казанского ярусов здесь повсюду выходят на поверхность. Сверху они прикрыты лишь тонким слоем четвертичных наносов. Из неогеновых отложений здесь встречаются акчагыльские морские глины, пески и галечники, распространенные по древним долинам рек.

Растительный покров разнообразен. Среди лесной растительности в Высоком Заволжье встречаются небольшие участки сосновых лесов. Чистые дубравы практически не встречаются. Наиболее широко распространенным типом являются кленово-липово-дубовые леса с мезофильным разнотравьем (Устинова, 1978). На месте сведенных дубрав активно восстанавливаются липовые леса с участием клена (Бирюкова и др., 1995). Местами липа может доминировать. В поймах рек встречаются пойменные леса: ивняки, тополевники и вязовники с участием клена татарского, а также березово-ольховые леса. В пойме р. Большой Кинель сохранились типичные пойменные дубравы (Плаксина, 1995). Степная растительность представлена луговыми степями и их псаммофитными и петрофитными вариантами (Саксонов и др., 2006). Присутствуют участки галофитной растительности. На территории провинции Высокого Заволжья нами рассматривается Сокский возвышенно-равнинный лесостепной район с грядово-увалистым рельефом.

Степная провинция **Низменного и Сыртового Заволжья** представлена Заволжской Сыртовой равниной. Климат здесь самый засушливый по сравнению с остальными провинциями. Годовая сумма осадков 270–400 мм, что на 100–150 мм меньше, чем в провинциях лесостепной зоны. Сыртовая степь Заволжья представляет собой обширную равнину, постепенно понижающуюся с юго-востока на северо-запад и расчлененную реками и овражно-балочной сетью на крупные плоско-выпуклые увалы-сырты. Почвенный покров представлен обыкновенными и южными, нередко карбонатными черноземами. Южнее района Большого Иргиза в почвенном покрове преобладают южные черноземы и темно-каштановые почвы. Значительное распространение имеют солонцы и солонцовые почвы. Лесная растительность встречается лишь в северной части района составе лесных колков с участием дуба, осины, липы, вяза, березы. Байрачные леса встречаются по днищам балок и другим эрозионным понижениям (Евдокимов, 1977). На юге территории леса приурочены к

долинам рек. Они представлены, в частности, пойменными дубравами. Степная растительность представлена разнотравно-типчаково-ковыльными, типчаково-ковыльными степями. В поймах рек отмечается луговая растительность. В пределах степной провинции нами более подробно рассматривается Иргизский низменно-равнинный степной район южного типа (Физико-географическое..., 1964).

Исходные данные. Данные по флоре для рассмотренных физико-географических районов Самаро-Ульяновского Поволжья представлены в виде флористических описаний (списков встреченных видов). Географическое расположение мест обследования отмечено на карте-схеме в виде точек (рис. 2). Полученные списки различаются количеством видов (30–500), фитоценотической приуроченностью (различное количество парциальных флор, описанных полно или отчасти), а также частоте наблюдения географических пунктов, в которых они составлены (одноразовые посещения, регулярные посещения в разные периоды вегетационного сезона). В состав списков были включены только фактически обнаруженные виды растений. Все флористические списки составлены по результатам полевых исследований за 2004–2019 годы и хранятся в электронной базе данных FD SUR (Аристова и др., 2018). Кроме того, использованы и опубликованные данные других авторов (Кудашкина, Корчиков, Плаксина, 2009; Корчикова, 2010; Ильина, Ильина, Волынцева, 2008 и др.) Из 15-ти физико-географических районов в данной работе нами рассматривается 12, для которых данные по числу видов с нашей точки зрения являются наиболее представительными. Флора Жигулевского физико-географического района (55, рис. 1) анализировалась по данным С. В. Саксонова (2006).

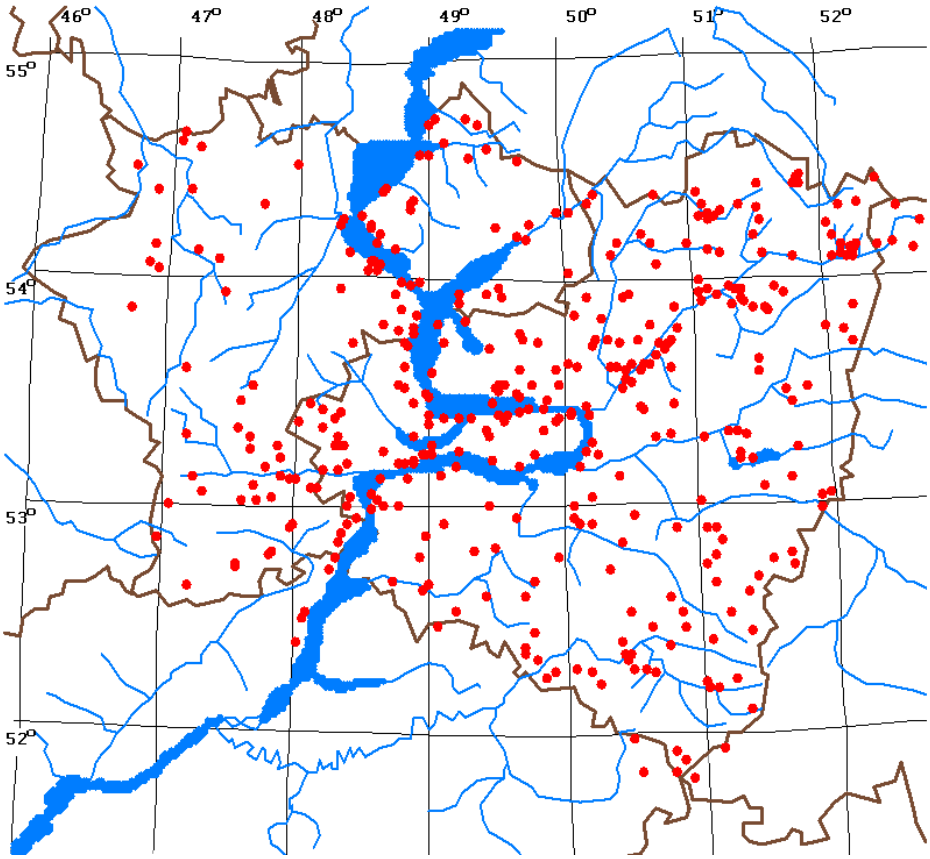


Рис. 2. Географическое расположение мест обследований на территории Самаро-Ульяновского Поволжья

Номенклатура и объемы таксонов преимущественно стандартизированы по «Plants of the World online» (http://plantsoftheworldonline.org). Сокращения авторов таксонов даны согласно «International Plant Name Index» (www.ipni.org).

Характеристика опорных флор. Отдельные физико-географические районы выделены на основе комплекса общих природных условий. Следовательно, видовой состав флоры данных территорий формируется под влиянием этих условий и отличается у каждого района определенной самобытностью. Поскольку отдельные районы отличаются неоднородностью экологических условий, то они имеют локальные флористические различия (Иванова и др., 2017). Эти различия позволяют вскрыть разнообразие флор территории.

Для более подробного изучения флористических особенностей территории внутри физико-географических районов нами выделен ряд опорных флор – локальных участков, размером от 300 до 900 км^2, что, по нашему мнению, соответствует минимальным ареалам конкретных флор на изучаемой территории. Опорные флоры разных районов значительно различаются по природным условиям, поэтому видовое богатство на единицу площади общей территории Самаро-Ульяновского Поволжья также различно: выше в Предволжье, снижается в Заволжье, особенно на территории Низменного Заволжья. В дальнейшем видовое богатство несколько увеличивается к восточной части Самарской области, что объясняется появлением отрогов Бугульминско-Белебеевской возвышенности, рассеченный рельеф которой способствует наличию большего количества экотопов по сравнению с выровненными поверхностями Низменного Заволжья. Известно, что на видовое богатство влияют как природные, так и факторы антропогенного характера. Из природных факторов нами ранее указывалось влияние степени расчленённости рельефа (Иванова, Костина, Кузнецова, 2018) и количество осадков (Шарый и др., 2019).

Антропогенное воздействие на территорию также представлено комплексом факторов. Необходимо отметить, что Самарская и Ульяновская области являются староосвоенными регионами, где естественные природные комплексы сохранились лишь в виде отдельных фрагментов. Наиболее сохранившимися участками естественной растительности являются либо территории неудобные для хозяйственного использования (например, крутые обрывистые склоны, непригодные для распашки), либо отдельные ценные квартала леса (сохраненные от вырубки). В целом ряде случаев они описаны как памятники природы или другие ООПТ, которые отмечены в составе почти каждой из флор (табл. 1). В таблице 1 указаны только те ООПТ, расположенные на территории соответствующей опорной флоры, по которым имеются данные (списки видов). Наименование памятников природы Самарской области указаны по материалам государственного кадастра (Особо охраняемые природные…, 2013), а Ульяновской области – по имеющимся литературным источникам (Особо охраняемые природные…, 1997).

Таким образом, исследованные нами опорные флоры существенно различаются не только по площади, но по числу видов (650–800). Ранее нами было показано, что такое количество видов в выборке, соответствующее определенной локальной территории, дает возможность характеризовать ее как флору в понимании А. И Толмачева (Толмачев, 1974). При этом числе видов начинают проявляться признаки, характерные для флоры данной географической местности (Иванова, Костина, 2016).

Опорные флоры, обозначенные нами на данной территории, проявляют свои собственные индивидуальные признаки, несмотря на расположение некоторых из них совместно внутри одного физико-географического района. Они различаются, в частности, по активности семейства Fabaceae, которая выражается в том, при каком количестве видов оно стабильно занимает свое третье место в спектре. Кроме того, некоторые опорные флоры демонстрируют Rosaceae-тип или Brassicaceae-тип (Иванова и др., 2017), то есть среди них наблюдается различие по данному признаку.

Обработка данных. Исходными данными для работы послужили имеющиеся 445 флористических списка по изучаемой территории (рис. 2). Используя возможности

электронный базы данных FD SUR, были сгенерированы объединенные списки для 12-ти физико-географических районов, опорных флор, а также всей территории Самаро-Ульяновского Поволжья. Список каждой опорной флоры формировался на основе 4–20 исходных списков. При помощи заложенных в базу данных алгоритмов построено соответствующее количество родовых и семейственных спектров.

Таблица 1

Характеристики опорных флор

Обозна-чение флоры	Территориальное расположение: принадлежность к физико-географическому району (№)	Наличие ООПТ, памятников природы (ПП) и других
1	2	3
T	(64) Южная часть Ставропольского муниципального района в Предволжье Самарской области, включая окрестности города Тольятти, Узюковский бор, поселок Прибрежный, село Зеленовка	ПП «Сосновый древостой»
C	(64) Северная часть Ставропольского муниципального района Самарской области, ЮЗ Мелекесского района Ульяновской, включая окрестности сел Верхний Сускан, Чувашский Сускан, Александровка, Дивный, остров Дальняя Дубрава	ПП «Вишенская степь с колонией диких пчелиных»
D	(64) Центральная часть Мелекесского муниципального района Ульяновской области, включая окрестности города Димитровград, Лебяжинское лесничество	-
A	(64) Западная часть Чердаклинского муниципального района Ульяновской области, окрестности сел Архангельское, Чердаклы, Крестово Городище	ПП «Озеро Песчаное»
R	(69) Фрагмент СВ части Красноярского муниципального района Самарской области, включая окрестности сел Малая Каменка, Лопатино, Русская Селитьба, Коммунарский	ПП «Гора Красная», ПП «Гора Лысая»
N	(69) Центральная часть Сергиевского муниципального района Самарской области, включая окрестности сел Сергиевск, Успенка, Нероновка, Калиновка, Новая Чесноковка	ПП «Гора Высокая», ПП «Серноводный шихан»
Y	(69) Территория на стыке Челно-Вершинского и Шенталинского муниципального района Самарской области, включая окрестности сел Токмакла, Красный Строитель, Крепость Кондурча, Смагино	ПП «Дубрава водоохранная», ПП «Ковыльная степь с дубравными колками», ПП «Кондурчинская лесостепь»
X	(69) Северная часть Камышлинского и южная часть Клявлинского муниципального района Самарской области, включая окрестности сел Камышла, Новое Усманово, Клявлино, Новые Сосны	ПП «Дубрава кленово-ясменниковая», ПП «Осиновый и липовый древостой», ПП «Ульяновско-Байтуганское междуречье»

Таблица 1(продолжение)

1	2	3
P	(69) Северная часть Похвистневского муниципального района Самарской области, включая окрестности посеслка Похвистнево, сел Старый Аманак, Абдул-завод, Алькино, Староганькино	ПП «Абдулзаводская дубрава», ПП «Гора Копейка», ПП «Ятманские широколиственные леса»
Gr	(73) Южная часть Большечерниговского муниципального района Самарской области, включая села Кошкин, Поляков, Полянский. Восточная часть Первомайского района Оренбургской области	ПП «Урочище Грызлы», Участок Оренбургского государственного заповедника «Таловская степь»
Pa	(53) Территория на стыке Павловского и Старокулаткинского муниципального района Ульяновской области, включая окрестности поселка Павловка, Старая Кулатка, Илюшкино, Шиковка	Государственный заказник «Старокулаткинский»
Le	(52) Центральная часть Шигонского муниципального района Самарской области, примыкающая к правому берегу реки Волга. Включает окрестности сел Левашовка, Маза, Климовка	ПП «Левашовская степь», ПП «Гурьев овраг», ПП «Меловые леса южной части Сенгилеевской возвышенности»
My	(52) Южная часть Шигонского муниципального района Самарской области Лесной массив в окрестностях сел Муранка и Львовка	ПП «Муранские озера», ПП «Муранские брусничники», ПП «Муранский бор»
Ch	(52) СЗ часть Сызранского муниципального района Самарской области, включая окрестности сел Старая Рачейка, Смолькино, Демидовка, Черемоховка	ПП «Семь ключей», ПП «Истоки реки Крымзы», ПП «Рачейчкий бор», ПП «Истоки реки Усы», ПП «Малоусинские нагорные сосняки и дубравы», ПП «Раческая тайга», ПП «Рачейские скалы», ПП «Моховое болото», ПП «Узилово болото»
Mo	(55) Фрагмент массива Жигулевских гор в окрестностях города Жигулевск Ставропольского района Самарской области Гора Могутова, гора Лысая, Морквашинско-Отважнинская долина	Фрагмент территории государственного национального парка «Самарская Лука»

Примечание к таблице. Номера физико-географических районов и обозначения опорных флор соответствуют рисунку 1.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ спектров родов. Общий видовой список семейства Fabaceae на изучаемой территории насчитывает 113 видов из 23 родов. Самым многочисленным в семействе Fabaceae является род *Astragalus* L. Численность этого семейства на 49 % определяется родами *Astragalus, Vicia* L. и *Lathyrus* L. А десять ведущих родов включают почти 80 % видового состава. Распределение первой десятки родов по числу видов показано на рисунке 3.

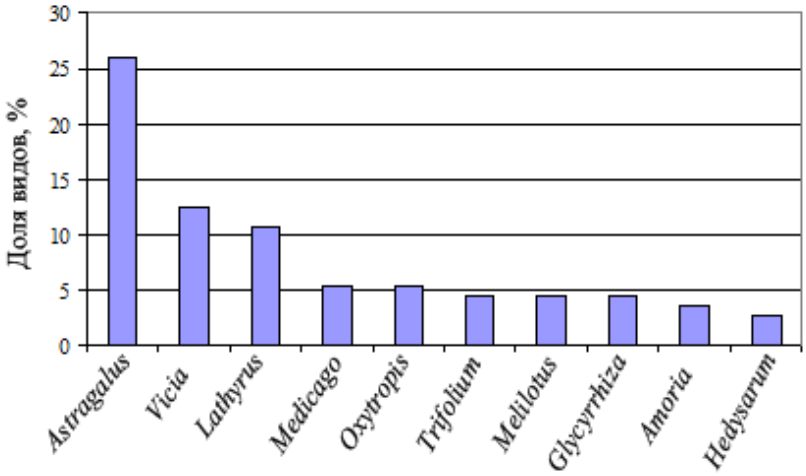


Рис. 3. Распределение видов семейства *Fabaceae* по первой десятке родов на территории Самаро-Ульяновского Поволжья

Род *Astragalus* безусловно является ведущим по численности в семействе Fabaceae на территории Самаро-Ульяновского Поволжья, а также Самарской области (Саксонов, Ильина, 2006). Однако, при рассмотрении родовых спектров этого семейства для отдельных физико-географических подразделений, можно видеть, что наблюдается своя специфика (табл. 2). Особенно отличается распределение ведущих родов у лесостепной провинции Низменного Заволжья.

Распределение видов по ведущим родам семейства Fabaceae для отдельных физико-географических районов (табл. 2) иллюстрирует смену ведущих родов: рода *Astragalus* и *Vicia* меняются местами. Род *Lathyrus* не всегда удерживает за собой третье место в спектре. Все это является отражением различных локальных экологических условий изучаемой территории.

Как отмечалось ранее, не на всей территории Самаро-Ульяновского Поволжья сохраняется Fabaceae-тип флоры. Однако это никак не связано с доминированием рода *Astragalus* внутри семейства бобовых. Такое разнообразие таксономических спектров говорит лишь о разнообразии природных условий рассматриваемых районов и в какой-то степени отражает их своеобразность.

Родовые спектры опорных флор. В отношении родового спектра семейства Fabaceae все опорные флоры можно условно разделить на две группы: с численным доминированием рода *Astragalus* («астрагальный» тип спектра) и все остальные (табл. 3). Родовой спектр семейства бобовых такого типа наблюдается у флор (N, R, Y, X, P, Pa, Le, Mo, Gr – см. рис. 1 и табл. 1), которые описаны на территориях, включающих в себя выходы кальцийсодержащих пород – известняки, мергели, мела. В составе этих флор отмечено 9–16 видов астрагалов. Кальцийсодержащие породы являются чрезвычайно благоприятным субстратом для произрастания большинства видов астрагалов (Князев, 2014). По приуроченности к субстратам они разделяются на несколько комплексов, поэтому видовой состав рода *Astragalus* этих флор не идентичен. Ряд видов встречается только в отдельных флорах: *Astragalus physocarpus* Ledeb., *A. temirensis* Popov, *A. pseudotataricus* Boriss. (флора Gr), *Astragalus ucrainicus* Popov et Klokov (флора N).

Следует отметить, что «астрагальный» тип спектра у опорных флор сочетается с присутствием представителей рода *Hedysarum* L., которые приурочены «к маломощным смытым перегнойно-карбонатным почвам на известняковых, меловых, доломитовых и

Таблица 2

Головные части родовых спектров семейства Fabaceae
физико-географических районов Самаро-Ульяновского Поволжья

№ п\п	48	50	51	52	54	55	64	69	70	71	72	73
	Общее число видов во флорах районов											
	1078	954	792	1002	766	995	1256	1170	839	828	717	757
	Тип флоры											
	Fab	***Fab***	***Fab***	***Ros***	***Fab***	***Ros***	***Ros***	***Fab***	***Fab***	***Fab***	***Fab***	***Fab***
1	***Vicia***	***Astr.***	***Astr.***	***Astr.***	***Astr.***	***Astr.***	***Vicia***	***Astr.***	***Astr.***	***Astr.***	***Astr.***	***Astr.***
2	***Astr.***	***Vicia***	***Vicia***	***Vicia***	***Vicia***	***Lath.*** ***Vicia***	***Astr.***	***Lath.***	***Vicia***	***Vicia***	***Med.***	***Vicia*** *Med.*
3	***Lath.***	***Lath.***	***Lath.***	***Lath.***	***Lath.***	*Med.* *Amor.* *Trif.*	***Lath.***	***Vicia***	*Med.*	*Med.*	***Lath.*** *Melil.*	*Amor.* *Melil.*
4	*Med.* *Trif.*	*Med.*	*Med.* *Amor.* *Trif.*	*Med.*	*Med.*	*Melil.*	*Med.*	*Med.*	***Lath.***	***Lath.*** *Amor.* *Trif.* *Melil.*	*Amor.* *Trif.*	***Lath.***
5	*Amor.* *Melil.*	*Amor.* *Trif.* *Melil.*	*Onob.*	*Amor.* *Trif.*	*Amor.* *Trif.* *Melil.*	*Oxytr.* *Hedys.* *Onob.*	*Amor.* *Trif.* *Melil.*	*Oxytr.*	*Amor.* *Trif.*	*Oxytr.*	*Vicia* *Onob.*	*Trif.* *Hedys.*

Примечание к таблице. Физико-географические районы (номера районов соответствуют рис. 1): 48 – Средне-Свияжский; 50 – Корсунско-Сенгилеевский; 51 – Инзенский; 52 – Свияго-Усинский; 54 – Южно-Сызранский; 55 – Жигулевский; 64 – Мелекесско-Ставропольский; 69 – Сокский; 70 – Самаро-Кинельский; 71 – Чагринский; 72 – Сыртовый; 73 – Иргизский. Сокращения: *Astr. – Astragalus, Lath. – Lathyrus, Trif. – Trifolium, Med. – Medicago, Amor. – Amoria, Melil. – Melilotus, Oxytr. – Oxytropis.*

мергелистых склонах» (Ильина, 2019). Таким образом, по причине общих экологических особенностей представители обоих родов – *Astragalus* и *Hedysarum* – увеличивают численность семейства бобовых во флорах, имеющих «астрагальный» спектр.

Во флорах, для которых не характерен тип спектра бобовых с доминированием рода *Astragalus*, также встречается несколько его представителей. Среди таких флор отмечается 3–7 видов астрагалов. Все они встречаются также и в составе других флор. Это виды, имеющие лесную (*Astragalus glycyphyllos* L.), лесо-луговую (*A. cicer* L., *A. danicus* Retz.) фитоценотическую приуроченность. Виды с более широкой экологической амплитудой в отношении субстрата произрастания (степи на песчаном, глинистом или каменистом субстратах) – *A. varius* S. G. Gmel. Или предпочитающие песчаные субстраты в противовес карбонатным породам – *A. arenarius* L.

Часть рассмотренных нами флор имеет Fabaceae-тип при малой численности рода *Astragalus*. В этом случае численность семейства поддерживается за счет *Vicia*, *Lathyrus*, а также совокупности остальных родов. Из них вторым (после *Astragalus*) более явным доминантом выступает род *Vicia*. Особенно отчетливо это заметно у флор Предволжья (флоры: My, Ch), где численность представителей рода наиболее высока (9–11 видов). Этот тип родового спектра семейства бобовых можно назвать «горошковым». В отличие от видового состава *Astragalus* и *Hedysarum*, представители рода *Vicia* являются мезофитами. Для них характерна приуроченность к лесным (*Vicia pisiformis* L., *V. sylvatica* L.), луговолесным (*Vicia sepium* L.) и луговым (*Vicia angustifolia* L.) сообществам. Условиями Предволжья, территория которого имеет повышенный режим увлажнения по сравнению с более засушливым Заволжьем, легко это объяснить. В степной зоне, к которой относится одна из рассмотренных флор (обозначение – Gr), численность этого рода существенно снижается.

Таблица 3

Головные части родовых спектров семейства Fabaceae
опорных (репрезентативных) флор территории Самаро-Ульяновского Поволжья

Опорная флора	***Astr.***	***Lath.***	***Vicia***	*Med.*	*Oxytr.*	***Amor.***	***Trif.***	*Hedys.*	*Onob.*	*Melil.*
	% видового вклада рода в семейство Fabaceae соответствующей флоры									
T	14,2	14,2	14,2	11,8	0	7,1	9,6	0	2,4	7,1
C	11,7	11,7	20,5	5,8	0	11,7	11,7	0	2,9	8,8
D	8,2	16,3	13,6	10,9	2,7	10,9	10,9	0	2,7	5,4
A	10,4	12,4	16,6	10,4	2,1	8,3	8,3	0	2,1	8,3
R	**27,8**	**11,1**	**11,1**	**7,4**	**3,7**	**5,6**	**7,4**	**5,6**	**1,8**	**5,6**
N	**23,7**	**9,6**	**14,3**	**9,6**	**7,9**	**6,3**	**4,7**	**4,7**	**3,2**	**4,7**
Y	**18,8**	**13,1**	**13,1**	**9,5**	**5,7**	**7,6**	**7,6**	**3,8**	**5,7**	**5,7**
X	**24,0**	**12,1**	**12,1**	**8,1**	**8,1**	**6,0**	**6,0**	**4,0**	**4,0**	**4,0**
P	**21,1**	**15,3**	**11,5**	**7,7**	**9,6**	**7,7**	**5,8**	**3,8**	**3,8**	**3,8**
Gr	**39,1**	**7,3**	**4,9**	**9,7**	**2,3**	**9,7**	**4,9**	**2,3**	**2,3**	**7,3**
Pa	**27,2**	**11,3**	**11,3**	**11,3**	**2,3**	**9,0**	**9,0**	**2,3**	**4,6**	**4,6**
Le	**26,2**	**11,5**	**13,2**	**8,2**	**3,3**	**6,5**	**6,5**	**4,8**	**3,3**	**3,3**
Mo	**18,3**	**12,1**	**16,4**	**6,2**	**2,1**	**8,1**	**8,1**	**2,1**	**2,1**	**4,1**
My	7,1	16,9	21,3	9,5	2,4	9,5	9,5	0	4,8	4,8
Ch	12,5	14,9	20,0	12,5	0	7,6	10,0	0	2,5	4,9

Примечание к таблице. Обозначения опорных флор приведены в таблице 1. Сокращения: *Astr. – Astragalus, Lath. – Lathyrus, Med. – Medicago, Oxytr. – Oxytropis, Amor. – Amoria, Trif. – Trifolium, Hedys. – Hedysarum., Onob. – Onobrychis, Melil. – Mëelilotus.*

Здесь отмечены лишь *Vicia cracca* L. и *V. tenuifolia* Roth. У ряда флор, в спектре бобовых которых доминирует род *Astragalus*, род *Vicia* является вторым по численности (флоры: N, Le, Mo).

Особую группу составляют опорные флоры, относящиеся к Низменному Заволжью. В составе некоторых флор по численности родов явным доминантом является род *Vicia* (флоры: C, A). Однако для всех флор Низменного Заволжья общим можно считать следующее. Если учитывать род *Trifolium* (в полном объеме, как он рассматривался до выделения из него рода *Amoria*), «клеверный» тип спектра к этим территориям оказывается применим. Следует отметить, что число видов в родах *Trifolium* и *Amoria* стабильно у всех рассмотренных флор. Независимо от территориальной приуроченности флор природным зонам или другим физико-географическим подразделениям, практически у всех отмечается 4 вида рода *Amoria* и 4 вида рода *Trifolium*. Таким образом, можно утверждать, что «клеверный» тип спектра бобовых какой-либо флоры территории возникает по причине малочисленности представителей других родов, а не многочисленности клеверной группы.

На рисунке 4*a* графически отражено расположение опорных флор с учетом состава их таксономических спектров, которые отражают:

- малочисленность семейства бобовых на территории провинции Низменного Заволжья, представленного Мелекесско-Ставропольским районом;
- стабильно высокую численность этого семейства, характерную для Высокого Заволжья, представленного Сокским районом;
- разнообразие видового состава бобовых опорных (репрезентативных) флор участков Приволжской возвышенности, что является следствием различных экологических условий этих участков;
- связь типов семейственного и родового спектра с геологическим строением территории (рис. 4*b*).

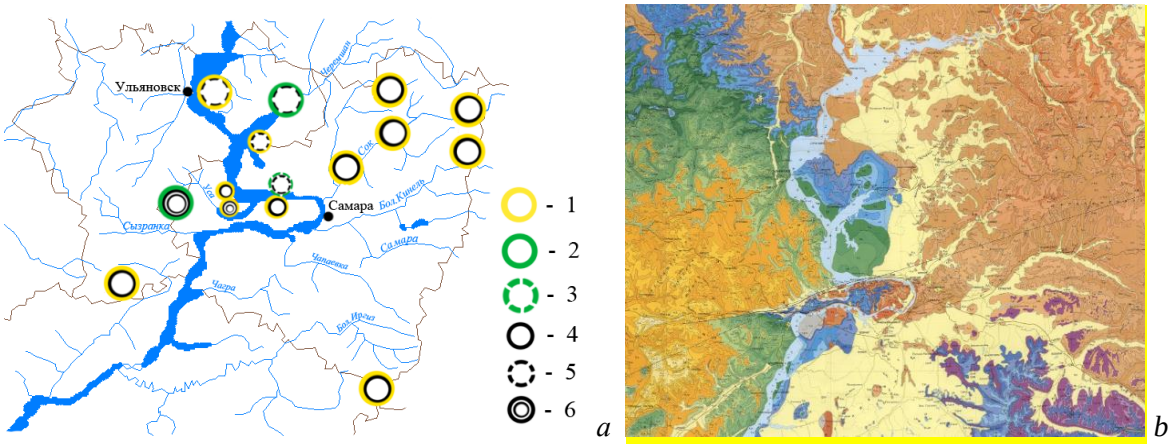


Рис. 4. Расположение изучаемых опорных флор с характеристиками их таксономических спектров (*a*) и фрагмент геологической карты России (*b*)

Типы флоры по спектру семейств: 1 – Fabaceae-тип, 2 – Rosaceae-тип, 3 – Brassicaceae-тип; типы родового спектра семейства: Fabaceae: 4 – «астрагальный», 5 – «горошковый», 6 – «клеверный». Фрагмент карты заимствован (http://www.geolkarta.ru/list_200.php?idlist=N(38)39&idlist_d=G&gen=1&g=1).

Анализ видового распределения. Из общего списка семейства Fabaceae для 32 видов не отмечено особенностей распределения по территории в зависимости от географического расположения, в том числе и принадлежности какому-либо физико-географическому району. Эти виды (*Amoria fragifera* (L.) Roskov, *Astragalus austriacus* Jacq., *A. testiculatus* Pall., *Medicago romanica* Prodan, *M. lupulina* L., *Trifolium medium* L. и др.), имеющие широкую эколого-ценотическую амплитуду, распространены повсеместно по территории Самаро-Ульяновского Поволжья.

Около 20 видов на изучаемой территории представлены единичными находками. Особенно представляют интерес находки *Astragalus arenarius* L., *A. dasyanthus* Pall., *A. pallescens* M. Bieb., *Glycyrriza hirsuta* Pall., *G. korshinskyi* Grig.и др. Среди них есть виды, основная часть ареала которых лежит за пределами Самарской и Ульяновской областей (Раков и др., 2014; Саксонов, Сенатор, 2012; Сенатор и др., 2012).

Особое внимание заслуживают виды, имеющие свои особенности распределения по территории, отражающие различия ее экологических условий. Эта группа, включающая порядка 25 видов, представляет интерес для изучения флористической неоднородности территории. Примерами могут служить представители рода *Glycyrrhiza* L., все представители которого в пределах изучаемой территории отмечены лишь в степной зоне, а также некоторые виды рода *Lathyrus.* Среди последних назовем *Lathyrus pisiformis* L., встреченную только в лесостепной зоне и *Lathyrus litvinovii* Iljin, для которой отмечено лишь три пункта произрастания в составе опорной флоры P, основной ареал этого вида на Южном Урале.

Семейство Fabaceae также содержит ряд видов адвентивной фракции. Это семейство не является их самым активным поставщиком, однако по причине многочисленности добавляет в общий список флоры ряд таксонов. Среди них 7 дополнительных родов: *Amorpha* L., *Galega* L., *Lupinus* L., *Robinia* L., *Glycine* Willd., *Pisum* L., *Trigonella* L. По характеру встречаемости и натурализации на новой территории они различаются. Процесс самостоятельного заселения экотопов антропогенного характера (обочины дорог у лесополос, заброшенные сады и парки, залежи полей и др.) наблюдался для *Amorpha fruticosa* L., *Galega orientalis* Lam. и *Robinia pseudoacacia* L. Виды *Lupinus polyphyllus* Lindl. и *Caragana arborescens* Lam. дичают реже и, в основном, сохраняются в виде посадок.

Ниже приведен список видов семейства Fabaceae для территории Самарской и Ульяновской областей.

Аборигенная фракция (87 видов):

Amoria fragifera (L.) Roskov
A. hybrida (L.) C. Presl
A. montana (L.) Soják
A. repens (L.) C. Presl
Anthyllis macrocephala Wender.
Astragalus arenarius L.
A. asper Jacq.
A. austriacus Jacq.
A. brachylobus DC.
A. cicer L.
A. cornutus Pall.
A. danicus Retz.
A. dasyanthus Pall.
A. glycyphyllos L.
A. helmii Fisch. ex DC.
A. henningii (Steven) Boriss.
A. jelenevskyi Sytin
A. macropus Bunge
A. onobrychis L.
A. pallescens M. Bieb.
A. physocarpus Ledeb.
A. pseudotataricus Boriss.
A. sareptanus A. K. Becker
A. sulcatus L.
A. temirensis Popov
A. tenuifolius L.
A. testiculatus Pall.
A. ucrainicus Popov et Klokov
A. varius S. G. Gmel.
A. wolgensis Bunge
A. zingeri Korsh.
Caragana frutex (L.) K. Koch
Chamaecytisus borysthenicus (Gruner) Klásk.
C. ruthenicus (Woł.) Klásk.
C. ssyreiszczikovii (V. I. Krecz.) Vasjukov et Tatanov
Chrysaspis aurea (Pollich) Greene
C. spadicea (L.) Greene
Coronilla varia L.
Genista tinctoria L.
Glycyrrhiza echinata L.
G. glabra L.
G. hirsuta Pall.
G. korshinskyi Grig.
Hedysarum gmelinii Ledeb.
H. grandiflorum Pall.
H. razoumovianum Fisch. et Helm ex DC.
Lathyrus lacteus (M. Bieb.) Wissjul.
L. litvinovii Iljin
L. niger (L.) Bernh.
L. pallescens (M. Bieb.) K. Koch
L. palustris L.
L. pisiformis L.
L. platyphyllus Retz.
L. pratensis L.
L. sylvestris L.
L. tuberosus L.
L. vernus (L.) Bernh.
Lotus tenuis Willd.
L. zhegulensis Klokov
Lupinaster spryginii (Belyaeva et Sipliv.) Knjaz.
Medicago cancellata M. Bieb.
M. falcata L. s.str.
M. lupulina L.
M. romanica Prodan
Melilotus albus Medik.
M. dentatus (Waldst. et Kit.) Pers.
M. officinalis (L.) Lam.
M. wolgicus Poir.
Onobrychis tanaitica Spreng.
Ononis arvensis L.
O. intermedia C. A. Mey. ex Rouy
Oxytropis baschkiriensis Knjaz.
O. floribunda (Pall.) DC.
O. hippolyti Boriss.
O. knjazevii Vasjukov
O. pilosa (L.) DC.
Trifolium alpestre L.
T. arvense L.
T. medium L.
T. pratense L.
Vicia cassubica L.
V. cracca L.
V. pisiformis L.
V. sepium L.
V. sylvatica L.
V. tenuifolia Roth
V. tetrasperma (L.) Schreb.

Адвентивная фракция (26 видов):

Amorpha fruticosa L.
Amoria ambigua (M. Bieb.) Sojak
Caragana arborescens Lam.
Chrysaspis campestris (Schreb.) Desv.
Chrysaspis dubia (Sibth.) Greene
Galega orientalis Lam.

Glycine max (L.) Merr.
Lathyrus odoratus L.
L. sativus L.
Lupinus polyphyllus Lindl.
Medicago sativa L.
M. varia Martyn
Melilotus altissimus Thuill.
Onobrychis viciifolia Scop.
Pisum arvense L.
Pisum sativum L.
Robinia pseudoacacia L.
Trifolium sativum (Schreb.) Boenn.
Trigonella orthoceras Kar. et Kir.
Vicia angustifolia L.
V. biennis L.
V. grandiflora Scop.
V. hirsuta (L.) Gray
V. sativa L.
V. segetalis Thuill.
V. villosa Roth

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Флора территории Самаро-Ульяновского Поволжья принадлежит к Fabaceae-типу (по третьему месту в семейственном спектре), имея при этом включения других типов флор. Установлена степень однородности распространения видов и родов семейства Fabaceae на всей изучаемой территории. В качестве исходных данных использовались 445 флористических списка, составляющих содержание базы данных FD SUR, на основании которых получены объединенные списки всех флор и их родовые и семейственные спектры. Неоднородность состава семейства Fabaceae на родовом и видовом уровнях изучалась на примере 12-ти физико-географических районов. На территории шести из этих районов выделены 15 опорных (репрезентативных) флор, списки видов сосудистых растений которых включают 700 видов и более. Площадь выявленных опорных флор составила 300–900 км². Общий список семейства Fabaceae на изучаемой территории насчитывает 113 видов из 23 родов. Спектр родов возглавляет род *Astragalus*. Другими крупными родами являются *Vicia* и *Lathyrus*. При рассмотрении родовых спектров этого семейства для отдельных физико-географических районов наблюдаются некоторые отличия от общей картины, что является отражением различных локальных экологических условий изучаемой территории. В отдельных случаях лидирующим становится род *Vicia*, а *Astragalus* становится малочисленным. Род *Lathyrus* не всегда удерживает за собой третье место в спектре. Рассматриваемые опорные флоры по составу родового спектра семейства Fabaceae условно разделены на следующие группы: с численным доминированием рода *Astragalus*, с преобладанием рода *Vicia* и флоры, у которых основу состава формируют рода *Trifolium* и *Amoria* При этом, первые две группы определяются многочисленностью соответствующих родов на фоне остальных, а состав последней объясняется наоборот, относительной малочисленностью родов *Astragalus* и *Vicia*. Состав и численность родов *Trifolium* и *Amoria* наиболее стабилен у всех рассмотренных флор. На территории Самаро-Ульяновского Поволжья у сосудистых растений из семейства Fabaceae единообразия в порядке ведущих родов не наблюдается.

Работа выполнена в рамках государственных заданий Института экологии Волжского бассейна РАН – филиала Самарского федерального исследовательского центра РАН: № АААА-А17-117112040039-7 и № АААА-А17-117112040040-3.

Список литературы

Аристова М. А., Розенберг Г. С., Кудинова Г. Э., Розенберг А. Г., Иванова А. В., Васюков В. М., Костина Н. В., Саксонов С. В. База данных «Флористические описания локальных участков Самарской и Ульяновской областей» (FD SUR) // Свидетельство о регистрации базы данных RUS 2018621983. 12.11.2018.

Благовещенский В. В. Растительность Приволжской возвышенности в связи с ее историей и рациональным использованием. – Ульяновск: УлГУ, – 2005. – 715 с.

Гельтман Д. В., Антонова Н. Н., Бялт В. В., Грабовская А. Е., Дорофеев В. И., Золкина Л. А., Конечная Г. Ю., Красовская Л. С., Крупкина Л. И., Левичев И. Г., Медведева Н. А., Портениер Н. Н., Соколова И. В. Состав флоры сосудистых растений Российской Федерации // Известия РАН. Серия биологическая. – 1998. – №1. – С. 93─97.

Евдокимов Л. А. Материалы к флоре байрачных лесов степного Заволжья // Морфология и динамика растительного покрова. – 1977. – Вып. 3. – С. 39-46.

Захаров А. С. Рельеф Куйбышевской области. – Куйбышев: Кн. изд-во, 1971. – 56 с.

Иванова А. В. Костина Н. В., Лысенко Т. М., Козловская О. В. Особенности флоры Мелекесско-Ставропольского физико-географического района // Самарский научный вестник. – 2017. – № 4 (21). – С. 35–40.

Иванова А. В., Костина М. А. Определение минимального числа видов для ареала-минимума конкретной флоры в условиях Самарского Заволжья (лесостепная зона) // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2016. – № 1 (13). – С. 14–22.

Иванова А. В., Костина Н. В., Кузнецова Р. С. Зависимость флористического разнообразия от ландшафтных особенностей территории на примере лесостепной зоны Самарской области // Экология и география растений и растительных сообществ: материалы IV междунар. науч. конф. (Екатеринбург, 16–19 апреля 2018 г.). – Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та; Гуманитарный ин-т, 2018. – С. 338–342.

Иванова А. В., Костина Н. В., Розенберг Г. С., Саксонов С. В. Семейственные спектры флор территории Волжского бассейна // Ботанический журнал. – 2016. – Т. 101, № 9. – С. 1042–1055.

Ильина В. Н. Редкие копеечники на Средней Волге. Биология, структура популяций и вопросы охраны. – Самара: СГСПУ, – 2019. – 164 с.

Князев М. С. Бобовые (*Fabaceae* Lindl.) Урала: видообразование, географическое распространение, историко-экологические свиты : дис. … доктора биол. наук – Екатеринбург: Бот. сад. УрО РАН, 2014. – Т. 1. – 463 с.

Кудашкина Т. А., Корчиков Е. С., Плаксина Т. И. «Гора Копейка» – уникальный памятник природы Кинельских яров (Самарская область) // Известия Самарского научного центра РАН. – 2009. – Т. 11. №1 (3). – С. 436–440.

Корчикова Т. А. Флористический состав памятника природы Абдул-Заводская дубрава (Самарская область) // Известия Самарского научного центра РАН. – 2010. – Т. 12, №1 (5). – С.1393–1397.

Ильина Н. С., Ильина В. Н., Волынцева А. Д. Изучение флоры памятника природы Успенская шишка // Вестник Самарского педагогического университета. Естественно-географический факультет. – Самара: СГПУ, – 2008. – Вып. 6: В 2 ч. Ч. 1. – С. 37–41.

Лукичева А. И., Сабуров Д. Н. Конкретная флора и флора ландшафта // Ботанический журнал. – 1969. – Т. 54, № 12. – С.1911–1920.

Особо охраняемые природные территории регионального значения Самарской области: материалы государственного кадастра / Д. В. Афанасьев, Н. В. Власова, И. В. Дюжаева и др.; сост. А. С. Паженков. – Самара: Офорт, – 2013. – 502 с.

Особо охраняемые природные территории Ульяновской области / [Под ред. В. В. Благовещенского]. – Ульяновск: Дом печати, – 1997. – 184 с.

Раков Н. С. Саксонов С. В., Сенатор С. А., Васюков В.М. Сосудистые растения Ульяновской области. Флора Волжского бассейна. Т. 2 – Тольятти: Кассандра, 2014. – 295 с.

Саксонов С. В. Самаролукский флористический феномен. – М.: Наука, 2006. – 263 с.

Саксонов С. В., Ильина В. Н. Семейство Бобовые (Fabaceae, Leguminosae) Самарской области // Известия Самарского научного центра РАН. – 2006. – Т. 8, № 2. – С. 504–521.

Саксонов С. В., Сенатор С. А. Путеводитель по Самарской флоре (1851–2011). Флора Волжского бассейна. Т. 1. – Тольятти: Кассандра, 2012. – 512 с.

Сенатор С. А., Раков Н. С., Саксонов С. В., Васюков В. М. Семейство *Fabaceae* во флоре Самарско-Ульяновского Поволжья // Репродуктивная биология, экология и география растений и сообществ Среднего Поволжья: материалы Всерос. науч. конф. (Ульяновск, 27–29 ноября 2012 г.). – Ульяновск: УлГПУ, 2012. – С. 160–164.

Саксонов С. В., Лысенко Т. М., Ильина В. Н., Конева Н. В., Лобанова А. В., Матвеев В. И., Митрошенкова А. Е., Симонова Н. И., Соловьева В. В., Ужамецкая Е. А., Юрицына Н. А. Зеленая книга Самарской области: редкие и охраняемые растительные сообщества / [Под ред. чл.-корр. РАН Г. С. Розенберга и д. б. н. С. В. Саксонова]. Самара: СамарНЦ РАН, – 2006. – 201 с.

Толмачев А. И. Введение в географию растений. – Л.: ЛГУ. – 1974. – 244 с.

Устинова А. А. Эколого-географические особенности лесных сообществ псаммофитных территорий севернее Самарской Луки // Интродукция, акклиматизация растений и окружающая среда. – 1978. – Вып. 2. – С. 56–63.

Физико-географическое районирование Среднего Поволжья / [Под ред. А. В. Ступишина]. – Казань: Изд-во Казанского ун-та, 1964. – 173 с.

Хохряков А. П. Таксономические спектры и их роль в сравнительной флористике // Ботанический журнал. – 2000. – Т. 85, № 5. – С. 1–11.

Шарый П. А., Иванова А. В., Шарая Л. С., Костина Н. В. Влияние внутригодового распределения характеристик климата на разнообразие сосудистых растений в Среднем Поволжье // Экология. – 2019. – № 3. – С. 163–171. DOI: 10.1134/S0367059719010086.

Юрцев Б. А., Семкин Б.И. Изучение конкретных и парциальных флор с помощью математических методов // Ботанический журнал. – 1980. – Т. 65, № 12. – С. 1706–1718.

Christenhusz, M. J. M.; Byng, J. W. (2016). The number of known plants species in the world and its annual increase // Phytotaxa. – 261 (3). – P. 201–217. Doi:10.11646/phytotaxa.261.3.1.

Ivanova A. V., Kostina N. V., Vasjukov V. M. Taxonomic diversity of the Fabaceae on the territory of Samara-Ulyanovsk region// Ekosistemy. 2020. Iss. 23. P. 32–47.

The flora of ϕSamara-Ulyanovsk Volga Region belongs to the Fabaceae type (the third place in the family spectrum), while having inclusions of other types of local flora. The study examines how homogeneous is the species representation of the genera of the Fabaceae family throughout the research area. The authors used 445 floristic lists from the FD SUR database as source data. Based on these lists, the authors obtained combined lists of all the floras and their generic and family spectra. The heterogeneity of the composition of the Fabaceae family at the generic and species levels was studied in 12 physical-geographical regions. The authors identified 15 reference floras in six of examined regions, where the lists of vascular plant species include 700 species. The area of the identified reference floras is 300–900 km^2. The general list of the Fabaceae family in the research area includes 113 species from 23 genera. The genus *Astragalus* L. is at the top of the genera. The other large genera are *Vicia* L. and *Lathyrus* L. The authors registered some differences from the overall picture for certain physical and geographical areas. This is the consequence of various local environmental conditions in the research area. In some cases, the genus *Vicia* becomes the most abundant, but the distribution of *Astragalus* becomes rather small. The genus *Lathyrus* does not always hold the third place in the spectrum. The considered reference floras are nominally divided into three groups according to the composition of the generic spectrum of the Fabaceae family: the flora group with numerical dominance of the genus *Astragalus*, the group with predominance of the genus *Vicia* and the group in which the genus *Trifolium* L. and *Amoria* C. Presl. form the basis of the composition. The first two groups are characterized by the multiplicity of the corresponding genera in comparison with others. On the contrary, the composition of the third group is explained by the relative paucity of genera *Astragalus* and *Vicia*. The composition and abundance of the genera *Trifolium* and *Amoria* are the most stable in all considered floras. The authors note the lack of uniformity in the order of leading genera of the Fabaceae family in Samara-Ulyanovsk Volga region.

Key words: physical-geographical regions, Samar-Ulyanovsk Volga region, reference flora, Fabaceae family, spectra of genera and families.

Поступила в редакцию 07.05.20

УДК 595:504.455-044.382(470.41)

Оценка восстановления сообществ зоопланктона озер системы Лебяжье после проведения мероприятий по экореабилитации

Деревенская О. Ю., Уразаева Н. А.

Казанский (Приволжский) федеральный университет
Казань, Россия
oderevenskaya@mail.ru

Система озер Лебяжье располагается в городе Казани на особо охраняемой природной территории местного значения «Городской лесопарк Лебяжье», ранее состояла из четырех водоемов (Малое, Большое, Светлое и Сухое Лебяжье). В 1960-х годах площадь водосбора озер сильно сократилась, что привело к снижению уровня воды, сокращению площади озер и их частичному высыханию. Был разработан и осуществлен проект экореабилитации озер, в соответствии с которым котловины озер углублены, выполнена гидроизоляция дна бентонитовыми матами, восстановлен напорный водовод. В октябре 2017 года котловины озер были заполнены водой. Вследствие проведения гидротехнического этапа работ площадь системы озер увеличилась до 36,7 га, то есть в 10,8 раз. Электропроводность воды в озерах составляла около 200 мкСм/см, соответствовала тем значениям, которые были в них ранее. Содержание кислорода на протяжении вегетационных периодов было высоким. В озерах Большое и Светлое Лебяжье его концентрация повышались до 250 % от нормального насыщения, что было связано с интенсивным «цветением» воды. В зоопланктоне озер системы Лебяжье обитает не менее 86 видов зоопланктона, из них коловраток 37 видов (43 %), ветвистоусых ракообразных – 31 (36 %), веслоногих – 18 (21 %). Численность и биомасса зоопланктона озер остаются низкими, наблюдаются их существенные колебания на протяжении вегетационного периода. Индекс сапробности на протяжении периода исследований характеризовал озера системы Лебяжье как β-мезосапробные. Величины индекса Шеннона соответствовали эвтрофным водоемам.

Ключевые слова: озеро, экореабилитация, восстановление, биоиндикация, зоопланктон,

ВВЕДЕНИЕ

В последнее время актуальной стала проблема экореабилитации загрязненных или сильно трансформированных в результате антропогенного воздействия водных объектов, наиболее остро эта проблема стоит в крупных городах.

Система озер Лебяжье располагается в городе Казани на особо охраняемой природной территории местного значения «Городской лесопарк Лебяжье». Система озер Лебяжье ранее состояла из четырех водоемов (Малое, Большое, Светлое и Сухое Лебяжье) и долгое время была популярным местом отдыха населения. В 1960-х годах площадь водосбора озера сильно сократилась, что привело к падению уровня воды. Для его поддержания в озеро с 1995 года по 2002 год подавалась вода по трубопроводу из озера Изумрудное. В 2003 году трубопровод был разобран и подача воды прекратилась. С 2008 года уровень воды в озере Малое Лебяжье искусственно поддерживался путем закачивания грунтовых вод из скважин, остальные озера системы полностью исчезли.

Для города Казани горлесопарк «Лебяжье» имеет большое рекреационное значение, здесь расположены спортивная база, дом отдыха, проводятся массовые мероприятия, спортивные соревнования и праздники. В летнее время лесопарк посещает много отдыхающих, в связи с его транспортной доступностью, живописными пейзажами и наличием водного объекта. Поэтому было принято решение о восстановлении системы озер Лебяжье.

В 2016 году ОАО «ТК «Татмелиорация» был разработан проект экореабилитации озер, осуществление которого началось весной 2017 года. Целью проекта было восстановить систему озер, увеличить ее общую площадь с 3,8 га до 36,0 га, что позволило бы улучшить экологическую ситуацию на данной территории. Согласно проекту, восстановлению

подлежали озера Большое Лебяжье и Светлое Лебяжье. В прежних границах этих озер были проведены дноуглубительные работы, в результате которых глубина увеличивалась до первоначальных значений (до 4-х метров). На дно котловин была произведена укладка гидроизоляционного экрана (бентонитовых матов) (рис. 1). Для водоснабжения озер был восстановлен напорный водовод. В октябре 2017 года котловины озер были заполнены водой из озера Изумрудное. Результаты гидрохимических исследований характеризовали воду озера Изумрудное как нейтральную, с высоким содержанием кислорода, гидрокарбонатно-кальциевым типом, электропроводностью равной 250 мкС/см, низким содержанием соединений биогенных элементов. Таким образом, был успешно осуществлен гидротехнический этап экореабилитации озер. Однако выполненные гидротехнические мероприятия еще не воссоздают экосистему. Восстановление потоков вещества и энергии, свойственных природным экосистемам – это сложный процесс, который может занять длительное время.

Рис. 1. Этапы выполнения работ по экореабилитации озер системы Лебяжье
a – углубление дна; *b* – гидроизоляция бентонитовыми матами; *c* – отсыпка слоя песка; *d* – заполнение озер водой.

Хорошими индикаторами изменений, происходящих с экосистемами, являются сообщества зоопланктона. Индексы, основанные на структурных показателях зоопланктона можно использовать как для контроля процесса эвтрофирования (Крючкова, 1987; Галковская, 1995; Андроникова, 1996) и загрязнения (Иванова, 1976; Кутикова, 1976 и др.), так и восстановления экосистем, после проведенных мероприятий по их экореабилитации (Деревенская, Мингазова, 1998; Мингазова, Деревенская, 1998).

Цель работы – оценить восстановление сообществ зоопланктона в озерах системы Лебяжье после проведения мероприятий по экореабилитации.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В 2015–2019 годах были проведены исследования озер системы Лебяжье (в 2015–2017 годах изучали только озеро Малое Лебяжье), включавшие измерения физико-химических показателей воды и отбор проб зоопланктона с периодичностью 1 раз в 12–14 дней на протяжении вегетационного периода (с мая по сентябрь) с трех станций. Содержание растворенного кислорода и температуру воды измеряли при помощи кислородомера «Марк 302 э», электропроводность – кондуктометром Hanna, pH воды – pH-метром Hanna. Точки отбора проб на озерах системы Лебяжье показаны на рисунке 2.

Рис. 2. Точки отбора проб из озер системы Лебяжье в 2018–2019 годах

Пробы зоопланктона отбирали методом водозачерпывания и одновременного отделения планктона от воды с помощью сети Апштейна. Воду из озер зачерпывали ведром на расстоянии 3–5 м от берега, процеживали через сеть Апштейна (размер ячеи – 100 мкм) в объеме 50 л, пробы фиксировались раствором формалина. Видовой состав зоопланктона выявляли при помощи определителей (Кутикова, 1970; Иванова и др., 1994; Алексеев и др., 1995, 2010). Численность и биомассу находили по стандартным гидробиологическим методикам (Методические рекомендации…, 1982). Всего за период с 2015 года по 2019 год было отобрано и обработано 111 количественных проб зоопланктона.

Уровень загрязнения озер органическими веществами находили по индексу сапробности (S) Пантле и Букка в модификации Сладечека (Sladečhek, 1973). Особенности структуры сообществ зоопланктона – по индексам видового разнообразия Шеннона (H) (Shannon, Weaver, 1949) и доминирования Симпсона (C) (Whittaker, 1965), рассчитанным по численности и биомассе зоопланктона.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Морфометрические показатели озер системы Лебяжье. Озера системы Лебяжье имеют междюнное, либо суффозинно-карстовое происхождение (Очерки…, 1957; Тайсин, 2006). Результаты исследований, выполненных в разное время, показывают изменение площадей озер, их сокращение (рис. 3). По данным 1970-х годов суммарная площадь озер составляла 42,9 га, объём воды – 586 тыс. м^3 (Озера…, 1976). В 2015 году площадь озера Малое Лебяжье, единственного, оставшегося из всей системы, составляла 3,38 га, объем водной массы – 31 тыс. м^3 (табл. 1). Таким образом, к моменту начала работ по экореабилитации, площадь озерной системы в целом сократилась почти в 13 раз (Деревенская, 2017).

Рис. 3. Изменение площади водного зеркала озер системы Лебяжье

Таблица 1

Изменение площадей озер системы Лебяжье

Озеро	Годы, площадь зеркала (га)			
	1993	2002	2015	2018
Малое Лебяжье	5,6	8,2	3,4	8,7
Большое Лебяжье	20,9	16,2	Высохло	18,7
Светлое Лебяжье	2,5	2,4	Высохло	9,3
Сухое Лебяжье	18,5	Заросло	Высохло	Не восстанавливалось
Система в целом	47,5	41,3	3,4	36,7

Примечание к таблице. В таблице использованы фондовые материалы Лаборатории оптимизации водных экосистем Казанского федерального университета.

Вследствие проведения гидротехнического этапа работ площадь системы озер увеличилась до 36,7 га, то есть в 10,8 раз (по сравнению с 2015 годом).

Физико-химические показатели воды озер системы Лебяжье. Ранее (до 2008 года) вода в озерах системы Лебяжье относилась к гидрокарбонатно-кальциевому типу, была «очень мягкая», со «средней» минерализацией. Состав воды был типичен для большинства озер Среднего Поволжья. Подача в озеро Малое Лебяжье грунтовых вод (в 2008–2017 годах) привела к увеличению минерализации воды (с 151,5 мг/л до 975,2 мг/л). Косвенно о содержании солей можно судить также по величине электропроводности воды. Если раньше ее величина в озере Малое Лебяжье составляла 121–410 мкС/см, то в 2015–2017 годах этот показатель составлял 1030–1280 мкС/см, что характеризует минерализацию как «повышенную». Содержание сульфатов ранее составляло 21,8 мг/л, в 2015 году – 513,7 мг/л, из анионов в 2015 году преобладали сульфаты (Деревенская, 2017). Таким образом, вследствие поступления в озеро Малое Лебяжье слабоминерализованных грунтовых вод (с электропроводностью около 1200 мкС/см) произошло изменение типа воды, в воде преобладали сульфаты, существенно увеличилась минерализация.

В 2018–2019 годах ситуация кардинально изменилась. Электропроводность воды в озерах Большое и Светлое Лебяжье составляла около 200 мкСм/см, то есть соответствовала тем значениям, которые были в них ранее. В озере Малое Лебяжье значения этого показателя также постепенно снизились до 200 мкСм/см. Содержание кислорода на протяжении вегетационных периодов было высоким. Причем в озере Малое Лебяжье значения были примерно на одном уровне, а в озерах Большое и Светлое повышались до 250 % от нормального насыщения, что было связано с интенсивным «цветением» воды. В озерах Большое и Светлое вспышки «цветения» воды отмечались неоднократно, сопровождались перенасыщением воды кислородом и повышением pH.

Современные исследования показывают, что при одинаковых условиях внешней среды, например, при одинаковом количестве доступных для автотрофов биогенных веществ, в озере может преобладать как фитопланктон, так и фитобентос (высшие водные растения). При высоком содержании биогенных элементов фитопланктон может быстро достигать огромных биомасс и вызывать «цветение» воды в водоеме, тем самым препятствуя развитию фитобентоса, в этом случае в мелководных водоемах формируется режим «мутной воды». Противоположным этому режиму является режим «прозрачной» воды, при котором прозрачность воды высокая и близка к глубине водоема, что создает благоприятные условия для развития донных автотрофов, которые и становятся основными продуцентами (Алимов и др., 2013).

Во вновь созданных озерах Большое и Светлое Лебяжье автотрофный компонент представлен исключительно фитопланктоном, высшая водная растительность полностью отсутствует. Поэтому биогенные элементы, содержащиеся в воде, потребляются исключительно фитопланктоном, что вызывает «цветение» воды. К примеру, в озере Малое Лебяжье «цветения» воды не возникает благодаря высокой площади зарастания и высокой прозрачности воды. Следовательно, для сдерживания роста фитопланктона в озерах Большое и Светлое Лебяжье необходимо создать биоплато из растений, как элемент биотехнической реабилитации озер. Это будет способствовать созданию и поддержанию режима «прозрачной» воды. В предшествующие годы в этих озерах системы была довольно высокая степень зарастания высшими водными растениями и «цветения» не наблюдалось.

Зоопланктон. Как показали результаты ранее проведенных исследований (Деревенская, 2003а, 2003б; Деревенская, Никитин, 2004; Деревенская, 2017), в озерах системы Лебяжье обитало 116 видов зоопланктона, из них коловраток – 60 видов (52 %), ветвистоусых ракообразных – 34 (2 9 %) и веслоногих ракообразных – 22 (19 %). В 2015–2017 годах, когда существовало только озеро Малое Лебяжье, в нем обитало 65 видов зоопланктона (табл. 2). Таким образом, в период существования только одного из озер системы, состав видов зоопланктона сократился как минимум на 35 % (Деревенская, 2017). Исследования 2018–2019 годов выявили 86 видов зоопланктона, из них коловраток 37 видов (43 %), ветвистоусых ракообразных – 31 (36 %), веслоногих – 18 (21 %).

Вышеуказанное число видов обнаруживалось за весь период наблюдений, но не все виды присутствуют в озере постоянно (или выявляются традиционными методами сбора). Ежедекадные исследования показали, что в озере Малое Лебяжье в 1995, 2000, 2003 годах встречалось 54–55 видов, в 2015–2017 годах – 43–44 вида, в 2018–2019 годах – 52 и 61 вид. В озере Большое Лебяжье исходное число видов, выявляемых в ходе ежедекадных исследований, составляло 58, а в 2018 и в 2019 годах – 50 и 43 вида соответственно. Этот же показатель в озере Светлое Лебяжье составлял 43 и 50 видов в 1995 году и 2000 году соответственно, 48 и 44 в 2018 году и 2019 году. После проведения оздоровительных мероприятий, наблюдается рост видового богатства.

Таким образом, после проведенных гидротехнических мероприятий в озерах формируются сообщества зоопланктона с относительно высоким видовым богатством, сопоставимым по числу видов с тем, что было раньше.

На протяжении период исследований изменился состав доминирующих видов зоопланктона. Так, в 2015–2017 годах в озере Малое Лебяжье по численности наиболее часто

Таблица 2

Число видов зоопланктона в озерах системы Лебяжье в разные периоды времени

Группы	Малое Лебяжье (1991, 1994, 1995, 2000, 2003)	Малое Лебяжье (2015–2017)	Малое Лебяжье (2018–2019)	Большое Лебяжье (1991, 1994, 1995, 2000)	Большое Лебяжье (2018–2019)	Светлое Лебяжье (1991, 1994, 1995, 2000)	Светлое Лебяжье (2018–2019)
Rotifera	56	34	30	43	28	40	26
Cladocera	27	21	31	26	19	26	21
Copepoda	19	10	12	14	14	13	15
Всего	102	65	73	83	61	79	62

доминировали *Brachionus calyciflorus* Pallas, 1776, *Asplanchna priodonta* Gosse, 1850, *Chydorus sphaericus* (O. F. Muller, 1785), *Keratella cochlearis* (Gosse, 1851), *Polyarthra dolichoptera* Idelson, 1925. Состав доминирующего комплекса в разные периоды образовывали от 2 до 4 видов зоопланктона. Надо отметить, что вышеперечисленные виды и до начала воздействия периодически входили в число доминирующих или субдоминирующих, но кроме них часто доминировали коловратки рода *Brachionus*, *Keratella quadrata* (Muller, 1786), *Filinia longiseta* (Ehrenberg, 1834), а также ветвистоусые ракообразные *Diaphanosoma orghidani* Negrea, 1982 и *Bosmina (B.) longirostris* (O. F. Muller, 1785) (Деревенская, 2017). В 2018–2019 годах состав доминирующих видов изменился, помимо *A. priodonta* и *K. cochlearis* в состав доминирующих видов входили и ракообразные *B. longirostris*, *Thermocyclops oithonoides* (Sars, 1863), *Mesocyclops leucarti* (Claus, 1857). По биомассе в 2015–2017 годах и 2018 году доминировали одни и те же виды: *A. priodonta*, *T. oithonoides*, *C. sphaericus*.

В озерах Большое Лебяжье и Светлое Лебяжье в 2018 году наблюдалась частая смена преобладающих по численности видов при доминировании комплекса из 1–3 видов. В озере Большое Лебяжье в 2018 году по биомассе наиболее часто доминировали *Eudiaptomus gracilis* (Sars, 1863) и *Daphnia (Daphnia) longispina* O. F. Muller, 1785, в 2019 году по численности доминировали *F. longiseta*, *K. cochlearis*, *E. gracilis*, по биомассе – *E. gracilis*. В озере Светлое Лебяжье в 2019 году также как и в 2018 году наблюдалась частая смена доминирующих видов по численности. По биомассе в 2018 году в этом озере доминировала *Daphnia (Daphnia) galeata* G. O. Sars, 1864, в 2019 году – *E. gracilis*.

Важной характеристикой планктонного сообщества являются величины численности и биомассы. В 1994–1995 годах зоопланктон озера Малое Лебяжье характеризовался довольно высокими значениями численности и биомассы. По биомассе, в соответствии с классификацией С. П. Китаева (1984), водоем относился к β-мезотрофным или α-эвтрофным, что, обычно характерно для природных водоемов нашего региона (Деревенская, 2017). В 2015–2017 годах (рис. 4) численность и биомасса зоопланктона были чрезвычайно низкими. Индивидуальная масса организмов составляла в среднем 0,003±0,0004 мг, что соответствует высокотрофным водоемам (Крючкова, 1987). В 2018–2019 годах численность увеличилась в 2–3 раза. Однако, для сообщества стали характерны периодические увеличения численности одного из видов зоопланктона, вызывающие рост числа пиков на протяжении вегетационного периода (рис. 4). Средняя индивидуальная масса зоопланктера увеличилась до 0,0049±0,0005 мг.

В озере Большое Лебяжье, также как и в озере Малое Лебяжье наиболее высокие количественные показатели были в 1995 году (рис. 5). В 2018–2019 годах средняя за вегетационный период численность составляла 104,4±29,1 и 110,6±58,4 тыс. экз./м^3 соответственно, биомасса – 0,66±0,18 и 0,26±0,06 г/м^3 соответственно. Из таксономических

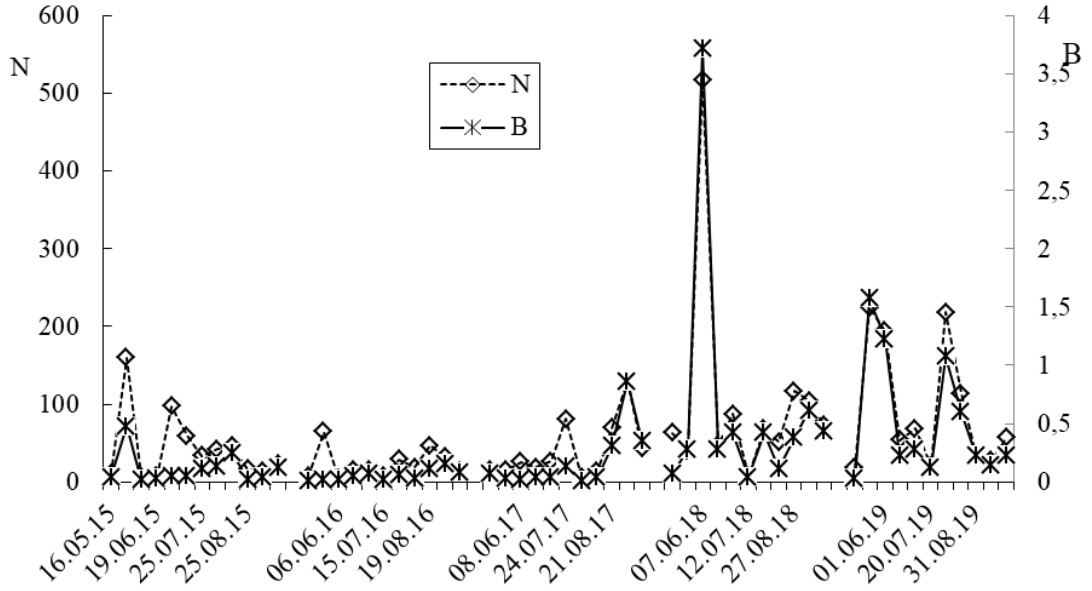


Рис. 4. Динамика численности (N, тыс. экз./м^3) и биомассы (B, г/м^3) зоопланктона озера Малое Лебяжье

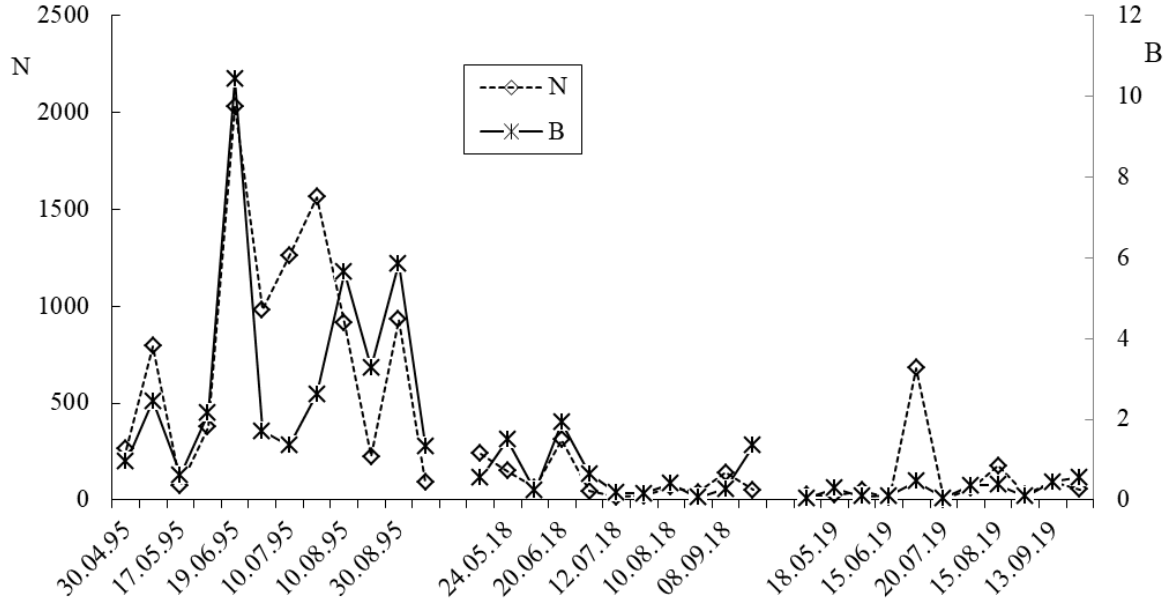


Рис. 5. Динамика численности (N, тыс. экз./м^3) и биомассы (B, г/м^3) зоопланктона озера Большое Лебяжье

групп зоопланктона по численности преобладали коловратки и веслоногие ракообразные, по биомассе – веслоногие ракообразные. Средняя индивидуальная масса зоопланктера составляла 0,0081±0,002 мг и 0,0056±0,001 мг в 2018 году и 2019 году соответственно.

В озере Светлое Лебяжье в 2018 году численность зоопланктона составляла 104,9±41,2 тыс. экз/м^3 при биомассе 1,57±1,31 г/м^3. Однако, на протяжении всего вегетационного периода количественные показатели зоопланктона были довольно низкими, за исключением одной

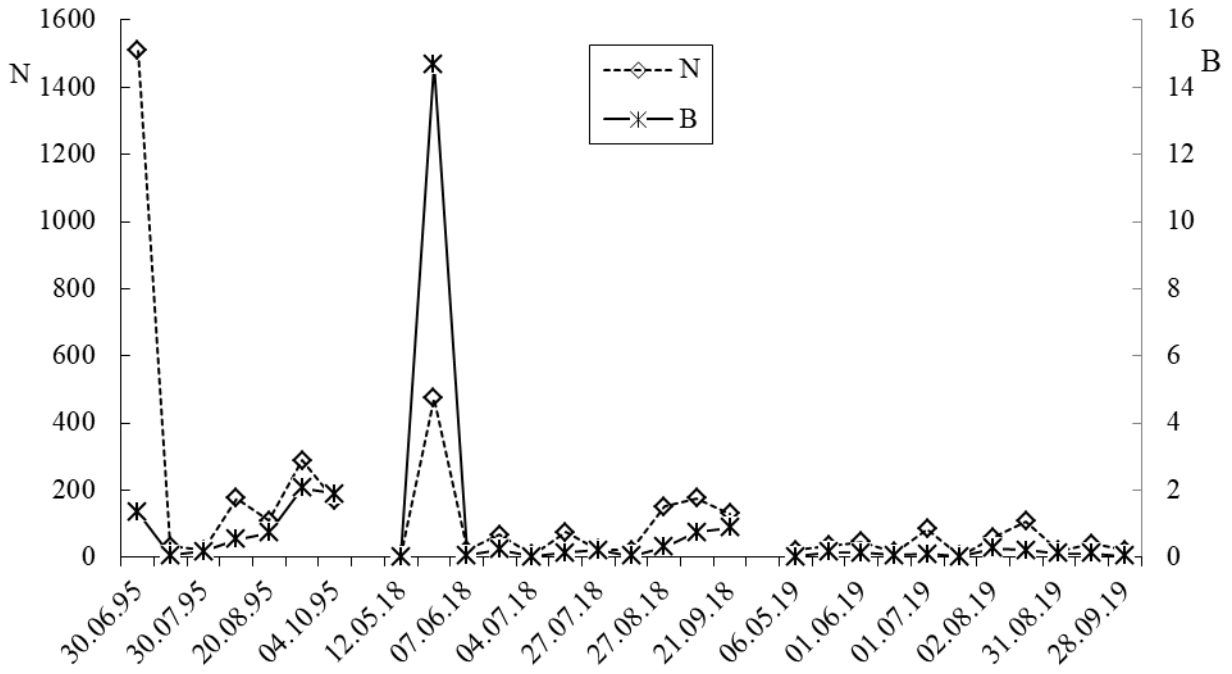


Рис. 6. Динамика численности (N, тыс. экз./м^3) и биомассы (B, г/м^3) зоопланктона озера Светлое Лебяжье

даты – 24 мая, когда наблюдалось массовое развитие *Bosmina (E.) ct. coregoni* Baird, 1857. Численность этих рачков составляла 453,1 тыс. экз/м^3, а биомасса – 14,3 г/м^3 (рис. 6). В 2019 году средняя численность зоопланктона составляла 41,8±9,55 тыс. экз./м^3, а биомасса – 0,12±0,02 г/м^3. Из таксономических групп зоопланктона преобладали веслоногие ракообразные.

Таким образом, численность и биомасса зоопланктона озер остаются низкими. Сдерживают развитие зоопланктона «цветение» воды, изменение pH воды до щелочной. На протяжении вегетационного периода отмечается несколько пиков численности и биомассы зоопланктона, что не характерно для природных водоемов.

Индекс сапробности (S) на протяжении периода исследований характеризовал озера системы Лебяжье как β-мезосапробные (III класс качества вод (табл. 3–4).

Индекс видового разнообразия Шеннона характеризует выравненность структуры сообщества. В озере Малое Лебяжье значения этого индекса, рассчитанные по численности (Hn), были относительно высокими на протяжении всего периода исследований, наибольшие значения отмечались в 2019 году, составляли 2,78±0,19, что характеризует сообщество как относительно выравненное. Значения индекса, рассчитанные по биомассе (Hb) существенно ниже, что связано с большой разницей в индивидуальных весах разных видов зоопланктона. По величине индекса Шеннона, в соответствии с классификацией И. Н. Андрониковой (Андроникова, 1996), водоем соответствует мезотрофным–эвтрофным. Об отсутствии концентрации доминирования говорят и значения индекса Симпсона, рассчитанные по численности (Cn), доминирующий комплекс образует достаточно большое число видов (за исключением 1995 г.). Значения индекса, рассчитанные по биомассе (Cb) ниже, что связано с разницей в индивидуальной массе преобладающих видов зоопланктона.

В озерах Большое и Светлое Лебяжье значения индекса Шеннона были ниже, чем в озере Малое Лебяжье. Особенно низкими значения индексов Шеннона и Симпсона были в 2018 году, когда еще только происходило формирование сообщества, постепенно складывающегося из набора случайных видов (табл. 3). В 2019 году значения биотических индексов увеличились. Величины индекса Шеннона соответствовали эвтрофным водоемам.

Таблица 3

Значения индексов сапробности (S), Шеннона (H) и Симпсона (C), рассчитанные по величинам численности и биомассы зоопланктона озера Малое Лебяжье в разные годы

Индексы	1995	2015	2016	2017	2018	2019
S	1,79±0,05	1,6±0,03	1,61±0,049	1,7±0,035	1,62±0,06	1,53±0,03
Hn	1,99±0,21	2,65±0,19	2,65±0,15	2,4±0,16	2,40±0,27	2,78±0,19
Hb	1,63±0,19	2,12±0,3	2,2±0,23	1,89±0,19	1,99±0,21	2,60±0,15
Cn	0,59±0,06	0,74±0,05	0,77±0,03	0,71±0,036	0,67±0,07	0,77±0,04
Cb	0,51±0,06	0,5±0,06	0,65±0,05	0,59±0,05	0,63±0,07	0,75±0,03

Таблица 4

Значения индексов сапробности (S), Шеннона (H) и Симпсона (C), рассчитанные по величинам численности и биомассы зоопланктона озер Большое и Светлое Лебяжье в разные годы

Индексы	Большое Лебяжье			Светлое Лебяжье		
	1995	2018	2019	1995	2018	2019
S	1,82±0,04	1,53±0,05	1,54±0,06	1,74±0,06	1,44±0,05	1,59±0,04
Hn	2,37±0,16	1,83±0,17	2,37±0,25	2,55±0,16	1,74±0,26	2,42±0,23
Hb	2,07±0,12	1,61±0,22	1,56±0,22	2,11±0,13	1,69±0,26	2,00±0,23
Cn	0,67±0,04	0,58±0,06	0,70±0,07	0,73±0,03	0,54±0,08	0,71±0,06
Cb	0,60±0,04	0,54±0,06	0,50±0,08	0,65±0,04	0,56±0,08	0,63±0,07

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Вследствие осуществления гидротехнического этапа работ по экореабилитации озер системы Лебяжье были успешно воссозданы и заполнены водой близкой по составу к той, которая была в этих озерах ранее, котловины озер Большое и Светлое Лебяжье. Площадь системы озер увеличилась с 3,4 га до 36,7 га, то есть в 10,8 раз. В озере Малое Лебяжье снизилась минерализация воды (по сравнению с 2015–2017 годами). В первые годы существования озер Светлое и, особенно, Большое Лебяжье, в них наблюдались вспышки «цветения» воды фитопланктоном, следствием которых было повышение pH воды до 10 ед., перенасыщение воды кислородом (до 250 %).

В современный период в системе озер Лебяжье обитает не менее 86 видов зоопланктона, из них коловраток 37 видов (43 %), ветвистоусых ракообразных – 31 (36 %), веслоногих – 18 (21 %). Преобладают по числу видов коловратки. Таким образом, в озерах образовались сообщества зоопланктона с относительно высоким видовым богатством, что указывает на успешное их заселение зоопланктоном.

Численность и биомасса зоопланктона озер остаются низкими, наблюдаются их существенные колебания на протяжении вегетационного периода. «Цветение» воды фитопланктоном и сопровождающие его изменения физико-химических показателей воды, может оказывать угнетающее действие на зоопланктон. Все вместе говорит о неустойчивости формирующегося сообщества.

Индекс сапробности на протяжении периода исследований характеризовал озера системы Лебяжье как β-мезосапробные. Класс качества вод – III. Величины индекса Шеннона соответствовали эвтрофным водоемам.

Благодарности. Авторы выражают признательность зав. каф. Природообустройства и водопользования Казанского федерального университета, профессору, д. б. н. Н. М. Мингазовой за оказание консультативной помощи при проведении исследований.

Список литературы

Алексеев В. Р., Василенко С. В., Глаголев С. М., Добрынина Т. И., Коровчинский Н. М., Котов А. А., Курашов Е. А., Орлова-Беньковская М. Я., Ривьер И. К., Смирнов Н. Н., Старобогатов Я. И., Степанова Л. А., Фильчаков В. А. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 2. Ракообразные. – СПб. : Зоологический институт РАН, 1995. – 628 с.

Алексеев В. Р., Глаголев С. М., Добрынина Т.И., Котов А. А., Кутикова Л. А., Мазей Ю. А., Малявин С. А., Наумова Е. Ю., Синев А. Ю., Смирнов Н. Н., Степанова Л. А., Стойко Т. Г., Сухих Н. М., Телеш И. В., Фефилова Е. Б., Фильчаков В. А. Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 1. Зоопланктон. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. – 495 с.

Алимов А. Ф., Богатов В. В., Голубков С. М. Продукционная гидробиология. Москва: Наука, 2013. – 339 с.

Андроникова И. Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем разных трофических типов. – СПб. : Наука, 1996. – 189 с.

Галковская Г. А. Междисциплинарные отношения и проблемы устойчивости планктонных сообществ // Гидробиологический журнал. – 1995. – Т. 31, № 4. – С. 3–10.

Деревенская О. Ю. Мониторинг экологического состояния озер системы Лебяжье по показателям зоопланктона // Вестник Татарстанского отделения Российской экологической академии. – 2003*a* – 2. – С. 18–21.

Деревенская О. Ю. Характеристика сообществ зоопланктона водных объектов г. Казани // Вестник Татарстанского отделения Российской экологической академии. – 2003*b* – 4. – С. 16–19.

Деревенская О. Ю. Сообщество зоопланктона озера Лебяжье (г. Казань) в изменяющихся условиях // Ученые записки Казанского университета. Серия естественные науки. – 2017. – Т. 159, кн. 1. – С. 108–121.

Деревенская О. Ю., Мингазова Н. М. Сообщества зоопланктона озер при их загрязнении и восстановлении // Гидробиологический журнал. – 1998. – Т. 34, № 4. – С. 50–55.

Деревенская О. Ю., Никитин О. В. Показатели зоопланктона в биоиндикации состояния озер Средний Кабан и Малое Лебяжье // Вестник Татарстанского отделения Российской экологической академии. – 2004. – 2. – С. 10–14.

Иванова Л. В., Степаньянц С. Д., Рогозин А. Г., Кутикова Л. А., Цалолихин С. Я., Спиридонов С. Э., Финогенова Н. П., Полякова Е. А., Гонтарь В. И., Туманов Д. В. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 1. Низшие беспозвоночные. – СПб. : Зоологический институт РАН, 1994. – 396 с.

Иванова М. Б. Влияние загрязнения на планктонных ракообразных и возможность их использования для определения степени загрязнения рек // Методы биологического анализа пресных вод. – Л.: Зоологический институт АН СССР, 1976. – С. 68–80.

Крючкова Н. М. Структура сообщества зоопланктона в водоемах разного типа // Продукционно-гидробиологические исследования водных экосистем. – Л.: Наука, 1987. – С. 184–198.

Кутикова Л. А. Коловратки фауны СССР (Rotatoria). Подкласс Eurotatoria (отряды Ploimida, Monimotrochida, Paedotrochida). – Л.: Наука, 1970. – 744 с.

Кутикова Л. А. Коловратки речного планктона как показатели качества воды // Методы биологического анализа пресных вод. – Л.: Зоологический институт АН СССР, 1976. – С. 80–90.

Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция. – Л.: Зоологический институт АН СССР – ГосНИОРХ, 1982. – 33 с.

Мингазова Н. М., Деревенская О. Ю. Концепция и методология восстановления малых озер // Гидробиологический журнал. – 1998. – Т. 34, № 5. – С. 22–31.

Озера Среднего Поволжья. – Л.: Изд-во «Наука», 1976. – 236 с.

Очерки по географии Татарии. – Казань: Таткнигоиздат, 1957. – 357 с.

Тайсин А. С. Озера Приказанского района их современные природные и антропогенные изменения. – Казань: Изд-во ТГГПУ, 2006. – 167 с.

Shannon C. E., Weaver W. The mathematical theory of communication. – Urbana, Univ. Illinois Press, 1949. –117 p.

Sladečhek V. System of water quality from biological point of view. Egetnisse der Limnologie. – 1973. – 7. – 218 p.

Whittaker R. H. Dominance and diversity in land plant communities // Science. – 1965. – **147**, 3655. – P. 250–260.

Derevenskaya O. Y., Urazaeva N. A. Assessment of the recovery of zooplankton communities in the Lebyazhye lakes after eco-rehabilitation measures // Ekosistemy. 2020. Iss. 23. P. 48–58.

Lakes of the Lebyazhye system are located in the city of Kazan in the protected area “City Forest Park Lebyazhye”. Previously, the system of lakes consisted of four reservoirs (Small, Big, Light and Dry Lebyazhye). In 1960s, the catchment area of lakes was greatly reduced and it led to a decrease in water level, reduction of lakes area and their partial drying out. A project of lake eco-rehabilitation was designed and implemented, according to which the lake basins were deepened, the bottoms were waterproofed with bentonite mats, and the pressure water pipeline was restored. In October 2017, the lake basins were filled with water. Due to the hydrotechnical stage of work, the area of the lake system increased 10.8 times and covered 36.7 hectares. Now, the electrical conductivity of water in the lakes is about 200 μS/cm corresponding to the values that lakes water has had before. During the vegetation season the oxygen content is high. In Lakes Bolshoye and Svetlye Lebyazhye, its concentration increases to 250 % of normal saturation, which is associated with intensive "blooming" of water. The Lebyazhye lakes system is home to at least 86 zooplankton species, including 37 rotifers (43 %), 31 branched crustaceans (36 %), and 18 copepods (21 %). The abundance and biomass of the zooplankton of the lakes remain low; their significant fluctuations are observed during the vegetation season. The lakes of the Lebyazhye system are characterized as β-mesosaprobic according to the saprobity index. The values of the Shannon index corresponded to eutrophic water bodies.

Key words: zooplankton, lake, eco-rehabilitation, bioindication, restoration.

Поступила в редакцию 14.05.20

УДК 556.531(470.56):574.58:504

Межсезонная динамика гидрохимических и гидробиологических показателей минерализованной реки Тузлукколь (Оренбургская область) под влиянием природных и антропогенных факторов

Шайхутдинова А. А.

Оренбургский государственный университет
Оренбург, Россия
varvarushka@yandex.ru

Река Тузлукколь (Беляевский район, Оренбургская область) является равнинной рекой с градиентом минерализации от 0,09 ‰ на пресном участке до 41,9 ‰ на солёном. Проведена оценка и анализ ежедекадной динамики некоторых гидрохимических показателей (водородный показатель, минерализация воды, содержание растворённого кислорода) и сезонная динамика химического состава в пределах солёного участка реки – памятника природы регионального значения «Тузлуккольские грязи». Впервые проведены исследования ежедекадной динамики численности и биомассы макрозообентоса под влиянием природных и антропогенных (интенсивный туризм) факторов в пределах памятника природы. Показано, что изучаемые воды относятся к хлоридно-натриевому типу с изменяющимся уровнем минерализации: от олигогалинных – в апреле и октябре, до эугалинных и гипергалинных – с середины июля до середины сентября. Установлено, что по численности и биомассе доминируют галофильные личинки *Chironomus salinarius*, для которых содержание растворённого кислорода в придонном горизонте водоёма не является средообразующим фактором. Единично в составе бентоценозов отмечены: *Microchironomus deribae* (Diptera: Chironomidae), *Ephydra pseudomurina* (Diptera: Ephydridae), *Sigara assimilis*, *Sigara* sp. (Insecta: Heteroptera), *Berosus (Enoplurus) spinosus* (Insecta: Coleoptera). Показано, что нестабильность грунтов в период интенсивного туризма ведёт к снижению численности, биомассы и удельной продукции беспозвоночных в 10,4, 7,6 и 3,9 раза соответственно.

Ключевые слова: минерализованная река, Тузлуккольские грязи, биологическое разнообразие, структура бентоценоза, динамика.

ВВЕДЕНИЕ

Солёные реки являются достаточно редкими типами гидроэкосистем в аридной зоне юга России. Минерализованные гидроэкосистемы имеют специфические особенности функционирования биоты, связанные с воздействием природных и антропогенных факторов (Boyle, Fraleigh, 2003; Nielsen, Brock, Rees, Baldwin, 2003; Gallardo, Dolédec, Paillex, Arscott, Sheldon, Zilli, Mérigoux, Castella, Comín, 2014). Снижение количества видов, биологического разнообразия и структурные изменения сообществ бентоса с увеличением уровня минерализации воды характерны для солёных водоёмов и водотоков разных регионов мира (Шадрин, 2013; Williams, 1987; Williams, 1998; Metzeling, Doeg, O'Connor, 1995; Halse, Pearson, McRae, Shiel, 2000; Nielsen, Brock, Rees, Baldwin, 2003). Вместе с тем, практически не изученными остаются солёные реки, хотя мезо- и гипергалинные речные системы представляют значительный интерес в плане динамики изменений гидрохимических и гидробиологических показателей.

На территории Оренбургской области протекает малая река Тузлукколь, которая характеризуется градиентом минерализации. Уникальность реки Тузлукколь состоит в наличии солёного участка, который, с одной стороны, является источником образования органоминеральной грязи, обладающей высокой бальнеологической ценностью, а с другой – формирует специфическую адаптивную зону, которую населяют макробеспозвоночные с высокой способностью к осморегуляции (Cañedo-Argüelles, Kefford, Piscart, Prat, Schäfer, Schulz, 2013).

Наиболее распространённой и приспособленной к обитанию в минерализованных поверхностных водных объектах группой донных беспозвоночных являются хирономиды. Однако интерес представляет изменение гидрохимических показателей воды в условиях повышенной солёности, а также влияние туризма на продукционные характеристики хирономид. Поэтому целью исследования является изучение межсезонной динамики гидрохимических показателей в минерализованной реке Тузлукколь под влиянием природных и антропогенных (интенсивный туризм) факторов среды и их воздействия на состав и структуру сообществ макрозообентоса.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Отбор качественных и количественных образцов грунта производили ежедекадно с апреля по октябрь 2018 года в медиали реки Тузлукколь на двух биотопически сходных станциях в пределах памятника природы регионального значения «Тузлуккольские грязи» (табл. 1). На станции 1 отмечался интенсивный туризм в летний период года, станция 2 располагается ниже по течению реки Тузлукколь, купание здесь не осуществлялось.

Таблица 1

Местоположение станций отбора проб на реке Тузлукколь в пределах памятника природы регионального значения «Тузлуккольские грязи»

№ станции отбора проб	Координаты	Удаленность от истока, км	Глубина в месте отбора проб, м	Ширина реки, м	Скорость течения, м/с	Характер грунта	Антропогенная нагрузка
1	51°28'66'' с. ш., 56°60'36'' в. д.	10	0,4	22,5	0,01	Илистый с большим количеством растительных остатков	+
2	51°28'83'' с. ш., 56°60'44'' в. д.	11	0,5	17,0	0,01		–

Отбор образцов бентоса с илистых грунтов производили автоматическим коробчатым дночерпателем ДАК-100 на стальном тросе с площадью захвата 1/100 м^2 в трёхкратной повторности с последующим пересчётом отобранных организмов на 1 м^2. Отбор, фиксирование и обработку бентосных проб проводили по действующим гидробиологическим методикам (Абакумов, 1983). Бентос изучали в фиксированном состоянии с использованием световых микроскопов МБС-2 и Standart-25 (Carl Zeiss). Для определения постоянного веса личинок выдерживали в 4 %-ом растворе формальдегида в течение трёх месяцев, обсушивали на фильтровальной бумаге до исчезновения влажного пятна, измеряли и взвешивали на аналитических весах HR-100AZG (Головатюк, Зинченко, 2015). Всего собрано и обработано 40 проб.

Продукционные показатели *Chironomus salinarius* рассчитывали с использованием литературных данных (Голубков, 2000; Балушкина и др., 2007) и данных, полученных в результате проведённого исследования. Суточную продукцию личинок (*P*, мг/м^2×сут.) рассчитывали по уравнению, описывающему зависимость скорости роста от массы тела

(Балушкина и др., 2007) для хирономид гипергапинных озёр Крыма, и их средней численности:

$$P = (0{,}08W^{1{,}071})N\ ,$$

где: W – средняя масса тела личинок хирономид, мг; N – средняя численность, экз./м^2.

В ходе экспедиционных исследований также были выполнены измерения глубины, ширины, скорости течения и температуры воды в реке. В точках отбора проб с помощью полевых аналитических приборов (МАРК-302М, МАРК 901, МАРК-603/1) проведены измерения общей минерализации, pH воды, содержания растворённого кислорода. Отбор проб воды для определения ионного состава и концентрации биогенных веществ выполняли в мае и октябре 2018 года и анализировали на базе аккредитованной лаборатории ФГБУ Центр агрохимической службы «Оренбургский» (г. Оренбург).

Характеристика района исследований. Река Тузлукколь (Беляевский район, Оренбургская область) – типичная равнинная река протяжённостью 20 км. Источником реки является родник Кайнар, который располагается на участке «Буртинская степь» государственного заповедника «Оренбургский». Устье находится на 1500 км по левому берегу реки Урал (Чибилёв, Павлейчик, Чибилёв, 2009).

Ширина русла реки равна 0,5 м в истоке и 25 м в устье. Средняя ширина составляет 5–10 м. Глубина реки изменяется от 0,1 м на перекатах до 3,5 м на плёсах. Площадь водосбора около 2000 км^2.

Водосборная площадь реки расположена в зоне недостаточного увлажнения. Средняя годовая сумма осадков составляет 250–390 мм, а интенсивность испарения в летнее время достигает 850 мм (Нестеренко, Нестеренко, 2016).

На 9,5 км от истока река Тузлукколь пересекает Тузлуккольский соляный купол (Чибилёв, Павлейчик, Чибилёв, 2009), где наблюдаются выходы родниковых вод (минерализация до 28,9 ‰) и выбурены две самоизливающиеся скважины в послевоенные годы XX века (минерализация 37,9 ‰ и 177,9 ‰), воды из которых поступают в реку и изменяют её уровень минерализации. В результате в долине реки сформировался заболоченный солончаковый участок, обусловивший формирование гидроморфного засоленного урочища (Шайхутдинова, Немцева, 2018). 21 мая 1998 года данная территория была объявлена памятником природы регионального значения «Тузлуккольские грязи» (Распоряжение главы…, 1998; Постановление правительства…, 2015).

Температура воды в реке в пределах памятника природы в течение года колебалась от 4 °С в апреле и октябре до 29 °С в августе.

Исследуемый биотоп в пределах Тузлуккольских грязей представлен чёрными илами – гомогенный мелкодисперсный ил с достаточно большим количеством слаборазложившейся растительности и запахом сероводорода.

В пределах памятника природы берега и сама река Тузлукколь являются рекреационным объектом. В летний период на территории Тузлуккольских грязей одновременно может пребывать более 100 человек, которые принимают минерально-грязевые ванны в лечебных целях.

В виду небольшой площади и расположении на освоенной территории реку Тузлукколь можно отнести к социально-экологической системе, экологическое состояние и устойчивость которой сильно зависит от людей (Биоиндикация экологического…, 2007).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Гидрохимическая характеристика. Для реки Тузлукколь в пределах памятника природы «Тузлуккольские грязи» характерен высокий уровень минерализации воды вследствие пересечения солончакового участка. Солончак имеет геологическое происхождение и связан с близким залеганием к поверхности солей и гипсов кунгурского

яруса перми в ядре соляного купола (Петрищев, 2011). По соотношению главных ионов вода на станциях 1 и 2 в весенний и осенний периоды относилась к хлоридному классу, натриевой группе (табл. 2).

Отмечены повышенная концентрация хлорид- и сульфат-ионов и иона натрия в весенний период на станции 2 по сравнению со станцией 1, что обусловлено дополнительным притоком воды из минерализованного родника (Шайхутдинова, Гоголева, 2019).

Концентрации других химических показателей в воде изменялись в диапазоне: нитрит-анион – 0,017–0,019 мг/дм^3, нитрат-анион – 0,5–0,7 мг/дм^3, аммоний ион – 0,32–0,44 мг/дм^3, фосфат-ион – менее 0,05–0,13 мг/дм^3, фенол – менее 0,0005 мг/дм^3, нефтепродукты – 0,027–0,039 мг/дм^3. Приоритетным загрязняющим веществом на станциях являются фосфат-ионы, концентрация которых превышает предельно-допустимую концентрацию для водоёмов рекреационного назначения в 2,6 раза.

Таблица 2

Гидрохимические показатели качества воды на исследуемых станциях

Показатель	Значение показателя для исследуемых станций, мг/дм^3			
	Весна		Осень	
	1	2	1	2
Кальций	84,0	86,0	86,4	87,2
Магний	64,8	54,0	60,5	52,9
Натрий	2430,9	2874,9	1617,5	1542,9
Калий	6,9	7,3	6,0	6,0
Хлорид-ион	2756,6	2994,4	3155,6	3403,2
Гидрокарбонат-ион	354,8	335,5	226,4	219,6
Сульфат-анион	244,8	288,0	246,5	288,9
Нитрит-анион	0,019	0,017	0,018	0,018
Нитрат-анион	0,7	0,6	0,7	0,5
Аммоний ион	0,44	0,32	0,41	0,42
Фосфат-ион	0,11	менее 0,05	0,13	0,10
Фенол	менее 0,0005	менее 0,0005	менее 0,0005	менее 0,0005
Нефтепродукты	0,039	0,027	0,037	0,030

В весенний период водородный показатель находился в диапазоне от 6,40 до 7,09, то есть преобладали значения pH, лежащие в области слабокислых и нейтральных вод. В летний и осенний периоды в связи с массовым развитием фитопланктона значения pH составили 7,55–8,54 и вода характеризовалась как слабощелочная (рис. 1*a*).

Температура воды на уровне 4–6 °С была отмечена в апреле 2018 года, с мая по сентябрь не опускалась ниже 18,5 °С с понижением в октябре до 7 °С (рис. 1*b*). С повышением температуры воды ухудшаются условия газообмена в поверхностном водном объекте, так как растёт потребность в кислороде.

По сезонам года содержание растворённого кислорода изменялось от достаточного в весенний и осенний периоды (степень насыщения 84,3–98,6 %) до критического летом (степень насыщения 1,5–9,4 %). Дефицит кислорода в водах реки наблюдался с середины июля до середины августа (рис. 1*d*). При низком уровне растворённого кислорода в воде личинки хирономид могут быть единственными насекомыми, которые могут выжить на дне водной среды обитания (Halpern M., Senderovich Y., 2015).

Минерализация воды значительно изменялась по сезонам года, заметно снижаясь во время паводков и увеличиваясь в летний период за счёт процессов испарения. Так минерализация воды на станциях в период исследований изменялась от 1,5 ‰ до 41,9 ‰, то есть соответствовала олигогалинным водам в апреле и октябре, эугалинным и гипергалинным – с середины июля до середины сентября (рис. 1*c*).

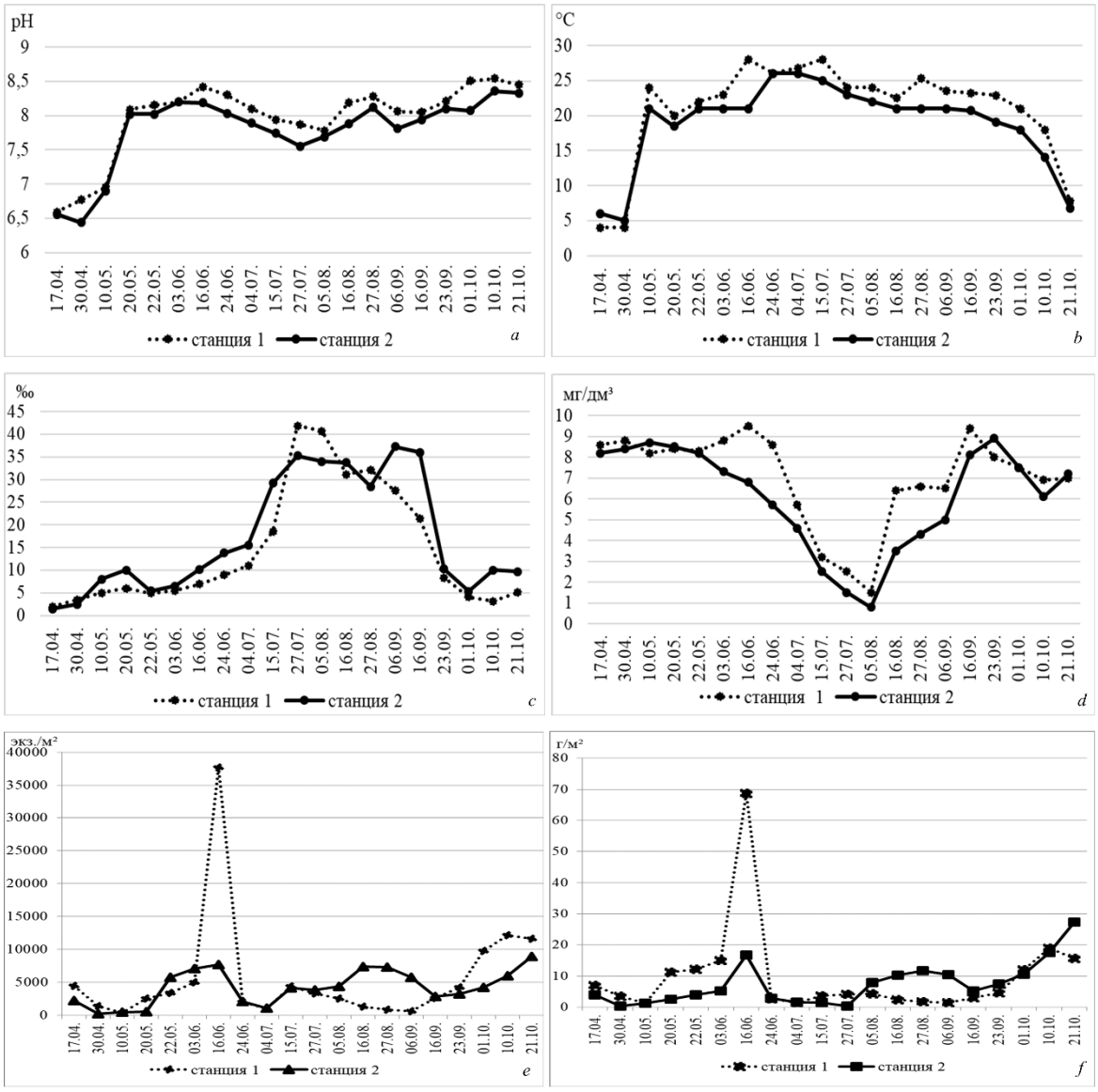


Рис. 1. Ежедекадная динамика гидрохимических и гидробиологических показателей на станциях реки Тузлукколь

a – водородный показатель; *b* – температура придонного слоя воды; *c* – общая минерализация; *d* – концентрация растворённого кислорода; *e* – численность беспозвоночных; *f* – биомасса беспозвоночных.

С повышением температуры и уровня минерализации воды коэффициент абсорбции уменьшается и величина достаточного содержания растворённого кислорода снижается. Для водного населения кислород представляет собой решающий фактор, так как значительная часть животных населяет глубины, где света для существования фотосинтезирующих растений недостаточно и дышать приходится за счёт импортного дыхательного субстрата зачастую в условиях острого дефицита (Константинов, 1986).

В целом по результатам гидрохимических исследований вода на станциях реки Тузлукколь имеет сходные характеристики.

Состав и структура сообществ макрозообентоса. В исследуемом слабопроточном участке водоёма отмечается минимум видового разнообразия – 6 видов, из которых наибольшим таксономическим разнообразием характеризуются двукрылые (3 вида). Основная причина количественной бедности населения реки в пределах Тузлуккольских

грязей заключается во влиянии повышенной солёности воды, угнетающей типично пресноводных представителей макрозообентоса, и низкая концентрация растворённого кислорода в период летней межени.

В пределах памятника природы в массе отмечены галофильные двукрылые *Chironomus salinarius*. Единично встречаются жуки (*Berosus (Enoplurus) spinosus*), клопы (*Sigara assimilis, Sigara* sp.) и мухи-береговушки (*Ephydra pseudomurina*) (табл. 3).

Таблица 3

Распределение видового состава макрозообентоса и экологические группы (ER – эвригалинные, GF – галофильные, GB – галобионты) на станциях реки Тузлукколь

Таксоны	Станции отбора проб		Экологическая группа
	1	2	
Insecta			
Heteroptera			
Sigara assimilis (Fieber, 1848)	+		GF, GB
Sigara sp.	+	+	ER, GF
Coleoptera			
Berosus (Enoplurus) spinosus (Steven, 1878)	+		ER, GF
Diptera			
Chironomidae			
Chironomus salinarius Kieffer, 1915	+	+	ER, GF
Microchironomus deribae (Freeman, 1957)	+	+	ER
Ephydridae			
Ephydra pseudomurina Krivosheina, 1983	+	+	ER, GF

В исследуемом участке равнинной реки Тузлукколь в связи с однообразием встречающихся грунтов отмечалось равномерное распределение бентоса поперёк русла в видовом и количественном отношении.

Донная фауна на станциях представлена эвригалинными и галофильными видами. Всего на станции 1 зарегистрировано 6 видов, на станции 2 – 4 вида. Донные сообщества представлены типичными пелофилами, приуроченными к слабопроточным участкам, заиленным грунтам и зарослям макрофитов. Вдоль береговой линии реки произрастает тростник обыкновенный и характеризуется высоким проективным покрытием (60 %).

На станциях 1 и 2 сформировался монодоминантный комплекс хирономид *Chironomus salinarius* с частотой встречаемости в разные периоды 84,62–100 %. Приуроченность хирономид к обитанию на чёрных илах связана со способностью личинок существовать в анаэробных условиях с насыщением кислорода ниже 30 %. Таким образом, для галофильных личинок *Chironomus salinarius* изменение концентрации растворённого кислорода в придонном горизонте не являлось средообразующим фактором.

Полученные данные о массовом виде *Chironomus salinarius* свидетельствуют о том, что личинки обитают в реке с достаточно большим диапазоном минерализации – от 1,5 ‰ (апрель) до 41,9 ‰ (июль), на глубине 0,5–0,8 м при скорости течения не превышающей 0,01 м/с, на черных илах в условиях острого дефицита кислорода в период летней межени. Максимальная плотность личинок III и IV возрастов первой летней генерации зарегистрирована на станции 1 16 июня 2018 года и составила 37,7 тыс. экз./м^2.

Эвригалинные личинки *Chironomus salinarius* свободно передвигаются в толще илового биотопа реки Тузлукколь, что является приспособительной поведенческой реакцией особей к обитанию в солёных водах (Zorina, Istomina, Kiknadze, Zinchenco, Golovatyuk, 2014).

Сезонная динамика численности и биомассы макрозообентоса зависит от особенностей их размножения, роста, выедания и ряда абиотических факторов. В континентальных водоёмах резкие колебания численности и биомассы популяций водных беспозвоночных могут обуславливаться переходом в имагинальную фазу развития (Константинов, 1986; Бродский, Панкова, Сафронова, 2016). В исследуемых станциях в 2018 году зарегистрировано 3 генерации массовых форм амфибиотических насекомых, на долю которых приходится более 90 % всей биомассы (рис. 1*f*). Массовые вылеты имаго в солёной реке зарегистрированы в мае, конце июня – начале июля и сентябре при минерализации от 3,12–10,2 ‰ до 28,5–33,7 ‰. Следует отметить, что лето 2018 года было жарким со средней температурой атмосферного воздуха 24 °С днем и 14 °С ночью и затяжной тёплой осенью.

Удельная продукция *Chironomus salinarius,* рассчитанная по уравнению зависимости скорости роста личинок хирономид от массы тела, составляет 0,31 мг/сут.

На станции 1 численность и биомасса популяций водных беспозвоночных испытывают существенные изменения с середины июля до середины сентября (рис. 1*e* и 1*f*). Такие непериодические сдвиги обусловлены ациклическими изменениями режима водоёма. К ним относится интенсивная рекреационная деятельность в теплый период года на территории памятника природы «Тузлуккольские грязи», в результате чего взвесь, оседающая на дно из толщи воды, оказывает губительное воздействие на бентонтов.

На основании данных, представленных на графиках 1*e* и 1*f*, складывается впечатление, что популяция макробеспозвоночных «как бы знает, что в ближайшее время при увеличении температуры воды начнется купальный сезон», поэтому наращивает свою численность (37,7 тыс. экз./м^2) и биомассу (68,6 г/м^2). Ежегодно вспышка численности и биомассы популяций донных организмов приходится на первую половину июня.

Снижение численности и биомассы бентоса до 10,4 раза и до 7,6 раза на станции 1 по сравнению со станцией 2 отмечено с середины июля до середины сентября в период интенсивного туризма. Удельная продукция в августе на станции 1 составила 4,34 мг/(м^2×месяц), на станции 2 – 16,96 мг/(м^2×месяц), что объясняется нестабильностью грунтов в результате их перемешивания туристами.

На станции 1 к категории доминантов по численности согласно классификации В. Я. Леванидова (1977) были отнесены *Chironomus salinarius* (94,3 %), по биомассе – *Chironomus salinarius* (80,5 %) и *Ephydra pseudomurina* (15,9 %). Субдоминанты, рассчитанные по численности, представлены личинками мух-береговушек *Ephydra pseudomurina* (6,1 %) (табл. 4). Категория второстепенных видов включала личинок жуков и клопов.

Таблица 4

Структурные показатели донных сообществ реки Тузлукколь

Показатель	Номер стации и значения показателей	
	1	2
Численность, экз./м^2	4037	4234
Биомасса, г/м^2	7,23	7,43
Виды: d – доминанты, ds – субдоминанты, рассчитанные по численности	*Chironomus salinarius* (d = 94,3) *Ephydra pseudomurina* (ds = 6,1)	*Chironomus salinarius* (d = 98,4)
Виды: d – доминанты, ds – субдоминанты, рассчитанные по биомассе	*Chironomus salinarius* (d = 80,5) *Ephydra pseudomurina* (ds = 15,9)	*Chironomus salinarius* (d = 98,8)

На станции 2 доминантами по численности и биомассе являются личинки двукрылых *Chironomus salinarius* (98,4 % и 98,8 % соответственно). Второстепенные виды представлены личинками мух-береговушек и клопов. В исследуемых бентоценозах зарегистрированы виды беспозвоночных, которые не требовательны к высокой скорости течения и приспособлены к обитанию при низкой концентрации растворённого кислорода в воде.

Повышение уровня минерализации на станциях привело к формированию хирономидного сообщества с преобладанием галофильных видов рода *Chironomus*. Подобные сообщества бентоса показаны в исследованиях Т. Д. Зинченко и Л. В. Головатюк на минерализованных реках Приэльтонья (Зинченко, Головатюк, 2010; Зинченко, Головатюк, Абросимова, 2017).

Полученные результаты свидетельствуют о том, что гидроэкосистема Тузлукколя характеризуется динамичностью процессов, которые обусловлены абиотическими факторами и антропогенным воздействием (неконтролируемое использование нижнего участка реки для лечебных целей).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Вода реки Тузлукколь в пределах памятника природы регионального значения «Тузлуккольские грязи» относится к хлоридно-натриевому типу. Минерализация воды не стабильна и изменяется в определённой последовательности: от 1,5 ‰ в апреле до 41,9 ‰ в июле и 3,1 ‰ в октябре, то есть соответствует олигогалинным водам весной и осенью, эугалинным и гипергалинным – в период летней межени.

Вода в реке в пределах памятника природы не загрязнена биогенными веществами, за исключением фосфат-ионов в значениях, превышающих предельно-допустимую концентрацию для водоёмов рекреационного назначения в 2,6 раза. Водородный показатель воды на исследуемых станциях лежал в области слабокислых и нейтральных вод.

В период летней межени при повышении температуры воды в придонном горизонте до 26 °С отмечен острый дефицит кислорода – до 1,5 % насыщения, следовательно, ухудшаются условия газообмена в поверхностном водном объекте. Такие условия водной среды могут переносить только те виды, беспозвоночных, которые толерантны к достаточной и низкой концентрации растворённого кислорода в воде.

В целом можно отметить, что на двух сходных станциях на реке Тузлукколь по гидрохимическим показателям и биотопу массово развиваются личинки хирономид рода *Chironomus*. Отличаются данные станции наличием и отсутствием антропогенной нагрузки. На станции 1, где отмечался интенсивный туризм, наблюдалось снижение численности и биомассы бентоса до 10,4 раза и до 7,6 раза по сравнению со станцией 2 с середины июля до середины сентября. Удельная продукция в августе на станции 1 составила 4,34 мг/(м^2×месяц), на станции 2 – 16,96 мг/(м^2×месяц). Таким образом, разница удельной продукции на не затронутом антропогенной деятельностью человека участке реки Тузлукколь и под влиянием рекреационной нагрузки составляет 3,9 раза. Следовательно, перемешивание грунта в результате рекреационной деятельности способствует снижению численности, биомассы и продукции беспозвоночных.

Таким образом, в условиях повышенной солёности воды на исследуемых станциях реки Тузлукколь не отмечены различия по гидрохимическим показателям, однако рекреационная деятельность оказывает значительное воздействие на гидробиологические характеристики: отмечено снижение численности, биомассы и удельной продукции макрозообентоса.

Список литературы

Абакумов В. А. Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений. – Ленинград: Гидрометеоиздат, 1983. – 240 с.

Балушкина Е. В., Голубков С. М., Голубков М. С., Литвичук Л. Ф. Структурно-функциональные характеристики экосистем малых солёных озёр Крыма // Биология внутренних вод. – 2007. – № 2. – С. 11–19.

Биоиндикация экологического состояния равнинных рек / [Ред. чл.-корр. РАН О. В. Бухарин и чл.-корр. РАН Г. С. Розенберг]. – М.: Наука. – 403 с.

Бродский А. К., Панкова Е. С., Сафронова Д. В. Литоральные сообщества эстуария реки Невы: их структура и динамика в условиях антропогенного пресса // Междисциплинарный научный и прикладной журнал «Биосфера». – 2016. – № 1. – С. 16 – 27.

Головатюк Л. В., Зинченко Т. Д. Биологические характеристики массовых видов хирономид *Cricotopus salinophilus* и *Chironomus salinarius* из солёных рек Приэльтонья: жизненные циклы, удельная продукция // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2015. – Т. 7, № 4. – С. 210–214.

Голубков С. М. Функциональная экология личинок амфибиотических насекомых // Тр. Зоол. ин-та РАН. – 2000. – Т. 284. – 294 с.

Зинченко Т. Д., Головатюк Л. В. Биоразнообразие и структура сообществ макрозообентоса солёных рек аридной зоны юга России // Аридные экосистемы. – 2010. – Т. 16, № 3 (43). – С. 25–33.

Зинченко Т. Д., Головатюк Л. В., Абросимова Э. В. Видовое разнообразие донных сообществ солёных рек в экстремальных природных условиях аридного региона Приэльтонья (обзор) // Российский журнал прикладной экологии. – 2017. – № 1 (9). – С. 14–21.

Константинов А. С. Общая гидробиология. – Москва: Высшая школа, 1986. – 472 с.

Нестеренко Ю. М., Нестеренко М. Ю. Природные воды Южного Урала: формирование и использование. – Екатеринбург: УрО РАН, 2016. – 244 с.

Петрищев В. П. Солянокупольный ландшафтогенез: морфоструктурные особенности геосистем и последствия их техногенной трансформации. – Екатеринбург: УрО РАН, 2011. – 310 с.

Постановление правительства Оренбургской области от 25 февраля 2015 года № 121-п «Опамятниках природы областного значения Оренбургской области».

Распоряжение главы администрации Оренбургской области от 21 мая 1998 года № 505-р «О памятниках природы Оренбургской области».

Чибилёв А. А., Павлейчик В. М., Чибилёв А. А. (мл.) Природное наследие Оренбургской области: особо охраняемые природные территории. – Оренбург: УрО РАН, Печатный дом «Димур», 2009. – 328 с.

Шайхутдинова А. А., Гоголева О. А. Эколого-микробиологическая оценка пригодности минерализованной родниковой воды для питьевых целей // Бюллетень Оренбургского научного центра УрО РАН. – 2019. – № 4. – 11 с. [Электр. ресурс] (URL: http://elmag.uran.ru:9673/magazine/Numbers/2019-4/Articles/AASh-2019-4.pdf). DOI: 10.24411/2304-9081-2019-14018.

Шайхутдинова А. А., Немцева Н. В. Гидробиологическая характеристика ландшафтно-ботанического памятника «Солёное урочище Тузлукколь» (Оренбургская область) // Вестник Нижневартовского государственного университета. – 2018. – № 3. – С. 70–75.

Шадрин Н. В. Альтернативные устойчивые состояния озерных экосистем и критические солености: есть ли жесткая связь? // Труды Зоологического института РАН. – 2013. – № 3. – С. 214–221.

Williams W. D. Salinization of Rivers and streams: an important environmental hazard. Ambio. – 1987. – V. 16. – № 4. – P. 180–185.

Cañedo-Argüelles M., Kefford B. J., Piscart C., Prat N., Schäfer R. B., Schulz C. J. Salinisation of rivers: an urgent ecological issue // Environmental pollution. – 2013. – N 173. – P. 157–167.

Halpern M., Senderovich Y. Chironomid microbiome // Microb Ecol. – 2015. – № 70. – P. 1–8.

Zinchenko T. D., Gladishev M. I., Makhutova O. N., Sushchik N. N., Kalachova G. S., Golovatyuk L. V. Saline rivers provide arid landscapes with a considerable amount of biochemically valuable production of chironomidae (Diptera) larvae // Hydrobiologia. – 2014. – 722. – P. 115–128.

Zorina O. V., Istomina A. G., Kiknadze I. I., Zinchenco T. D., Golovatyuk L. V. Redescription of larva, pupa and imago male of *Chironomus (Chironomus) salinarius* Kieffer from the saline rivers of the Lake Elton basin (Russia), its karyotype and ecology // Zootaxa. – 2014. – N 3841 (4). – P. 528–550.

Boyle T. P. Fraleigh, Jr. Natural and anthropogenic factors affecting the structure of the benthic macroinvertebrate community in an effluent-dominated reach of the Santa Cruz River, AZ // Ecological Indicators. – 2003. – V. 3. – P. 93–117.

Nielsen D. L., Brock M. A., Rees G. N., Baldwin D. S. Effects of increasing salinity on freshwater ecosystems in Australia // Australian Journal of Botany. – 2003. – V. 51. – P. 655–665.

Gallardo B., Dolédec S., Paillex A., Arscott D. B., Sheldon F., Zilli F., Mérigoux S., Castella E., Comín F. A. Response of benthic macroinvertebrates to gradients in hydrological connectivity: a comparison of temperate, subtropical, Mediterranean and semiarid river floodplains // Freshwater Biology. – 2014. – V. 59. – Issue 3. – P. 630–648.

Williams W. D. Salinity as a determinant of the structure of biological communities in salt lakes // Hydrobiologia. – 1998. – V. 381. – P. 191–201.

Metzeling L., Doeg T., O'Connor W. The impact of salinization and sedimentation on aquatic biota // Conserving biodiversity: threats and solutions. – 1995. – P. 126–136.

Halse S. A., Pearson G. B., McRae J. M., Shiel R. J. Monitoring aguatic invertebrates and waterbirds at Toolibin and Walbyring Lakes in the Western Australia wheatbelt // J. of the Royal Society of Western Australia. – 2000. – V. 83. – P. 17 – 28.

Shayhutdinova A. A. Inter-seasonal dynamics of hydrochemical and hydrobiological indicators of the mineralized Tuzlukkol river (Orenburg region) under the natural andanthropogenic factors influence // Ekosistemy. 2020. Iss. 23. P. 59–68.

The Tuzlukkol River (Belyaevsky district, Orenburg region) is a typical plain river with a mineralization gradient from 0,09 ‰ in freshwater to 41,9 ‰ in saline water. The assessment and analysis of some hydrochemical indicators (hydrogen index, water mineralization, dissolved oxygen content) weekly dynamics and chemical composition seasonal dynamics were carried out in the salty section of the river - “Tuzlukkol mud” nature monument of regional significance. For the first time, the research of the ten-day dynamics of macrozoobenthos abundance and biomass influenced by natural and anthropogenic (intensive tourism) factors was conducted within the nature monument area. It is proved that the studied waters belong to the sodium chloride type with varying levels of mineralization: from oligohaline – in April and October, to euhaline and hyperhaline – from mid-July to mid-September. It was revealed that *Chironomus salinarius* halophilic larvae dominates in number and biomass, because the dissolved oxygen content in the bottom horizon of the reservoir is not an environment-forming factor for them. The following species are scarcely recorded in benthic communities: *Microchironomus deribae (*(Diptera: Chironomidae)*), Ephydra pseudomurina* (Diptera: Ephydridae), *Sigara assimilis*, *Sigara* sp. (Insecta: Heteroptera), *Berosus (Enoplurus) spinosus* (Insecta: Coleoptera). It is found out that soil instability during the period of intensive tourism leads to decrease of invertebrates in number, biomass and specific production (10.4, 7,6 and 3.9 times, respectively).

Key words: mineralized river, Tuzlukkol mud, biological diversity, structure of benthocenoses, dynamics.

Поступила в редакцию 13.04.20

УДК 635.9:712.4 (292.471) **DOI 10.37279/2414-4738-2020-23-69-83**

Декоративные деревья и кустарники поселка Рыбачье (Юго-Восточный Крым)

Потапенко И. Л.

Карадагская научная станция имени Т. И. Вяземского – природный заповедник РАН
филиал Института биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН
Феодосия, Республика Крым, Россия
ira_potapenko@mail.ru

Представлены результаты изучения декоративных деревьев и кустарников в зеленых насаждениях поселка Рыбачье (Юго-Восточный Крым). Проведен таксономический, ботанико-географический и биоморфологический анализ дендрофлоры, приведена частота встречаемости видов, оценено состояние растений. Дендрофлора включает 89 видов, относящихся к 68 родам 41 семейства. Наиболее представлены семейства: Rosaceae – 16 видов, Cupressaceae и Pinaceae – по 8 видов, Caprifoliaceae и Oleaceae – по 5 видов; остальные включают 1–3 вида. В Рыбачьем широко распространены следующие деревья и кустарники: *Cupressus sempervirens, Hibiscus syriacus, Jasminum nudiflorum, Mahonia aquifolium, Prunus laurocerasus, Pyracantha coccinea, Rosmarinus officinalis, Viburnum tinus*. Большинство видов (29,2 %) происходят из Средиземноморской флористической области. Значительное количество видов (38,2 %) природной флоры Крыма, используемых в культурфитоценозах, говорит о том, что крымская флора обладает большим ресурсом декоративных древесных растений, которые могут использоваться в озеленении, учитывая тот факт, что они хорошо адаптированы к местным почвенно-климатическим условиям. В зеленых насаждениях Рыбачьего по видовому разнообразию преобладают листопадные деревья (25,8 %). Далее практически в равных процентных соотношениях следуют листопадные кустарники (20,2 %), хвойные деревья (19,1 %), вечнозеленые лиственные кустарники (18,0 %). Они выполняют важные экологические и эстетические функции в создании благоприятной среды в поселке. Состояние деревьев и кустарников хорошее, они достаточно устойчивы к летней засухе и периодически повторяющимся низким зимним температурам. Большинство из них находятся на территориях рекреационных комплексов и получают необходимый уход. Микроклиматические условия местности позволяют выращивать здесь ряд теплолюбивых культур в декоративных целях (не в промышленных масштабах). Существующий ассортимент деревьев и кустарников может быть использован как основной.

Ключевые слова: декоративные деревья и кустарники, поселок Рыбачье, Юго-Восточный Крым.

ВВЕДЕНИЕ

Декоративные деревья и кустарники, произрастающие в городах и поселках, выполняют различные функции: экологические, микроклиматические, санитарно-гигиенические, эстетические. Также велико их значение для курортных населенных пунктов, где расположены пансионаты, здравницы, дома отдыха, туристические комплексы (Потапенко и др., 2018). В связи с нынешней эпидемиологической ситуацией в мире (пандемия KOVID-19) роль всех компонентов, оздоравливающих окружающую среду, резко возрастает. К таковым относятся многие древесные растения, выделяющие фитонциды, которые обладают антибиотическим (подавляют или губительно действуют на микроорганизмы, в том числе болезнетворные) действием (Слепых, 2010; Басенко, Глухов, 2016).

Курортный поселок Рыбачье (Туак до 1945 года) расположен в Юго-Восточном Крыму на берегу Черного моря вдоль региональной трассы Алушта – Судак (до Алушты примерно 30 км, до Судака – примерно 50 км). Рыбачье входит в городской округ Алушта, его площадь – 613,5 га, население – 1414 человек согласно переписи населения 2014 года. Поселок находится в зоне восточного варианта крымских субсредиземноморских ландшафтов, где в растительном покрове преобладают пушистодубовые леса, грабинниковые заросли, дубово-можжевеловые и дубово-фисташковые редколесья на коричневых почвах сухих лесов и кустарниковых степей (рис. 1). Однако почвенный и растительный покров здесь сильно пострадали в результате неумеренного выпаса овец и коз, что способствовало оживлению

эрозии и привело во многих местах к образованию овражно-балочного рельефа адырного типа с участками фриганоидных и саванноидных степей и кустарниковых зарослей типа шибляк. Климат субсредиземноморский засушливый с годовой суммой осадков 320–400 мм. Повышенная сухость климата и относительно низкие температуры, которые в отдельные зимы могут достигать –20° С, лимитируют выращивание теплолюбивых субтропических культур, в том числе декоративных деревьев и кустарников. Их выращивание здесь возможно при соблюдении мер мелиорации микроклимата зимой, например, высадка деревьев с южной стороны домов, создание ветроломных кулис (Климатический атлас Крыма, 2000; Современные ландшафты Крыма…, 2009; Антюфеев, 2015).

Рис. 1. Поселок Рыбачье (фото М. М. Бескаравайного)

Развитие Рыбачьего как курорта происходило в 60–70-ее годы прошлого века, когда были построены и введены в эксплуатацию основные крупные рекреационные объекты. Причем ставилась задача – 70–80 процентов курортного комплекса должно быть занято зелеными насаждениями. В перспективе предполагалось, что зеленые насаждения Большой Алушты (куда входит Рыбачье) будут представлять систему непрерывного парка, состоящего из маршрутно-базовых парков (каждой здравницы, городских и поселковых) и увязанных между собой полосами бульваров и озелененных улиц (Дементьев, Косяченко, 1960; Габинская, Славич-Приступа, 1980). Эти планы не были реализованы в силу объективных исторических причин. Однако исследования садов и парков оздоровительных комплексов в поселках восточнее Алушты (Малореченское, Рыбачье, Приветное, Канакская балка), проведенные в 80-е годы прошлого века, показали, что парки Рыбачьего среди прочих имели наибольшее разнообразие (69 видов) древесно-кустарниковой флоры (Ярославцев, Захаренко, 1980; Методические рекомендации…, 1981).

Развитие рекреационного потенциала Юго-Восточного берега Крыма предполагает также совершенствование зеленого строительства в регионе. Реконструкцию уже существующих зеленых зон и создание новых следует проводить с учетом накопленных

знаний по данному вопросу. Следовательно, изучение опыта культивирования древесных растений в городах и поселках будет способствовать правильному, научно обоснованному подбору их ассортимента. Изучение зеленых насаждений поселка Рыбачье проводилось давно и фрагментарно, хотя изучение произрастающих здесь растений будет полезно не только с целью расширения их ассортимента, но и с точки зрения изучения возможности культивирования здесь теплолюбивых экзотов.

Цель настоящей работы – оценить биологические и декоративные качества древесных растений, произрастающих в поселке Рыбачье. На основании изучения таксономического, ботанико-географического, биоморфологического анализа культивируемой дендрофлоры предложить пути улучшения ассортимента декоративных деревьев и кустарников.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Изучение зеленых насаждений поселка Рыбачье проводилось нами, начиная с 2004 года путем экспедиционных выездов. В данной работе приводятся результаты их дендрологической инвентаризации 2019 года с учетом данных предыдущих лет. Нами были обследованы: парки и зеленые зоны баз отдыха «Кулон» (около 2 га), «Троянда» (около 2 га), «Горный» (1,2 га); пансионатов «Рыбачье» (3 га) и «Волна» (1,55 га); оздоровительно-спортивного лагеря «ИКАР» (4 га). Мы также учитывали информацию о выращиваемых на приусадебных участках растениях, любезно предоставляемую нам местными жителями.

При обследовании зеленых насаждений определяли видовую принадлежность и формовое разнообразие деревьев и кустарников, таксационные показатели, примерный возраст, оценивали их состояние, а также частоту и способы использования в обследуемых объектах. Систематическое положение, объем и номенклатура таксонов приняты по С. К. Черепанову (1995) и А. В. Ене (2012). Для определения видовой принадлежности деревьев и кустарников, а также их декоративных (садовых) форм были использованы справочники по декоративным древесным породам (Дендрофлора України…, 2001, 2002, 2005). Формы и сорта садовых роз нами не определялись. Ботанико-географический анализ проведен в соответствии с делением мира (по флористическим областям) А. Л. Тахтаджяна (1978). Принадлежность отмеченных видов деревьев и кустарников к природной флоре Крыма (археофитам и неофитам) принято согласно работе А. В. Ены (2012) и некоторыми уточнениями В. П. Исикова, Ю. В. Плугатаря (2018). Возраст деревьев и кустарников определяли по их таксационным показателям и уточнялись по времени строительства того или иного рекреационного объекта, принимая во внимание тот факт, что массовая высадка декоративных растений проводилось сразу же после сдачи его в эксплуатацию. Некоторые сведения уточнялись у старожилов поселка, многие из которых лично принимали участие в его благоустройстве и озеленении.

Для частоты встречаемости приняты следующие условные обозначения: ед (единично) – вид представлен единичными экземплярами (до 10); ч (часто) – вид встречается часто, десятками (до 100) экземпляров; м (массово) – вид массово используется в озеленении (более 100 экземпляров).

Для жизненных форм в таблице приводятся условные обозначения, предложенные Репецкой и др. (2019) с некоторыми дополнениями: листопадные: дерево (ЛД), кустарник (ЛК), лиана (ЛЛ); хвойные: дерево (ХД), кустарник (ХК); вечнозеленые лиственные: дерево (ВД), кустарник (ВК), лиана (ВЛ); полувечнозеленый кустарник (ПВК); ветвящееся розеточное дерево, или юкка (ВРД); неветвящееся розеточное дерево, или пальма (НРД).

Для обозначения флористических областей в таблице приняты условные обозначения: АС – Атлантическо-Североамериканская флористическая область, ВА – Восточноазиатская, ИТ – Ирано-Туранская, ОСг – Область Скалистых гор, Ср – Средиземноморская, Цб – Циркумбореальная; а – археофит, н – неофит флоры Крыма.

Состояние растений оценивали по 4-балльной шкале: «плохое» (1), «удовлетворительное» (2), «хорошее» (3), «отличное» (4), предложенной Р. В. Галушко и Ю. С. Горак (2002).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Современная структура зеленых насаждений Рыбачьего типична для прибрежных крымских населенных пунктов рекреационного профиля. В основном – это парки и другие зеленые зоны пансионатов, домов отдыха, детских оздоровительных комплексов. В них сосредоточено видовое и формовое разнообразие дендрофлоры. Всего в зеленых насаждениях Рыбачьего нами зарегистрировано 89 видов древесных растений, относящихся к 68 родам, входящих в 41 семейство (табл. 1). Наиболее представлены в видовом отношении: Rosaceae – 16 видов, Cupressaceae и Pinaceae – по 8 видов, Caprifoliaceae и Oleaceae – по 5 видов. Остальные семейства включают 1–3 вида.

Семейство Rosaceae представлено, в основном, красивоцветущими кустарниками, которые часто используются в озеленении: листопадные (*Spiraea cantoniensis, S.* × *vanhouttei, Chaenomeles japonica*), полувечнозеленые (*Pyracantha coccinea*), вечнозеленые (*Prunus*

Таблица 1

Декоративные деревья и кустарники Рыбачьего

№	Вид	Частота встре-чаемости	Жизненная форма	Общий ареал; принадлежность к флоре Крыма	Состояние	Декоративность		
						Листва	Цветение	Плодоношение
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Adoxaceae								
1	*Viburnum tinus* L.	м	ВК	Ср; н	З		+	
Agavaceae								
2	*Yucca aloifolia* L.	ч	ВРД	АС	З	+	++	
3	*Yu. filamentosa* L.	ч	ВРД	АС	З	+	++	
Anacardiaceae								
4	*Cotinus coggygria* Scop.	ед	ЛК	Ср, ИТ; а	З		+	+
Apiaceae								
5	*Bupleurum fruticosum* L.	ч	ВК	Ср; н	З		+	
Apocynaceae								
6	*Nerium oleander* L.	ч	ВК	Ср	З		++	
Araliaceae								
7	*Hedera helix* L.	ед	ВЛ	Цб, Ср; а	З			
Berberidaceae								
8	*Berberis oblonga* (Rgl.) Schneid.	ч	ЛК	ИТ	З		+	+
9	*B. soulieana* Schneid.	ч	ВК	ВА, ИТ	З		+	+
10	*Mahonia aquifolium* (Pursh) Nutt	м	ВК	ОСг; н	З		+	+
Betulaceae								
11	*Betula pendula* Roth	ед	ЛД	Цб; а	З			

Таблица 1 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Bignoniaceae								
12	*Campsis radicans* (L.) Seem.	ч	ЛЛ	АС	3		++	+
13	*Catalpa begnonioides* Walter	ед	ЛД	АС	3	+	++	+
Buddlejaceae								
14	*Buddleja davidii* Franch.	ед	ЛК	ИТ	3		++	
Buxaceae								
15	*Buxus balearica* Lam.	ед	ВК	Ср	3			
16	*B. sempervirens* L.	ч	ВК	Ср	2			
17	*Sarcococca humilis* Stapf.	ч	ВК	ИТ	3			
Cannabaceae								
18	*Celtis glabrata* Steven ex Planch.	ед	ЛД	Ср; а	3			+
Caprifoliaceae								
19	*Abelia × grandiflora* (Andre) Rehd.	ед	ПВК	гибрид	3		+	
20	*Lonicera caprifolium* L.	ч	ЛК	ВА	3		+	
21	*L. japonica* Thunb.	ед	ВЛ	ВА	3		+	
22	*Symphoricarpos albus* (L.) S.F.Blake	ч	ЛК	Цб, АС	3			+
23	*Weigela florida* (Bge.) A.DC.	ед	ЛК	ВА	3		++	
Celastraceae								
24	*Euonymus japonica* Thunb.	ед	ВК	ВА	2			
Cupressaceae								
25	*Calocedrus decurrens* (Torr.) Florin	ед	ХД	ОСг	2			
26	*Cupressus arizonica* Greene	ч	ХД	АС, М	3			
27	*C. a.* var. *glabra* (Sudw.) Little	ед	ХД	М	3			
28	*C. sempervirens* L.	м	ХД	Ср; н	4			
29	*Juniperus excelsa* Bieb.	ч	ХД	Ср; а	3			
30	*J. sabina* L.	ед	ХК	Цб, Ср, ИТ; а	3			
31	*J. virginiana* L.	ч	ХД	АС	3			
32	*Platycladus orientalis* (L.) Franco	ед	ХД	ВА; н	3			
Ebenaceae								
33	*Diospyros lotus* L.	ед	ЛД	ВА, Ср, ИТ	3			
Ericaceae								
34	*Arbutus andrachne* L.	ед	ВД	Ср; а	3		++	+

Таблица 1 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Fabaceae								
35	*Robinia pseudoacacia* L.	ед	ЛД	АС; н	3		++	
36	*Styphnolobium japonicum* (L.) Schott	ч	ЛД	ВА	3, 4		+	+
37	*Wisteria sinensis* (Sims) Sweet	ед	ЛЛ	ВА	3		++	
Fagaceae								
38	*Quercus ilex* L.	ч	ВД	Ср; н	3			
Hippocastanaceae								
39	*Aesculus hippocastanum* L.	ч	ЛД	Ср	3	+	++	
Hydrangeaceae								
40	*Philadelphus coronarius* L.	ч	ЛК	Ср	3		++	
Juglandaceae								
41	*Juglans regia* L.	ч	ЛД	Ср, ИТ, ВА; н	3	+		
Lamiaceae								
42	*Rosmarinus officinalis* L.	м	ВК	Ср	3		+	
Lauraceae								
43	*Laurus nobilis* L.	ч	ВК	Ср; н	3			
Magnoliaceae								
44	*Magnolia grandiflora* L.	ч	ВД	АС	3	+	++	+
Malvaceae								
45	*Hibiscus syriacus* L.	м	ЛК	ИТ	3		+	
Mimosaceae								
46	*Albizzia julibrissin* Durazz.	ч	ЛД	ИТ	3	+	++	+
Moraceae								
47	*Ficus carica* L.	ед	ЛД	Ср, ИТ	3			
48	*Morus alba* L.	ед	ЛД	ВА, ИТ; н	3			
Oleaceae								
49	*Fraxinus excelsior* L. subs. *excelsior*	ед	ЛД	Цб, Ср; а	3			
50	*Jasminum nudiflorum* Lindl.	м	ЛК	ВА	3		+	
51	*Ligustrum lucidum* W.T.Aiton	ч	ВК	ВА	3			
52	*Olea europaea* L.	ч	ВД	Ср	3			+
53	*Syringa vulgaris* L.	ч	ЛК	Ср; н	3		++	
Palmaceae								
54	*Trachycarpus fortunei* (Hook.) H. Wendl.	ч	НРД	ВА	3	+	+	+

Таблица 1 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Pinaceae								
55	*Abies cephalonica* Loudon	ед	ХД	Ср	3			+
56	*Cedrus atlantica* (Endl.) G.Manetti ex Carrière	ч	ХД	Ср; н	3			
57	*C. deodara* (D.Don) G.Don f.	ч	ХД	ИТ	3			
58	*Picea pungens* Engelm.	ч	ХД	ОСг	3			
59	*Pinus brutia* var. *pityusa* (Steven) Silba	ч	ХД	Ср; а	3			
60	*P. halepensis* Mill.	ч	ХД	Ср	3			
61	*P. nigra* J.F. Arnold subsp. *pallasiana* (Lamb.) Holmboe	ч	ХД	Ср; а	3			
62	*P. pinea* L.	ед	ХД	Ср	3, 4			
Platanaceae								
63	*Platanus* × *acerifolia* Willd.	ч	ЛД	гибрид	3	+		
64	*P. orientalis* L.	ч	ЛД	Ср	3	+		
Punicaceae								
65	*Punica granatum* L.	ед	ЛД	ИТ	3		++	+
Rosaceae								
66	*Chaenomeles japonica* (Thunb.) Lindl.	ч	ЛК	ВА	3		++	+
67	*Cotoneaster salicifolius* Franchet	ч	ВК	ИТ	3		+	+
68	*C. turbinatus* Craib	ч	ВК	ИТ	3		+	+
69	*Crataegus* × *dipyrena* Pojark.	ед	ЛД	гибрид; а	3		+	+
70	*C. pallasii* Griseb.	ед	ЛК	Ср; а	3		+	+
71	*Cydonia oblonga* Mill.	ед	ЛД	ИТ; н	3		++	
72	*Eriobotrya japonica* (Thunb.) Lindl.	ч	ВД	ВА	3		+	+
73	*Prunus armeniaca* L.	ед	ЛД	ИТ; н	3		+	
74	*P. cerasus* L.	ед	ЛД	Не известно	3		+	
75	*P. duclis* (Mill.) D.A. Webb	ед	ЛД	Цб, Ср, ИТ; н	3		+	
76	*P. laurocerasus* L.	м	ВК	Ср; н	3	+	+	
77	*Pyracantha coccinea* (L.) M.Roem.	м	ПВК	Ср; а	3		+	++
78	*Rosa banksiae* R.Br.	ч	ВК	ИТ	3		++	
79	*Spiraea cantoniensis* Lour.	ч	ЛК	ВА	3		+	
80	*S. japonica* L. F.	ед	ЛК	ВА	3		+	
81	*S.* × *vanhouttei* (Briot) Zab.	ч	ЛК	гибрид	3		++	

Таблица 1 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Salicaceae								
82	*Salix babylonica* L.	ед	ЛД	ИТ	3			
Sapindaceae								
83	*Acer pseudoplatanus* L.	ед	ЛД	Цб	2			
Simaroubaceae								
84	*Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle	ед	ЛД	ВА; н	3	+		+
Solanaceae								
85	*Lycium barbatum* L.	ч	ЛК	Ср, ИТ; н	3			
Tamaricaceae								
86	*Tamarix ramosissima* Ledeb.	ед	ЛК	Ср, ИТ; а	3		++	
87	*T. tetranda* Pall.	ед	ЛК	Ср; а			++	
Taxaceae								
88	*Taxus baccata L.*	ед	ХД	Цб, Ср; а	3			+
Taxodiaceae								
89	*Sequoiadendron giganteum* (Lindl.) Buchholz	ед	ХД	ОСг	3			

Примечания к таблице. Для *Hedera helix* условное обозначение «ед» обозначает, что данный вид отмечен в нескольких местах (до 10); + – наличие признака, ++ – усиление признака.

laurocerasus, Cotoneaster salicifolius, C. turbinatus). Поскольку розоцветные являются прекрасным источником красивоцветущих растений, зеленые насаждения поселка и особенно рекреационных комплексов могут быть пополнены большим разнообразием декоративных деревьев и кустарников данного семейства.

Семейство Cupressaceae представлено, в основном, кипарисами (*Cupressus arizonica, C. sempervirens* и их формы) и можжевельниками (*Juniperus excelsa, J. sabina, J. virginiana*). Кипарисы, как известно, играют ведущую роль в культурном ландшафте Крыма. Завезенный сюда еще в античные времена *Cupressus sempervirens* благодаря своей декоративности и экологической устойчивости стал его составной частью. Кипарисы в Рыбачьем используются повсеместно, достигают высоты 15 метров. Представители данного рода обладают наибольшим формовым разнообразием. Видовое разнообразие можжевельников невелико, хотя в современном зеленом строительстве они очень популярны.

Семейство Pinaceae представлено видами родов пихта (*Abies*), кедр (*Cedrus*), ель (*Picea*), сосна (*Pinus*). Пихты (*Abies cephalonica*) встречаются единично. Два вида кедров (*Cedrus atlantica, C. deodara*) используются часто и практически во всех зеленых зонах. Деревья находятся в хорошем состоянии, декоративны во все времена года. Ель колючая (*Picea pungens*) и ее голубая форма (*Picea pungens* `Glauca`) также встречается довольно часто. В Рыбачьем произрастают 4 вида сосен (*Pinus brutia* var. *pityusa, P. halepensis, P. pallasiana, P. pinea*). Особенно красивы сосны итальянские, или пинии (*P. pinea*), которые достигают здесь высоты 16–17 метров, что является редкостью для Юго-Восточного Крыма. Применение сосен может быть расширено как за счет количества растений, так и разнообразием видов (Аннотированный каталог…, 1977).

Семейство Oleaceae представлено пятью родами. Из ясеней (*Fraxinus*) мы отметили лишь один вид – *F. excelsior*, тогда как данный род имеет широкое видовое разнообразие. Например, в зеленых насаждениях региона часто встречается ясень узколистный (*Fraxinus angustifolia* Vahl. subs. *angustifolia*), который более засухоустойчив, следовательно, его

применение предпочтительнее. Из представителей сем. Oleaceae необходимо выделить маслину европейскую (*Olea europaea*), которая в Рыбачьем встречается часто, а восточнее (например, в Судаке) отмечены лишь единичные молодые растения.

Семейство Caprifoliaceae представлено пятью родами. Значительный интерес представляет жимолость (*Lonicera*), обладающая большим видовым разнообразием. В зеленых насаждениях Юго-Восточного Крыма часто встречаются жимолости душистая и татарская (*L. fragrantissima* Lindl. et Paxt., *L. tatarica* L.), которые хорошо адаптированы к его условиям. Многие виды жимолости, рекомендованные для Предгорного Крыма, могут быть также использованы (Савушкина, Леонов, 2009).

Массово в Рыбачьем встречаются 8 (9,0 %) видов деревьев и кустарников; часто – 47 (52,8 %), единично – 34 (38,2 %). Массовые виды (*Cupressus sempervirens, Hibiscus syriacus, Jasminum nudiflorum, Mahonia aquifolium, Prunus laurocerasus, Pyracantha coccinea, Rosmarinus officinalis, Viburnum tinus*), а также те, которые встречаются часто, полностью соответствуют почвенно-климатическим условиям региона. Среди единично встречающихся есть растения, которых много в зеленых насаждениях Юго-Восточного Крыма, следовательно, их малое количество в Рыбачьем объясняется только субъективными причинами. Например, *Juniperus sabina, Fraxinus excelsior, Juglans regia, Morus alba, Platycladus orientalis, Prunus duclis, Robinia pseudoacacia, Tamarix tetrandra*. Эти деревья и кустарники полностью адаптированы к условиям региона и при необходимости могут высаживаться повсеместно. Также есть некоторые виды, редкие для региона в целом. Наблюдения за ними позволят определить степень их адаптации к местным почвенно-климатическим условиям, что в дальнейшем может быть использовано для составления рекомендаций по их внедрению в зеленое строительство региона. Например, *Abelia × grandiflora, Buxus balearica, Diospyros virginiana, Sequoiadendron giganteum*.

В зеленых насаждениях Рыбачьего по видовому разнообразию преобладают листопадные деревья (23 вида, или 25,8 %). Далее практически в равных процентных соотношениях следуют листопадные кустарники (18 видов, или 20,2 %), хвойные деревья (17 видов, или 19,1 %), вечнозеленые лиственные кустарники (18,0 %). Листопадные деревья важны для курортных поселков, поскольку они создают тень в жаркий летний период. Особенно хорошо выполняют эту функцию деревья с широкой раскидистой кроной: *Aesculus hippocastanum, Albizzia julibrissin, Celtis glabrata, Fraxinus excelsior, Platanus × acerifolia, P. orientalis, Styphnolobium japonicum*, которые растут в Рыбачьем. Такое дерево, как *Albizzia julibrissin* с оригинальными яркими цветками и длительным цветением в летний период производит также повышенное эстетическое впечатление.

Хвойные деревья являются неотъемлемым элементом южных парков. В Рыбачьем часто встречаются кедры (*Cedrus atlantica, C. deodara*), кипарисы (*Cupressus sempervirens* и его формы), можжевельники (*Juniperus excelsa, J. virginiana*), сосны (*Pinus brutia* var. *pityusa, P. halepensis, P. pallasiana*), тисс (*Taxus baccata*). Редко встречаются кипарис аризонский (*Cupressus arizonica*) и сосна итальянская, или пиния (*Pinus pinea*). Однако две самые крупные пинии в зеленых насаждениях Юго-Восточного Крыма произрастают именно в Рыбачьем (рис. 2).

Оба дерева имеют высоту примерно 16–17 метров, одно – многоствольное, диаметр ствола другого – 75,5 сантиметров. Как аризонские кипарисы, так и пинии можно шире использовать в озеленении, учитывая их отличные декоративные качества и экологические свойства.

Листопадные кустарники выполняют различные функции, но в основном их высаживают в качестве красивоцветущих растений: *Chaenomeles japonica, Hibiscus syriacus, Jasminum nudiflorum, Philadelphus coronarius, Spiraea × vanhouttei, Syringa vulgaris*. Современные исследования позволяют значительно расширить спектр листопадных кустарников для выполнения различных задач зеленого строительства (Клименко и др., 2012, Репецкая и др., 2019). Широко используются вечнозеленые лиственные кустарники в различных композициях: отдельными экземплярами (*Buxus balearica, Euonymus japonica, Laurus nobilis, Nerium oleander*); группами (*Cotoneaster salicifolius, C. turbinatus, Mahonia aquifolium,*

Rosmarinus officinalis, Sarcococca humilis); в живых изгородях (*Berberis soulieana, Ligustrum lucidum, Prunus laurocerasus, Viburnum tinus*). Здесь также отмечены пять видов вечнозеленых деревьев, причем четыре из них встречаются часто. Самое крупное дерево магнолии крупноцветковой (*Magnolia grandiflora*) – около 7 м высотой цветет и плодоносит. Следовательно, местные климатические параметры позволяют выращивать здесь эти теплолюбивые культуры. Необходимо отметить, что в Рыбачьем повсеместно растут трахикарпусы Форчуна (*Trachycarpus fortunei)*, ежегодно плодоносят и дают самосев. Самый старый экземпляр, посаженный в 1962 году (высота – примерно 8 метров), отмечен нами на территории частного дома (рис. 3). Рядом растет самосевный экземпляр, возраст которого 15 лет. Наши сведения подтверждают данные специалистов о возможности ограниченного выращивания здесь теплолюбивых субтропических культур (Антюфеев, 2015).

Рис. 2. Сосны итальянские (*Pinus pinea*) в Рыбачьем

Наибольшее количество видов (26, или 29,2 %) деревьев и кустарников, произрастающих в Рыбачьем, происходят из Средиземноморской флористической области. Сюда относятся хвойные (*Cedrus atlantica, Cupressus sempervirens, Juniperus excelsa, Pinus brutia* var. *pityusa, P. halepensis, P. pallasiana, P. pinea*) и лиственные (*Aesculus hippocastanum, Platanus orientalis, Olea europaea, Quercus ilex*) деревья, дополняющие средиземноморский колорит местных природных ландшафтов. Группы и зеленые изгороди средиземноморских вечнозеленых кустарников (*Buxus sempervirens, Laurus nobilis, Nerium oleander, Prunus laurocerasus, Rosmarinus officinalis*) усиливают впечатление. Все средиземноморские растения находятся в хорошем состоянии. Восточноазиатская флористическая область занимает второе место по видовому разнообразию (15 видов, или 16,9 %). Наиболее многочисленны кустарники: *Chaenomeles japonica, Euonymus japonica, Jasminum nudiflorum, Ligustrum lucidum*. Восточноазиатские растения также находятся в хорошем состоянии. Третье место занимает Ирано-Туранская флористическая область (14 видов, или 15,7 %), все виды которой адаптированы к местным почвенно-климатическим условиям, в полной мере проявляют свои декоративные качества. Виды, происходящие из других флористических областей немногочисленны. Необходимо отметить, что в зеленых насаждениях поселка произрастает значительное количество (34, или 38,2 %) видов природной флоры Крыма: из них 16 – археофиты и 18 – неофиты. Их наличие в различных композициях говорит о том, что крымская флора обладает большим ресурсом декоративных древесных растений, которые могут использоваться в озеленении, учитывая тот факт, что они хорошо переносят почвенно-климатические условия региона.

Рис. 3. Трахикарпус Форчуна (*Trachycarpus fortunei*)в Рыбачьем (частный дом)
а – общий вид; б – плодоносящая ветвь.

Как отмечалось выше, зеленые насаждения выполняют много различных функций в создании комфортной среды населенного пункта. Немаловажным компонентом в его целостной гармоничной структуре является декоративность как всего «зеленого футляра», так и отдельных его компонентов – парков, скверов, аллей, эстетическое восприятие которых напрямую зависит от произрастающих в них растений. Декоративный облик растения слагается из декоративных качеств отдельных его органов, главными из которых являются форма и окраска цветков и соцветий, плодов и соплодий, листьев, ветвей, ствола, текстуры и формы кроны (Рубцов, 1977).

Мы проанализировали декоративные качества древесных растений в зеленых насаждениях Рыбачьего. Более половины (48, или 53,9 %) из них относятся к красивоцветущим растениям. Здесь есть деревья и кустарники с крупными ярковыделяющимися цветками и соцветиями (*Aesculus hippocastanum*, *Buddleja davidii*, *Catalpa begnonioides*, *Magnolia grandiflora*, *Punica granatum*); мелкими цветками, но покрывающую всю поверхность кроны (*Chaenomeles japonica*, *Philadelphus coronarius*, *Pyracantha coccinea*, *Spiraea* × *vanhouttei*, *Tamarix ramosissima*, *T. tetrandra*). Однако утверждение о том, что красивоцветущие деревья еще не нашли должного применения в садовом строительстве, сделанное более сорока лет назад (Рубцов, 1977), актуально и в настоящие дни. Целый ряд специально выведенных садовых форм деревьев, отличающихся особой яркостью окраски цветков, их махровостью, пышным и обильным цветением, к которым относятся, в том числе и плодовые (яблони, груши, вишни, миндаль) практически не используется.

К растениям с декоративными плодами мы отнесли, прежде всего, кизильники (*Cotoneaster*), боярышники (*Crataegus*), пираканту (*Pyracantha coccinea*), магонию (*Mahonia*

aquifolium). Но привлекают внимание также оригинальные плоды софоры (*Styphnolobium japonicum*), эриоботрии (*Eriobotrya japonica*), граната (*Punica granatum*), трахикарпуса (*Trachycarpus fortune*). Увеличение ассортимента растений из родов *Crataegus, Cotoneaster* украсит как парки рекреационных комплексов, так и улицы поселка, учитывая тот факт, что многие кизильники и боярышники сохраняют плоды на ветвях всю осень, иногда практически всю зиму.

К декоративнолиственным мы отнесли только виды с крупными, особо привлекательными листьями, которые выделяются тем или иным образом из общего фона растения (12 видов, или 13,5 %). Используя в зеленых насаждениях деревья с крупными листьями, необходимо учитывать, что в засушливый период некоторые из них, например, катальпы (*Catalpa begnonioides*), теряют тургор, получают ожоги и, как следствие, утрачивают декоративность.

На протяжении всего года сохраняют декоративность 42 (47,2 %) вида древесных растений. Сюда относятся хвойные, а также вечнозеленые и полувечнозеленые лиственные деревья и кустарники, которые всегда привлекают внимание. Многие хвойные деревья отличаются оригинальной декоративной кроной: пинии, кедры, кипарисы. Вечнозеленые лиственные растения создают общий зеленый фон всего объекта или отдельной композиции. Многие из них, в том числе, хорошо переносят формирующую стрижку, что позволяет создавать из них изгороди, бордюры, различные фигуры (*Buxus sempervirens, Viburnum tinus, Prunus laurocerasus, Rosa banksiae*). Деревья, имеющие оригинальную кору ствола, также могут украсить пейзаж: *Arbutus andrachne, Betula pendula, Cupressus arizonica* var. *glabra, Platanus × acerifolia, P. orientalis*.

В современном зеленом строительстве часто используются садовые формы (культивары) древесных растений, которые отличаются от вида формой кроны; окраской листьев; формой, окраской, величиной цветков и плодов, что значительно расширяет возможности ландшафтных архитекторов. В Рыбачьем формовое разнообразие имеют, в основном, хвойные деревья: *Cedrus atlantica* (`Argentea`, `Glauca`), *Cryptomeria japonica* `Elegans`, *Cupressus sempervirens* (`Australis`, `Densus`, `Indica`, `Pyramidalis`), *Picea pungens* `Glauca`, *Taxus baccata* `Fastigiata`. Они могут использоваться в качестве основного и дополнительного ассортимента.

Состояние практически всех видов деревьев и кустарников оценено нами как «хорошее» с учетом того, что большинство из них находятся на территориях рекреационных комплексов и получают необходимый уход (в частности, полив в засушливый летний период). Наличие старых, крупных (для региона) деревьев *Styphnolobium japonicum, Pinus pinea, Cupressus sempervirens* дают основания оценить состояние данных видов как «отличное». Состояние *Calocedrus decurrens*, который страдает от засухи, не смотря на полив, оценили как «удовлетворительное». Поскольку самшит (*Buxus sempervirens*) поражен самшитовой огневкой (*Cydalima perspectalis* Walker) и бересклет (*Euonymus japonica*) поражен бересклетовой щитовкой (*Unaspis euonymi* Comst), мы также оценили состояние этих кустарников как «удовлетворительное». Наличие данных вредителей, в той или иной степени поражающих самшиты и бересклеты отмечено по всему Крыму. Как известно, основными лимитирующими факторами, препятствующими росту и нормальному развитию древесных растений в исследуемом регионе, являются как летняя засуха, так и низкие зимние температуры (для теплолюбивых растений). Все исследуемые нами деревья и кустарники достаточно зимостойки, и даже в экстремально холодную зиму 2005/06 годов значительных повреждений морозами здесь не отмечено (Потапенко, Летухова, Каменских, 2006). Возраст большинства растений (40–60 лет), их хорошее состояние, позволяет утверждать, что сложившийся ассортимент деревьев и кустарников соответствует почвенно-климатическим условиям региона и может быть использован как основной.

Проведенные исследования в поселках, расположенных несколько восточнее Рыбачьего (Судакский городской округ), показали, что видовое разнообразие дендрофлоры в них значительно варьирует: Солнечная Долина – 73, Морское – 137, Новый Свет – 61, Веселое – 10 видов; в городе Судак – 158 видов (Потапенко, Летухова, Клименко, 2018). Деревья и

кустарники, которые хорошо зарекомендовали себя в насаждениях этих населенных пунктов, могут также использоваться для озеленения Рыбачьего.

Дальнейшее формирование зеленой среды поселка должно быть комплексным, с учетом местных почвенно-климатических условий, живописного окружающего ландшафта, а также уже имеющихся здесь зеленых насаждений. Учитывая сложность выращивания деревьев в засушливых условиях Юго-Восточного Крыма, следует очень бережно относиться к любым «возрастным» посадкам. Как отмечают экономисты (Ильичева, 2008), многолетние зеленые насаждения – это ресурсы для взаимодействия с окружающей средой, способные приносить в будущем экономические выгоды, а также снижать экологические и финансовые риски. Также необходимо осуществлять периодические посадки молодых деревьев для поддержания комфортной экологической и эстетической среды поселка в последующие годы.

ВЫВОДЫ

1. Древесная флора зеленых насаждений поселка Рыбачье включает 89 видов древесных растений, относящихся к 68 родам, входящих в 41 семейство. Наиболее представлены в видовом отношении следующие семейства: Rosaceae – 16 видов, Cupressaceae и Pinaceae – по 8 видов, Caprifoliaceae и Oleaceae – по 5 видов; остальные включают 1–3 вида. Массово в Рыбачьем встречаются 8 (9,0 %) видов деревьев и кустарников; часто – 47 (52,8 %), единично – 34 (38,2 %). Массовые виды (*Cupressus sempervirens, Hibiscus syriacus, Jasminum nudiflorum, Mahonia aquifolium, Prunus laurocerasus, Pyracantha coccinea, Rosmarinus officinalis, Viburnum tinus*).

2. Наибольшее количество видов (26, или 29,2 %) дендрофлоры имеют средиземноморское происхождение, все они находятся в хорошем состоянии, полностью адаптированы к местным условиям. В зеленых насаждениях поселка произрастает значительное количество видов (34, или 38,2 %) природной флоры Крыма: из них 16 – археофиты и 18 – неофиты. Их наличие в культурфитоценозах говорит о том, что крымская флора обладает большим ресурсом декоративных древесных растений, которые могут использоваться в озеленении, учитывая тот факт, что местные деревья и кустарники хорошо переносят почвенно-климатические условия региона.

3. По видовому разнообразию преобладают листопадные деревья (23 вида, или 25,8 %). Далее практически в равных процентных соотношениях следуют листопадные кустарники (18 видов, или 20,2 %), хвойные деревья (17 видов, или 19,1 %), вечнозеленые лиственные кустарники (18,0 %). Все жизненные формы древесных растений выполняют важные экологические и эстетические функции. Декоративные качества используемых растений достаточно высокие: с декоративной листвой, плодами и особенно много (53,9 %) красивоцветущих.

4. Состояние практически всех видов деревьев и кустарников Рыбачьего оценено нами как «хорошее», они достаточно зимостойки и засухоустойчивы. Большинство изучаемых растений находятся на территориях рекреационных комплексов и получают необходимый уход (в частности, полив в засушливый летний период). Микроклиматические условия местности позволяют выращивать здесь ряд теплолюбивых культур в декоративных целях (не в промышленных масштабах). Существующий ассортимент деревьев и кустарников может быть использован как основной.

Благодарности. Выражаю глубокую благодарность Ольге Тимошенко за помощь в сборе материала.

Работа выполнена в рамках темы гос. задания №АААА-А19-119012490044-3.

Список литературы

Аннотированный каталог сосен арборетума Никитского ботанического сада / [Составлен Ю. К. Подгорным]. – Ялта: НБС, 1977. – 47 с.

Антюфеев В. В. Агроклиматический потенциал субтропического садоводства в Крыму // Известия Оренбургского государственного университета. – 2015. – № 4 (54). – С. 185–188.

Басенко Д. И., Глухов А. З. Санирующая роль древесной растительности в урбанизированной среде // Донецкие чтения 2016. Образование, наука и вызовы современности: М-лы I Междунар. конф., г. Донецк, 16–18 мая 2016 г., Ростов-на-Дону: Изд. Южного федерального ун-та, 2016. – С. 273.

Галушко Р. В., Горак Ю. С. О результатах интродукции древесных растений в Евпаторийском дендропарке // Бюллетень Никитского ботанического сада. – 2002. – Вып. 84. – С. 53–57.

Габинская М. М., Славич-Приступа С. К. Южный берег Крыма: Путеводитель. – Симферополь: Таврия, 1980. – 192 с.

Дементьев Н. Н, Косяченко П. И. Крым курортный. – Симферополь: Крымиздат, 1960. – 156 с.

Дендрофлора України. Дикорослі та культивовані дерева й кущі. Голонасінні / [За ред. М. А. Кохна, С. І. Кузнецова]. – Київ: Вища школа, 2001. – 207 с.

Дендрофлора України. Дикорослі та культивовані дерева й кущі. Покритонасінні. Частина І: довідник / [За ред. М. А. Кохна]. – Київ: Фітосоціоцентр, 2002. – 448 с.

Дендрофлора України. Дикорослі та культивовані дерева й кущі. Покритонасінні. Частина ІІ: довідник / [За ред. М. А. Кохна, Н. М. Трофименко]. – Київ: Фітосоціоцентр, 2005. – 716 с.

Ена А. В. Природная флора Крымского полуострова. – Симферополь: Н. Оріанда, 2012. – 231 с.

Ильичева Е. В. Отражение экологических обязательств в бухгалтерском учете предприятия // Вестник Челябинского гос. ун-та. Экономика. – 2008. – Вып. 14. – № 7 (108). – С. 118–123.

Исиков В. П., Плугатарь Ю. В. Дикорастущие деревья и кустарники Крым. – Симферополь: ИТ «АРИАЛ», 2018. – 324 с.

Климатический атлас Крыма. – Симферополь: Таврия-Плюс, 2000. – 120 с.

Клименко Н. И., Клименко О. Е., Мороз С. А., Клименко Н. Н. Красивоцветущие кустарники в озеленении Степного Крыма // Вісті біосферного заповідника «Асканія-Нова. – Спец. вип. – 2012. – Т. 14. – С. 138–141.

Методические рекомендации по озеленению новых курортных комплексов на Юго-Востоке Крыма / [Составлены Г. С. Захаренко, Г. Д. Ярославцевым]. – Ялта: ГНБС, 1981. – 36 с.

Потапенко И. Л., Клименко Н. И., Летухова В. Ю. Зеленые насаждения как фактор улучшения качества среды населенных пунктов Юго-Восточного рекреационного района Крыма // Экология городской среды: история, современность и перспективы: Сборник статей Всеросс. науч.-практич. конф. с междунар. участием, г. Астрахань, 25–26 октября 2018 г. – Астрахань: Издательский дом «Астраханский университет», 2018. – С. 141–145.

Потапенко И. Л., Летухова В. Ю., Каменских Л. Н. Итоги перезимовки древесных растений в юго-восточном Крыму в условиях экстремально холодной зимы 2005–2006 г. // Природничий альманах. Серія біологічні науки. – Вип. 8. Збірник наукових праць. – Херсон: ПП Вишемирський, 2006. – С. 192–201.

Потапенко И. Л., Летухова В. Ю., Клименко Н. И. Дендрологическое разнообразие зеленых насаждений городов и поселков Судакского региона (Юго-Восточный Крым) // Биологическое разнообразие Кавказа и Юга России: М-лы XX Юбилейной междунар. науч. конф., посвящ. памяти выдающегося ученого, д. б. н., заслуженного деятеля науки РД и РФ, акад. Российской экологической академии, проф. Гайирбега Магомедовича Абдурахманова, г. Махачкала, 6–8 ноября 2018 г. – Махачкала: Типография ИПЭ РД, 2018. – С. 222–224.

Репецкая А. И., Савушкина И. Г., Леонов В. В., Аливапова С. С., Городняя Е. В., Вишневский С. О., Михайлова О. А. Деревья, кустарники и лианы для озеленения Предгорного Крыма. – Симферополь: Салта, 2019. – 272 с.

Рубцов Л. И. Деревья и кустарники в ландшафтной архитектуре. – Киев: Наукова думка, – 1977. – 270 с.

Савушкина И. Г., Леонов В. В. Перспективные представители семейства Caprifoliaceae A. L. Jussien для озеленения в условиях Предгорного Крыма // Ученые записки Таврического национального университета им. В. И. Вернадского. Серия: Биология. – 2009. – Т. 22 (61). – № 3. – С. 130–139.

Слепых В. В. Антимикробные и ионизирующие свойства древесной растительности под влиянием абиотических факторов: автореф. дис…. докт. биол. наук. – СПб: Санкт-Петербургская лесотехническая академия, 2010. – 38 с.

Современные ландшафты Крыма и сопредельных акваторий / [Науч. ред. Е. А. Позаченюк]. – Симферополь: Бизнес-Информ, 2009. – 672 с.

Тахтаджян А. Л. Флористические области Земли. – Л.: Наука, 1978. – 248 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). Русское издание. – СПб: Мир и семья, 1995. – 992 с.

Ярославцев Г. Д., Захаренко Г. С. Деревья и кустарники для озеленения новых курортов восточной части Большой Алушты // Бюллетень Никитского ботанического сада. – 1980. – Вып. 2 (42). – С. 51– 54.

Potapenko I. L. Ornamental trees and shrubs in Rybachye settlement (South-Eastern Crimea) // Ekosistemy. 2020. Iss. 23. P. 69–83.

The results of studying the ornamental trees and shrubs in green areas of Rybachye settlement (South-Eastern Crimea) are presented. A taxonomic, biomorphological, botanical and geographical analysis of dendroflora was carried out, the frequency of species occurrence was given, and the state of plants was evaluated. Dendroflora includes 89 species belonging to 68 genera of 41 families. The best represented families are: Rosaceae (16 species), Cupressaceae and Pinaceae – 8 species each, Caprifoliaceae and Oleaceae – 5 species each. The other families include 1–3 species. The following trees and shrubs are widespread in Rybachye: *Cupressus sempervirens*, *Hibiscus syriacus*, *Jasminum nudiflorum*, *Mahonia aquifolium*, *Prunus laurocerasus*, *Pyracantha coccinea*, *Rosmarinus officinalis*, *Viburnum tinus*. Most of the species (29.2 %) come from the Mediterranean floristic region. Significant number of species (38.2 %) of natural flora of the peninsular used in cultural phytocenoses indicates that the Crimean flora has a large potential of ornamental woody plants for landscaping, taking into account their good adaptation to local soil and climatic conditions. Deciduous trees prevail in species diversity (25.8 %) in green areas of Rybachy. Deciduous shrubs (20.2%), coniferous trees (19.1%), evergreen deciduous shrubs (18.0%) grow there in practically equal percentages. They play an important ecological and aesthetic role in creating favorable comfortable environment for the settlement. The state of almost all examined trees and shrubs is good: they are quite tolerant to summer drought and periodically repeated low winter temperatures. Most of them are located on the territories of recreational complexes and, therefore, get the necessary care. The microclimate of the region makes it possible to grow some heat-loving crops here for decorative purposes (not on an industrial scale). The existing assortment of trees and shrubs can be used as a basic one.

Key words: ornamental trees and shrubs, settlement Rybachye, South-Eastern Crimea.

Поступила в редакцию 11.05.20

УДК 582.59:581.48 **DOI 10.37279/2414-4738-2020- 23-84-92**

К определению орхидей (Orchidaceae) Сочинского Причерноморья по микроморфологическим признакам семян

Аверьянова Е. А.

Сочинский институт Российского Университета Дружбы Народов, Сочинское отделение Русского географического общества
Сочи, Россия
drjoma2zimovnikova@gmail.com

По итогам предварительных исследований микроморфологии семян орхидей Сочинского Причерноморья составлен ключ для определения по семенам 25 видов и подвидов из 13 родов. Выявлены наиболее ценные для диагностики из описанных ранее признаков строения семян. К ним относятся форма семени, его длина, число клеток, составляющих семенную оболочку, их форма в разных частях оболочки. Форма семени бывает удлинённо-веретеновидной, линейной или баллоновидной у семян Limodorum-типа и грушевидной или булавовидной у семян Orchis-типа. Форма клеток одинакова на всей семенной оболочке либо контрастна – удлиненная в микропилярной и медиальной частях и изодиаметрическая на халазальном полюсе. Этот признак также отличает тип семян. Антиклинальные стенки клеток бывают извитыми или ровными, что наблюдается у разных родов. Периклинальные стенки клеток снабжены скульптурными утолщениями разного рисунка либо рисунок может отсутствовать, этот признак устойчиво характеризует разные роды и даже виды. Частые или редкие штрихи скульптуры, преимущественно прямые или изогнутые, образующие лакуны на границах клеток – эти признаки видоспецифичны. Большой специфичностью обладают относительные размеры, в частности, отношение длины семени к длине зародыша, а также пропорции размеров частей семенной оболочки. Напротив, направленность штрихов скульптуры, присутствие остатков суспензора и степень однородности зародыша на просвет не являются надёжными диагностическими признаками. Ключ полезен в полевых исследованиях при изучении распространения орхидей в период после цветения и до полного рассеивания семян.

Ключевые слова: Orchidaceae, семена орхидей, семенная оболочка, зародыш семени, морфология семян, идентификация семян, определитель орхидей, Сочинское Причерноморье.

ВВЕДЕНИЕ

Сочинское Причерноморье уникально для России по своим климатическим условиям. Это ценнейший в ботаническом отношении регион, характеризующийся полувлажным субтропическим климатом (средние температуры января +5 °C и июля +24 °C), с которым связано распространение лесов колхидского типа.

В последнее время в Сочинском Причерноморье произошли колоссальные изменения, отрицательно влияющие на природные территории. Это определяет актуальность изучения редких и исчезающих видов флоры и фауны региона, в том числе представителей семейства орхидей (Orchidaceae). Большинство видов этого семейства занесены в списки охраняемых растений, в том числе в Красные книги Российской Федерации (Красная книга…, 2008) и Краснодарского края (Красная книга…, 2017), а также охраняются международными документами. Все виды включены в приложение II Конвенции о международной торговле CITES (Convention on International…, 2006), а некоторые в Приложение I Бернской конвенции (Bern Convention…, 1998). Исследования биологии, экологии и распространения отдельных видов орхидей помогут в решении важных вопросов охраны и восстановления их популяций в окрестностях Большого Сочи и на всём Российском побережье Черного моря. Немаловажным аспектом исследований является изучение репродукции орхидей, включая микроморфологию семян.

Впервые выявили таксономическое значение семенных характеристик орхидей Х. Т. Клиффорд и В. К. Смит (Clifford, Smith, 1969). Позже Р. Л. Дресслер (Dressler, 1981)

предложил несколько схем классификации семян орхидей, основанных на морфологических признаках. Многие исследователи отмечают важность изучения семян для таксономии, филогении, фитогеографии и биологии орхидей (например, Arditti et al., 1980; Swamy et al., 2004; Gamarra et al., 2012; Barthlott et al., 2014; Galan et al., 2014; Verma et al., 2014; Güler, 2016; Şeker, Şenel, 2017 и др.). Сведений на эту тему в России было опубликовано не много (Широков и др., 2007; Шибанова, Долгих, 2010; Кириллова, 2015), а в Сочинском Причерноморье исследования семян орхидей до нас не проводили.

Цель исследований – выявление микроморфологических признаков семян орхидей наиболее ценных для их идентификации и составление определителя видов орхидей Сочинского Причерноморья по семенам.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проведены на территории Адлерского, Хостинского, Центрального и Лазаревского районов г. Сочи в период с 2011 по 2019 годы.

Морфология семян изучалась у 25 видов орхидей из 13 родов. Материал собирали в 2–4 и более ценопопуляциях каждого вида. Из одной популяции брали от 3 до 15 образцов. Зрелые семена извлекали из выполненных коробочек, измерения и фотографирование проводили под откалиброванным микроскопом Биолам с камерой Levenhuk800. Калибровку каждого объектива проводили с помощью объект-микрометра ОМП № 592190 (ГОСТ 7513–55). Измерения семян проводили в программе ToupView, обработку результатов проводили в программе Libre-Office-Calc. Результаты морфометрии семян разных видов, а также описание их основных качественных признаков опубликованы ранее (Аверьянова, 2015, 2018, 2019).

Проанализировано от 80 до 120 семян в каждом образце. Фотографии SEM были сделаны М. И. Антипиным на сканирующем электронном микроскопе Cambridge Instruments CamScan-S2 с ускоряющим напряженим 20 кВ и режимом регистрации вторичных электронов. Микроскоп расположен на биологическом факультете МГУ в Москве.

Одновходовый определительный ключ строился по традиционному дихотомическому принципу (Свиридов, 1994).

Названия орхидей даны по обзору П. Г. Ефимова (Efimov, 2020).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

По классификации R. L. Dressler (1993) семена можно разделить на две группы – **Orchis-тип** (*Anacamptis morio* subsp. *caucasica* (K. Koch) H. Kretzschmar, Eccarius et H. Dietr., *A. pyramidalis* (L.) Rich., *Dactylorhiza urvilleana* (Steud.) Baumann et Künkele, *Neotinea tridentata* (Scop.) R. M. Bateman, Pridgeon & M. W. Chase, *Ophrys apifera* Huds., *O. caucasica* Woronow ex Grossh., *O. oestrifera* M. Bieb., *Orchis mascula* (L.) L., *O. militaris* subsp. *stevenii* (Rchb. f.) B. Baumann, H. Baumann, R. Lorenz & Ruedi Peter., *O. provincialis* Balb. ex Lam. & DC., *O. punctulata* Steven ex Lindl., *O. purpurea* subsp. *caucasica* (Regel) B. Baumann, H. Baumann, Lorenz et Peter, *Platanthera bifolia* (L.) Rich., *Serapias orientalis* subsp. *feldwegiana* (H. Baumann et Künkele) Kreutz, *Spiranthes spiralis* (L.) Chevall., *Steveniella satyrioides* (Spreng.) Schltr.) и **Limodorum-тип** (*Cephalanthera damasonium* (Mill.) Druce, *C. longifolia* (L.) Fritsch, *C. rubra* Rich., *Epipactis helleborine* (L.) Crantz, *E. leptochila* subsp. *neglecta* Kümpel, *E. pontica* Taubenheim, *Limodorum abortivum* (L.) Sw., *Neottia nidus-avis* Guett., *N. ovata* (L.) Bluff & Fingerh.).

Основной метод изучения морфологии семян, на основе которого проведена данная работа – световая микроскопия. Она позволяет подробно изучить количественные и качественные характеристики семян. С помощью сканирующей электронной техники удаётся изучить тонкие детали скульптурной структуры наружных поверхностей клеток семенной оболочки (рис. 4 a, b). Тем не менее, возможности сканирующего электронного микроскопа не умаляют значения световой микроскопии, с помощью которой доступны наблюдения внутреннего устройства семенной оболочки, а также формы зародыша, наличия остатков

суспензора и прочих значимых деталей. Сравнение возможностей световой и электронной микроскопии при изучении семян можно видеть на рисунке 1a и 1b.

Форма семенной оболочки значительно варьирует в одном плоде в зависимости от места, где располагалось семя на плаценте (рис. 1a). Наиболее ярко можно проследить морфологические признаки рода и вида у семян с полностью расправленными оболочками. У семян изогнутых, сжатых, укороченных теряется чёткость формы, сложнее наблюдать форму отдельных клеток, их границ, характер скульптурных утолщений. Эти отклонения значительно влияют и на количественные характеристики семян, в частности, на размеры. Укороченных и изогнутых семян в каждом плоде, пожалуй, не меньше, чем хорошо расправленных.

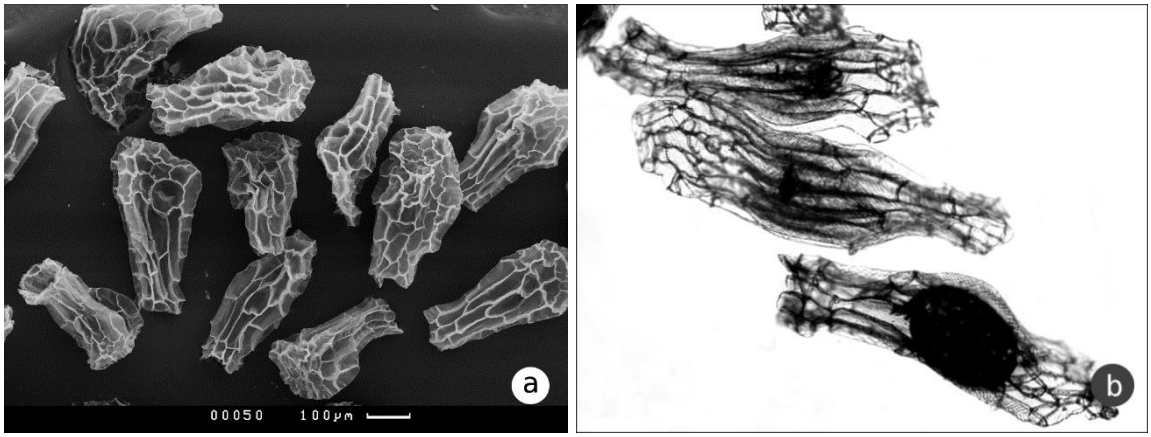


Рис. 1. Строение семян *Anacamptis morio* subsp. *caucasica*
a – фотография, сделанная на электронном сканирующем микроскопе; видны извитые антиклинальные стенки клеток, b – микрофотография, сделанная на световом микроскопе; видны детали строения зародыша, частые косые штрихи скульптуры.

Форма семени веретеновидной (рис. 2a) считается в случае плавного сужения оболочки семени к полюсам с максимальной шириной в области расположения зародыша. Линейное семя (рис. 2b) удлинённое, имеет поперечник, одинаковый почти на всём его протяжении, с резко обрубленным микропилярным концом и округлённым халазальным.

Баллонообразное семя (рис. 3a) имеет значительную ширину и плавное закругление к полюсам. Грушевидной (рис. 3b) мы считаем форму семени, при которой максимум ширины приходится на халазальную область, при этом оболочка значительно шире зародыша. Булавовидное семя (рис. 1b) также максимально в ширину в халазальной части, но ширина семенной оболочки почти не превышает ширину зародыша.

Довольно высокой специфичностью, на наш взгляд, обладает относительный размер зародыша (ОРЗ). Этот показатель, равный отношению длины семени к длине зародыша, демонстрирует стойкие различия не только на родовом уровне, но часто и на уровне вида.
У многих видов наружные поверхности периклинальных стенок клеток семенной оболочки снабжены утолщениями в виде более-менее густо расположенных прямых или изогнутых штрихов (рис. 4a). По отсутствию скульптурных утолщений (рис. 4b), в числе других качественных и количественных признаков, мы отличаем семена Limodorum-типа от семян Orchis-типа. При этом в последней группе описанные скульптурные утолщения могут присутствовать либо нет.

У видов родов *Neotinea, Ophrys, Platanthera, Serapias, Steveniella, Anacamptis* видны чёткие частые штрихи скульптурных утолщений (рис. 4a, 1b), у *Spiranthes spiralis* такие утолщения отличаются редкостью расположения (рис. 5a). У видов *Dactylorhiza* штрихи скульптуры также редкие (рис. 5b), могут присутствовать или нет. Род *Orchis* не имеет ярко

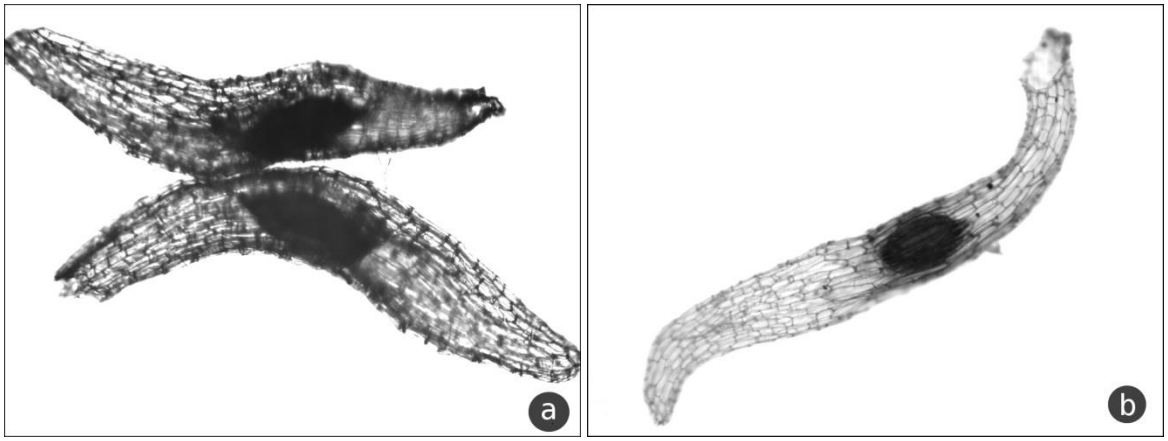


Рис. 2. Веретеновидная и линейная форма семян
a – веретеновидная (*Epipactis pontica*), b – линейная (*Cephalanthera longifolia*).

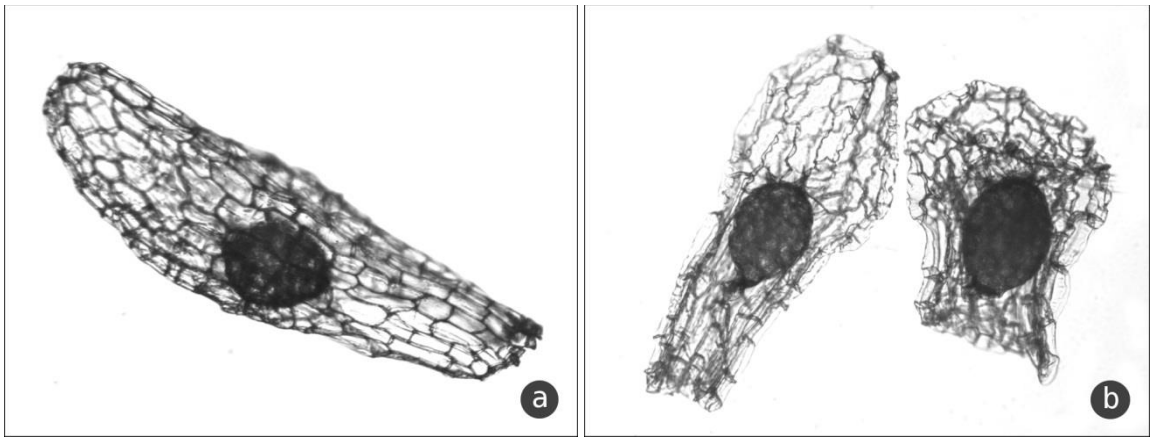


Рис. 3. Баллонообразная и грушевидная форма семени
a – баллонообразная форма (*Neottia ovata*), b – грушевидная форма (*Orchis provincialis*).

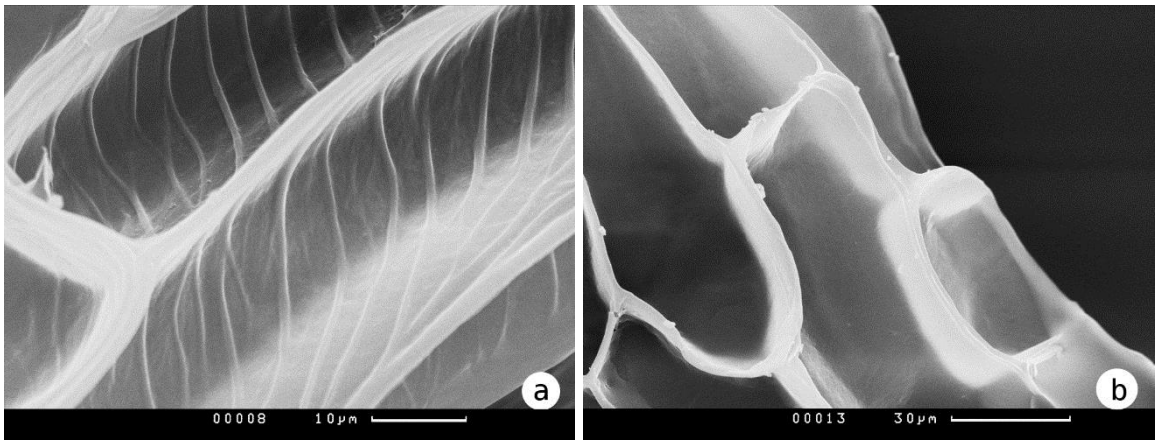


Рис. 4. Структура поверхности периклинальных стенок клеток
семенной оболочки
a – *Ophrys caucasica*, косые штрихи скульптуры поверхности, b – *Orchis purpurea* subsp. *caucasica*, отсутствие скульптуры поверхности.

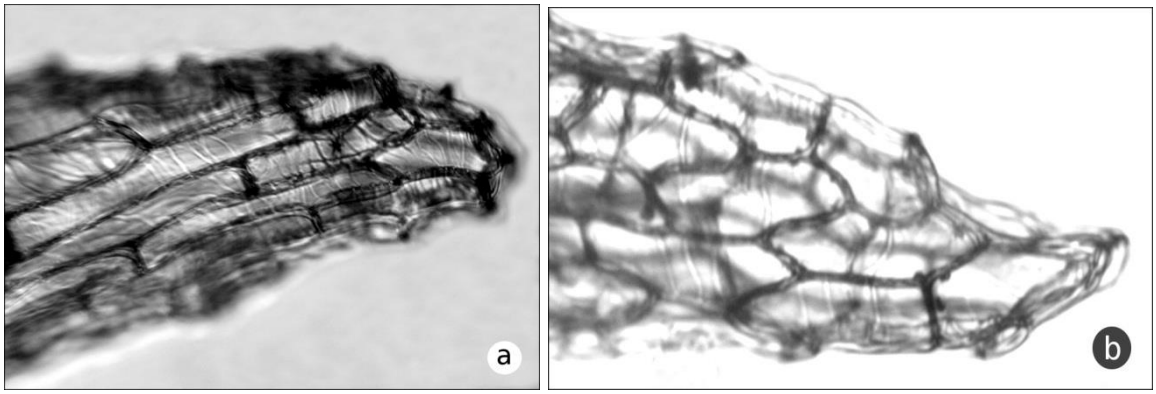


Рис. 5. Редкие штрихи скульптуры поверхности периклинальных стенок клеток оболочки семени
a – *Spiranthes spiralis*, b – *Dactylorhiza urvilleana.*

выраженных скульптурных утолщений (рис. 4b), здесь лишь изредка можно наблюдать неясные разводы (как у *O. militaris* subsp. *stevenii*), означающие, возможно, неравномерность толщины клеточной стенки. На таксономическом уровне ниже рода скульптурные утолщения стремительно теряют специфичность, отличить по ним близкие виды не всегда возможно.

Ключ для определения 25 видов орхидей низкогорной зоны Сочинского Причерноморья по семенам представлен ниже. Для использования ключа необходимо иметь образцы семян в количестве не менее нескольких десятков (а лучше сотен), взятых после начала диссеминации, то есть вполне сформированных. Семена заливают 96 % этиловым спиртом либо смесью спирта с глицерином в пропорции 1:1, но возможно вести определение и в воздухе, просто расположив семена на предметном стекле, накрыв покровным или не накрывая. При микроскопировании достаточно светового микроскопа с 100–300-кратным увеличением. Использование портативного микроскопа позволяет вести определение даже в полевых условиях. Однако необходимо иметь возможность измерить семена в поле зрения микроскопа, для этого микроскоп должен быть откалиброван. Относительный размер зародыша (ОРЗ, отношение длины семени к длине зародыша) может быть определён глазомерно либо вычислен по результатам измерений. Обычно для упрощения процедуры определения выбирают наиболее расправленные семена, содержащие максимально развитый зародыш; семена, сильно смятые и искажённые по форме, что определяется их положением внутри плода, как правило, для определения малопригодны. В связи с этим все количественные показатели, используемые в ключе, касаются именно таких, хорошо расправленных, семян. Качественные признаки, разумеется, тоже наиболее отчётливо видны на хорошо оформленных семенах.

В полевых исследованиях иногда есть возможность, в зависимости от степени сохранности найденного образца, предварительно оценить принадлежность его к тому или иному роду. Это касается исследований, которые проводят в период после окончания цветения и до полного отмирания надземной части растений. В таких случаях наиболее ценными наблюдениями будут форма плодов, их взаимное расположение и ориентация на стебле, форма и относительные (к плодам) размеры прицветных листьев, и некоторые другие признаки. В нашем ключе лишь однажды возникла необходимость привлечь ориентацию плодов на стебле, так же, как и цвет семян.

Ключ может оказаться полезным также в редких случаях при затруднениях в определении какого-либо гербарного образца (если сохранились семена).

Ключ для определения орхидей Сочинского Причерноморья по семенам

1 (21) Скульптура поверхности периклинальных стенок клеток семенной оболочки представлена чёткими штрихами, поперечными, продольными или косыми (рис. 1b).

2 (5) Скульптура редкая, от 2–3 до 8 штрихов в одной клетке.

3 (4) Штрихов скульптуры 5–8 в одной клетке (рис. 3a), скульптура есть в каждой клетке; длина семени в среднем 300–500 мкм ..... ***Spiranthes spiralis***
4 (3) Штрихи скульптуры крайне редкие (рис. 3b), по 1–3 в одной клетке; скульптура есть не в каждой клетке; длина семени в среднем 1200 мкм ..... ***Dactylorhiza urvilleana***
5 (2) Скульптура частая, до нескольких десятков штрихов в одной клетке.
6 (7) Форма семени веретеновидная, число клеток оболочки вдоль семени 9–11 ... ***Platanthera bifolia***
7 (6) Форма семени булавовидная или грушевидная.
8 (13) Антиклинальные стенки халазальной части семени извитые (рис. 2a, 5b).
9 (10) Длина семени в среднем 600 мкм ..... ***A. morio*** subsp. ***caucasica***
10 (9) Длина семени в среднем 460 мкм.
11 (12) Относительный размер зародыша (ОРЗ) больше 3. Штрихи скульптуры частые и ровные, расстояния между ними одинаковы и близки к толщине штриха ..... ***Serapias orientalis*** subsp. ***feldwegiana***
12 (11) ОРЗ меньше 3, чаще 2. Штрихи скульптуры почти всегда расположены реже, на расстоянии 2–3–5-кратной толщины штрихов друг от друга, штрихи часто изогнуты ..... ***Anacamptis pyramidalis***
13 (8) Антиклинальные стенки халазальной части семени прямые (рис. 3a, 5a).
14 (15) ОРЗ равен 2–3. Штрихи скульптуры халазальной части семени большей частью дуговидные, часто разветвляются, образуя вилки (рис. 6a) ..... ***Neotinea tridentata***
15 (14) ОРЗ = 5–8. Штрихи скульптуры халазальной части семени более ровные.
16 (17) ОРЗ = 6–8. Скульптура по бокам медиальной части семени образует просветы-лакуны в числе 6–8 на одной клетке (рис. 6b)..... ***Steveniella satyrioides***
17 (16) ОРЗ = 5. Просветы-лакуны не выявляются.
18 (19) Халазальная часть семени длиннее микропилярной в большинстве клеток. Число изодиаметрических клеток халазальной части семени – около 6 ..... ***Ophrys apifera***
19 (18) Халазальная часть семени по длине равна микропилярной в большинстве клеток. Число изодиаметрических клеток халазальной части семени – около 10–16.
20 (21) Форма семени чаще грушевидная, длина семени в среднем 450 мкм, число изодиаметрических клеток халазальной части семени – около 16 ..... ***O. caucasica***
21 (20) Форма семени чаще булавовидная, длина семени в среднем 670 мкм, число изодиаметрических клеток халазальной части семени – около 10 ..... ***O. oestrifera***
22 (1) Скульптура поверхности периклинальных стенок клеток семенной оболочки не выражена.
23 (32) Число клеток вдоль семени 5–8. Клетки семенной оболочки контрастные: удлинённые в микропилярной и медиальной областях клеточной оболочки и почти изодиаметрические на халазальном полюсе клетки (рис. 3 a, b).
24 (29) Форма семени чаще булавовидная. Халазальная часть семени равна по ширине микропилярной части.
25 (28) Зародыш окружён желтоватым слоем кутикулы под семенной оболочкой. Граница кутикулы отчётливо видна в халазальной части семени. Антиклинальные стенки клеток халазальной части семени извитые, волнистые.
26 (27) ОРЗ = 2–2,5. Длина семени в среднем 330 мкм ..... ***O. punctulata***
27 (26) ОРЗ = 3–5. Длина семени в среднем 450 мкм ..... ***O. militaris*** subsp. ***stevenii***
28 (25) Граница кутикулы вокруг зародыша в халазальной части семени не видна. Волнистость антиклинальных стенок клеток халазальной части семени не выражена ..... ***Orchis purpurea*** subsp. ***caucasica***
29 (24) Форма семени чаще грушевидная. Халазальная часть шире микропилярной в 1,5–2 раза.
30 (31) Халазальная часть семенной оболочки заметно длиннее микропилярной. Длина семени в среднем 370 мкм ..... ***O. mascula***
31 (30) Халазальная часть семенной оболочки короче микропилярной. Длина семени в среднем 340 мкм ..... ***O. provincialis***

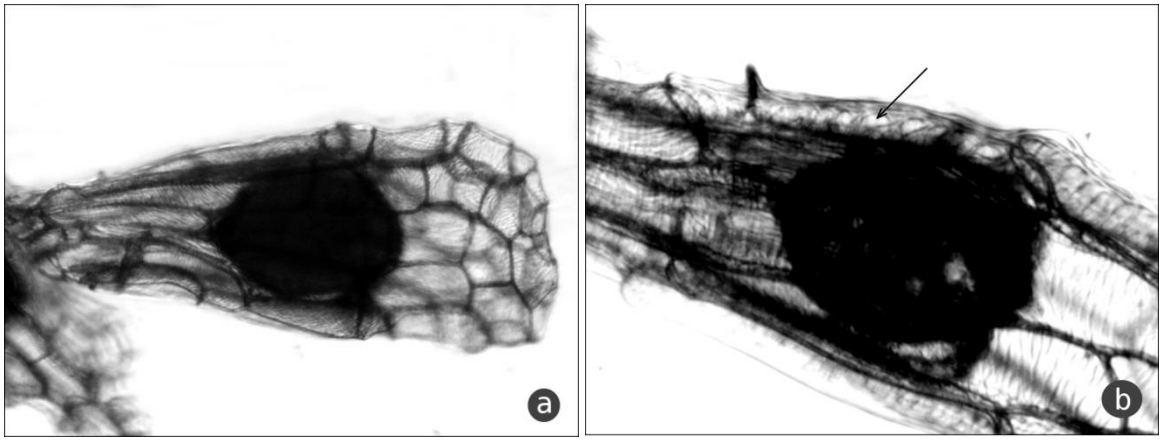


Рис. 6. Детали скульптуры периклинальных стенок клеток оболочки
a – дуги и развилки (*Neotinea tridentata*), b – просветы-лакуны, одна из них показана стрелкой (*Steveniella satyrioides*).

32 (23) Число клеток вдоль семени 10–30. Клетки семенной оболочки практически все почти изодиаметрические или коротко-прямоугольные (рис. 5 a, b, 6a).
33 (44) Форма семени линейная либо удлинённо-веретеновидная.
34 (39) Форма семени чаще линейная, встречается и веретеновидная. Цвет семян сероватый. Плоды на стебле ориентированы вертикально вверх.
35 (36) ОРЗ больше 6. Число клеток вдоль семени более 30.....***Cephalanthera longifolia***
36 (35) ОРЗ меньше 5. Число клеток вдоль семени 25 и менее.
37 (38) Число клеток вдоль семени 20–25.....***C. damasonium***
38 (37) Число клеток вдоль семени 15–17.....***C. rubra***
39 (34) Форма семени веретеновидная, линейной не бывает. Цвет семян ярко-коричневый. Плоды на стебле поникшие.
40 (41) Длина семени в среднем 1400 мкм. Число клеток вдоль семени 33–40 .....***Epipactis helleborine***
41 (40) Длина семени менее 1200 мкм. Число клеток вдоль семени менее 30.
42 (43) ОРЗ = 6. Длина семени в среднем не более 1200. Число клеток вдоль семенной оболочки 20–26..... ***E. leptochila*** subsp. ***neglecta***
43 (42) ОРЗ = 5. Длина семени в среднем 900 мкм. Число клеток вдоль семенной оболочки обычно 17–30 ..... ***E. pontica***
44 (33) Форма семени баллонообразная либо коротко-булавовидная.
45 (46) ОРЗ = 8. Длина семени более 1000 мкм. Число клеток в длину 30–34.....***Limodorum abortivum***
46 (45) ОРЗ = 4–6. Длина семени менее 800 мкм. Число клеток вдоль семени 8–19.
47 (48) ОРЗ = 4. Число клеток вдоль семени 8–12. Клетки прямоугольные... ***Neottia nidus-avis***
48 (47) ОРЗ = 5–6. Число клеток вдоль семени 12–19. Клетки преимущественно неправильной изодиаметрической формы..... ***N. ovata***

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенного исследования микроморфологии семян получен инструмент для изучения распространения орхидей после периода цветения (в случае успешного плодоношения). Вместе с тем, выявлены наиболее ценные для диагностики характеристики строения семян. Прежде всего, это форма семени, его размер, число клеток, составляющих семенную оболочку, их форма в разных областях оболочки, характер смежных антиклинальных стенок клеток и скульптурных утолщений периклинальных стенок. Форма семени бывает удлинённо-веретеновидной, линейной или баллоновидной у семян Limodorum-

типа и грушевидной или булавовидной у семян Orchis-типа. Форма клеток одинакова на всей семенной оболочке либо контрастна – удлиненная в микропилярной и медиальной частях и изодиаметрическая на халазальном полюсе. Этот признак также отличает тип семян. Антиклинальные стенки клеток бывают извитыми или ровными, что наблюдается у разных родов. Периклинальные стенки клеток снабжены скульптурными утолщениями разного рисунка либо рисунок может отсутствовать, этот признак устойчиво характеризует разные роды и даже виды. Частые или редкие штрихи скульптуры, преимущественно прямые или изогнутые, образующие лакуны на границах клеток либо нет – эти признаки видоспецифичны.

Определённую ценность имеют относительные размеры семян, в частности, отношение длины семени к длине зародыша (ОРЗ), а также относительные размеры областей семени – микропилярной части, медиальной, где расположен зародыш, и халазальной.

Направленность штрихов скульптуры (вдоль клетки оболочки, поперёк или косо) слишком варьирует даже для семян одной популяции, не считая отличий в разных частях ареала, и потому для диагностики использована быть не может.

Остатки суспензора, как правило, присутствуют в семенах почти всех видов, а вот выступ на верхушке зародыша отмечен только у видов Limodorum-типа, да и то не у всех.

Цвет семян лишь иногда помогает определению. Вид зародыша на просвет, который может быть мелкозернистой структуры или составленным из крупных округлых образований, бывает разным у одного и того же вида.

Ключ полезен в полевых исследованиях при изучении распространения орхидей в период после цветения и до полного рассеивания семян.

Учитывая значимость и полезность характерных признаков строения семенной оболочки и зародыша семени орхидей для выяснения филогенетических связей и для практического применения в диагностике в полевых условиях, мы должны признать необходимость расширения этих аспектов знания об орхидеях.

Благодарности. Автор выражает искреннюю благодарность Максиму Игоревичу Антипину, изготовившему SEM-фотографии семян орхидей, а также Елене Леонидовне Макаровой за помощь в сборе материала.

Список литературы

Аверьянова Е. А. Морфология семян некоторых видов орхидных (Orchidaceae) Сочинского Причерноморья // Экосистемы. – 2015. – Вып. 4. – С. 52–57.

Аверьянова Е. А. Морфология семян некоторых видов орхидей (Orchidaceae) Западного Закавказья // Экосистемы. – 2018. – Вып. 16 (46). – С. 87–93.

Аверьянова Е. А. Морфология семян представителей рода *Neottia* Guett. (Orchidaceae) в Сочинском Причерноморье // Заповедники – 2019: биологическое и ландшафтное разнообразие, охрана и управление. Мат. IX Всеросс. науч.-практич. конф. (Симферополь, 9–11 октября 2019 г.). – Симферополь: ИТ АРИАЛ, 2019. – С. 221–225.

Кириллова И. А. Морфометрический анализ и качество семян орхидных на северной границе распространения // Охрана и культивирование орхидей: матер. X Междунар. науч.-практич. конф. (Минск, Беларусь, 1–5 июня 2015 г.). – Минск: А. Н. Вараксин, 2015. – С. 84–88.

Красная книга Краснодарского края. Растения и Грибы. III издание / [Отв. ред. С. А. Литвинская]. – Краснодар: адм. Краснодарского края, 2017. – 850 с.

Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. – 855 с.

Куропаткин В. В., Ефимов П. Г. Конспект родов *Anacamptis, Neotinea* и *Orchis* s. str. (Orchidaceae) флоры России и сопредельных стран с обзором проблемы подразделения *Orchis* s. l. на отдельные роды // Ботанический журнал, 2014. – Т. 99, № 5. – С. 555–593.

Свиридов А. В. Типы биодиагностических ключей и их применение. – М.: Зоологический музей МГУ, 1994. – 110 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). – СПб.: Мир и семья–95, 1995. – 992 с.

Шибанова Н. Л., Долгих Я. В. Морфометрическая характеристика семян и реальная семенная продуктивность редких видов орхидных Предуралья // Вестник Пермского университета. Серия Биология. – 2010. – Вып. 2. – С. 4–6.

Широков А. И., Крюков Л. А., Коломейцева Г. Л. Морфометрический анализ семян некоторых видов орхидных Нижегородской области // Вестник ТвГУ. Серия Биология и экология. – 2007. – Вып. 4, № 8 (36). – С. 205–208.

Arditti J., Michaud J. D., Healey P. L. Morphometry of orchid seeds. 2. Native California and related species of Calypso, Cephalanthera, Corallorhiza and Epipactis // American Journal of Botany. – 1980. – Vol. 67. – P. 347–365.

Barthlott W., Große-Veldmann B., Korotkova N. Orchid seed diversity: A scanning electron microscopy survey. – Berlin: Botanic Garden and Botanical Museum Berlin-Dahlem. – Englera 32, 2014. – 245 p.

Bern Convention / Convention de Berne (Appendix/Annexe I), 19.IX.1979.

Chase M. W., Cameron K. M., Freudenstein J.V., Pridgeon A. M., Salazar G., Berg C., Schuiteman A. An updated classification of Orchidaceae // Botanical Journal of the Linnean Society. – 2015. – 177. – P. 151–174.

Clifford H. T., Smith W. K. Seed morphology and classification of Orchidaceae // Phytomorphology. – 1969. – 19. – P. 133–139.

Convention on International Trade in Endagered Species of Wild Fauna and Flora (CITES, Appendix II). – 2006.

Delforge P. Orchids of Europe, North Africa and the Middle East (3rd ed.). – London: A and C Black Publishers Ltd., 2006. – 640 p.

Dressler R. L. Phylogeny and classification of the orchid family. – Portland, Oregon: Dioscorides Press, 1993. – 278 p.

Efimov P. G. Orchids of Russia. Annotated checklist and geografic distribution // Nature Conservation Research. Заповедная наука – 2020. – 5(Suppl.1).

Galán C. P, Seligrat I., Ortúñez E., Gamarra R., Vivar A., Scrugli A. A study of seed micromorphology in the genus *Ophrys* (Orchidaceae) // Anales del Jardín Botánico de Madrid. – 2014. – 71 (2). – P. 215– 224.

Gamarra R., Ortúñez E., Galán P., Guadaño V. Anacamptis versus *Orchis* (Orchidaceae): seed micromorphology and its taxonomic significance // Plant Systematics and Evolution. – 2012. – 298 (3) – P. 597–607.

Güler N. Seed micromorphology of *Orchis* Tourn. ex L. (Orchidaceae) and allied genera growing in Edirne province, Turkey // PhytoKeys. – 2016 – 68. – P. 9–25.

Şeker, Ş., Şenel, G. Comparative seed micromorphology and morphometry of some orchid species (Orchidaceae) belong to the related Anacamptis, Orchis and Neotinea genera // Biologia. – 2017. – Vol. 72, N 1. – P. 14–23.

Swamy K. K, Kumar H. N. K., Ramakrishna T. M., Ramaswamy S. N. Studies on seed morphometry of epiphytic orchids from Western Ghats of Karnataka // Taiwania. – 2004. – 49. – P. 124–40.

Verma J., Sharma K., Thakur K., Sembi J. K., Vij S. P. Study on seed morphometry of some threatened Western Himalayan orchids // Turkish Journal of Botany – 2014. – 38. – P. 234–251.

Averyanova E. A. Definition of orchids (Orchidaceae) of the Sochi Black Sea Region by micromorphological characteristics of seeds // Ekosistemy. 2020. Iss. 23. P. 84–92.

According to the results of preliminary studies of the micromorphology of orchids seeds in the Sochi Black Sea region, a key has been compiled to identify 25 species and subspecies from 13 genera by seed. The most valuable features of seed structure for diagnosis were identified from the previously described characteristics: seed shape, its length, the number of cells in testa, their shape in different parts of testa. Limodorum-type seeds have fusiform, linear or balloon-shape and Orchis-type seeds are pear-shaped or club-shaped. The shape of the cells is the same throughout the testa or contrasting one – elongated in the micropylar and medial parts and isodiametric at the chalazal pole. This trait also distinguishes the type of seed. Some genera are characterized by convoluted or smooth anticlinal cell walls. The periclinal walls of the cells have sculptural thickenings of different patterns, or no pattern. This feature consistently characterizes different genera and even species. Frequent or rare stripes of the sculpture, mostly straight or curved, forming gaps at the borders of cells or not – these features are species-specific. Relative sizes, in particular, the ratio of the length of a seed to the length of an embryo, as well as the proportion of sizes of parts of seed coats have great specificity. On the contrary, orientation of the strokes of the sculpture, the presence of suspension residues and the degree of homogeneity of an embryo are not reliable diagnostic features. The key is useful for field researches for studying the distribution of orchids in the period after flowering and until the seeds are completely dispersed.

Key words: Orchidaceae, orchid seeds, testa, embryo, seed morphology, seed identification, the key to determine orchids, Sochi Black Sea coast.

Поступила в редакцию 25.04.20

УДК 581.8:576.88(292.471)

Анатомические особенности гемипаразита *Odontites luteus* (Orobanchaceae) в условиях Предгорного Крыма

Просянникова И. Б., Бодько Д. В.

Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского
Симферополь, Республика Крым, Россия
aphanisomenon@mail.ru, bodko.darya@bk.ru

В результате исследований, проведённых в течение вегетационного периода 2019 года на степных склонах в южных окрестностях села Левадки и поселка Чистенькое (Республика Крым, Симферопольский р-н.), получены новые данные по численности гемипаразита *Odontites luteus* (L.) Clairv. (Orobanchaceae). Составлен перечень видов растений, предпочитаемых в качестве растений-хозяев полупаразита. Среди них выявлены такие виды, как: *Artemisia taurica* Willd., *A. absinthium* L., *Satureja taurica* Velen., *Reseda lutea* L., *Xeranthemum annuum* L., *Plantago lanceolata* L., виды рода *Euphorbia* L., но наиболее часто встречающимися питающими растениями для *O. luteus* явились: *Teucrium chamaedrys* L., *T. polium* L., *Festuca valesiaca* Schleich. ex Gaudin. В результате анатомических исследований вегетативных органов *O. luteus* получены новые сведения, демонстрирующие структурные особенности полупаразита. Корень у *O. luteus* является гаусториальным органом, выполняющим функции внедрения в корневую систему растений-хозяев для отсасывания воды и минеральных веществ. В начале фазы бутонизации растений корень *O. luteus* покрыт ризодермой с вытянутыми в тангентальном направлении клетками, наружные стенки которых значительно утолщены, а в середине фазы бутонизации (конец июля – начало августа) в корне начинает закладываться перидерма. Обнаружено, что корень в конце вегетации покрывается перидермой, выполняющей защитную функцию в засушливых почвенных условиях степи. В центре корня *O. luteus* располагается диархная первичная система. Выявлено, что анатомическое строение стебля имеет типичный для однолетних двудольных травянистых растений тип с развитыми признаками ксероморфности. Снаружи стебель покрыт эпидермой с кутикулой, образующей единичные волоски, тангентальные стенки клеток эпидермы значительно утолщены. Наличие в паренхиме первичной коры стебля *O. luteus* четко выраженного слоя крахмалоносного влагалища (эндодермы) и отложение в нем запасных питательных веществ, вероятно, связано с полупаразитическим образом жизни растения. В фазе массового цветения и плодоношения план анатомического строения стебля *O. luteus* принципиально не меняется. Клетки эпидермы листа имеют утолщенные наружные стенки с хорошо развитой кутикулой. Снаружи лист покрыт простыми трихомами. В листе помимо главной жилки имеется множество мелких жилок. Над центральной жилкой, представленной закрытым коллатеральным проводящим пучком, располагается колленхима, которая позволяет листу складываться и таким образом экономить влагу в засушливый период. Мезофилл листа однородный (диффузный) изолатерального типа, клетки мезофилла обильно заполнены хлоропластами, имеющими вытянутую форму. Исходя из анатомического строения вегетативных органов, *O. luteus* можно отнести к экологической группе ксеромезофиты.

Ключевые слова: цветковый гемипаразит *Odontites luteus,* численность, анатомическое строение, вегетативные органы, Предгорный Крым.

ВВЕДЕНИЕ

Предгорный Крым – это регион, соответствующий Лесостепному округу пушистодубовых лесов и луговых степей Горнокрымской подпровинции Средиземноморской лесной области. Рельеф, климат, разнообразие сосудистых растений и большой набор экотопов Предгорного Крыма создают благоприятные условия для развития как растений-хозяев, так и трофически тесно связанных с ними растений-паразитов. По подсчётам Э. С. Терехина (1973) из 269 тысяч видов цветковых растений, описанных на нашей планете, приблизительно 33 тысячи видов живут благодаря паразитизму. Как и любые паразиты, они принимают участие в регуляции численности популяций своих хозяев, тем самым оказывая определенное влияние на формирование и стабильность природных биоценозов. В антропогенных сообществах численность паразитов часто выходит из-под контроля естественных биологических регуляторных механизмов, что может причинять существенный вред хозяйственной деятельности человека (Бейлин, 1967; Teryokhin, 1997; Жук, 2001).

Наряду с этим многие паразитические растения издавна используются как ценные медоносные и лекарственные растения. Например, зубчатка желтая (*Odontites luteus* (L.) Clairv.) из семейства Заразиховые (Orobanchaceae) обладает лекарственными (гипототоническими, кардиотоническими, гепатопротекторными, анальгезирующими) свойствами и является отличным медоносом. Данный представитель встречается в Крыму довольно редко и растет на луговых, степных и каменистых склонах почти во всех природных зонах полуострова (Определитель…, 1972). Эколого-морфологическая характеристика *O. luteus* приведена у В. Н. Голубева (1996): средиземноморско-евроазиатский степной вид, аэропедофит, яровой однолетник, полупаразит, летне-зеленый, безрозеточные позднелетне-среднеосенний вид, гелиофит, гликофит, встречается редко.

Цель работы – изучить анатомические особенности полупаразита *O. luteus* в условиях Предгорного Крыма.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования полупаразита зубчатки желтой (*Odontites luteus* (L.) Clairv.) проводились в течение вегетационного периода 2019 года на степных склонах в южных окрестностях села Левадки и поселка Чистенькое Симферопольского района Республики Крым (рис. 1). На пробной площади, составляющей 400 м², нами были случайным образом выделены 30 учетных площадок площадью по 1 м². На каждой учетной площадке в течение вегетационного периода с периодичностью в 30 дней производился подсчет особей *O. luteus*.

Рис. 1. Карта-схема локализации пробной площади, вид отдельного участка этой площади и *Odontites luteus* (L.) Clairv. (Orobanchaceae) (https://www.google.ru/maps)

Фиксация материала. Растительный материал, предназначенный для анатомического исследования, был предварительно препарирован на части: корни, листья, стебли (рис. 2). Подготовленный материал помещали в марлевые мешочки и хранили в банках с фиксатором,

предварительно указав дату заложения. Был использован фиксатор следующего состава: спирт (96 %) – 13 мл; глицерин – 0,5 мл; дистиллированная вода – 5 мл (Барыкина, 2004). Зафиксированный материал хранили в тёмном месте, защищённом от прямого попадания солнечных лучей при комнатной температуре. Полученные микроскопические срезы вегетативных органов растения окрашивали красителем флюороглюцином с соляной кислотой.

Рис. 2. Фиксируемый материал *Odontites luteus*
a – корни, *b* – листья, *c* – стебли.

Фотофиксацию анатомических срезов вегетативных органов *O. luteus* проводила Бодько Д.˚В. с помощью фотонасадки, установленной на микроскоп медицинский прямой CX31RTSF, Olympus (Филиппины). Микроскопическая техника и оргтехника была приобретена в рамках реализации проекта Программы развития «Разработка сетевой образовательной программы по направлению подготовки 06.06.01 Биологические науки, направленности 03.02.08 Экология». Видовые названия высших растений приведены в соответствии с интерактивной международной сводкой «The Plant List» (http://www.theplantlist.org).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В природном растительном покрове пробной площади и ее окрестностей на карбонатных черноземах сочетаются остатки луговых и петрофитных степей, разреженные кустарниковые и лесные сообщества с участием *Quercus pubescens* Willd, *Pinus nigra* subsp. *pallasiana* (Lamb.) Holmboe, *Fraxinus excélsior* L. и других. Обезлесенные пространства между островными дубравами заняты луговыми и петрофитными степями; из ксерофильных полукустарничков и разнотравья встречаются следующие виды: *Festuca valesiaca* Schleich. ex Gaudin, *Bothriochloa ischaemum* (L.) Keng, *Teucrium chamaedrys* L., *Asphodeline taurica* (Pall.) Endl., а также виды родов *Thymus* L., *Achillea* L., *Euphorbia* L., *Paeonia* L., *Stipa* L. и другие.

Динамика численности *O. luteus*, исследованная на пробной площади в 2019 году, отражена в данных таблицы 1. Согласно ее данным, среднее значение численности растений полупаразита на учетных площадках составило 12,96 (август) и 10,53 (сентябрь) шт./м², соответственно. Таким образом, можно сделать вывод, что количество особей *O. luteus* в августе незначительно превышает показатель среднего количества в сентябре и в целом среднее количество особей *O. luteus* за вегетационный сезон составило 11,75 шт./м². Составлен перечень видов растений, предпочитаемых *O. luteus* в качестве растений-хозяев. Среди них выявлены такие виды, как: *Artemisia taurica* Willd.), *A. absinthium* L., *Satureja taurica* Velen., *Reseda lutea* L., *Xeranthemum annuum* L., *Plantago lanceolata* L., виды рода *Euphorbia* L., но наиболее часто встречающимися питающими растениями для *O. luteus* явились: *Teucrium chamaedrys* L., *T. polium* L., *Festuca valesiaca* Schleich. ex Gaudin.

Таблица 1

Динамика численности особей *Odontites luteus* на пробной площади в 2019 году

Среднее количество особей на 1 м², шт.		
06.08.19	03.09.19	За весь вегетационный сезон
12,96±2,15	10,53±1,75	11,75±2,04

Корень. У *O. luteus* корень представляет собой гаусториальный орган, выполняющий функцию внедрения в корневую систему растений-хозяев для отсасывания воды и минеральных веществ. Анализ анатомического строения вегетативных органов полупаразита показал, что в начале фазы бутонизации растений корень *O. luteus* покрыт ризодермой с вытянутыми в тангентальном направлении клетками, наружные стенки которых значительно утолщены. В середине фазы бутонизации (конец июля – начало августа) в корне начинает закладываться вторичная покровная ткань – перидерма (рис. 3).

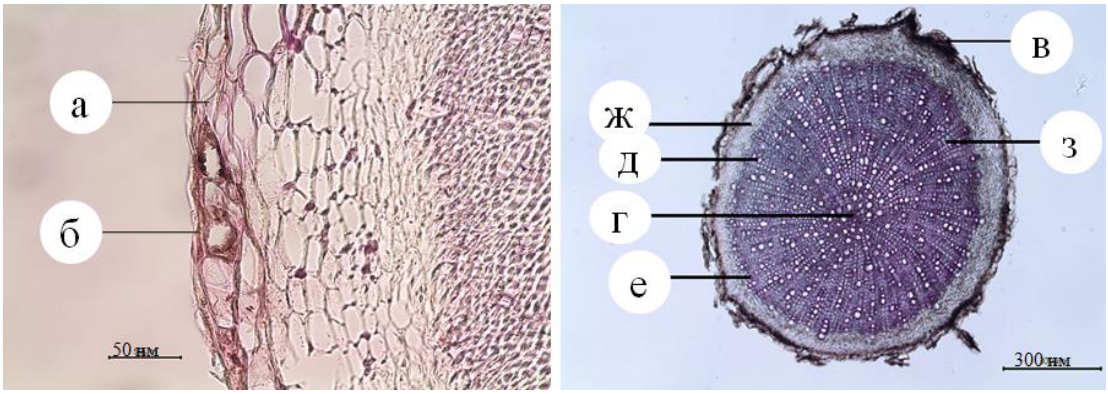


Рис. 3. Начало закладки перидермы в корне *Odontites luteus* в фазе бутонизации (июль) (фото слева) и анатомическое строение корня в начале цветения (сентябрь) (фото справа)
а – ризодерма, б – формирующаяся перидерма: в – перидерма, г – первичная ксилема, д – вторичная ксилема, е – камбий, ж – флоэма, з – волокна либриформа.

Как видно из данных рисунка 3, количество слоев перидермы возрастает к началу цветения (сентябрь). В корне гемипаразита под покровной тканью располагается вторичная флоэма, наружные 3–4 слоя которой представлены остатками первичной коры. Во флоэме слабо развита механическая ткань.

Радиальные паренхимные лучи в зоне флоэмы значительно изгибаются (рис. 4). За слоем камбия располагается вторичная ксилема, которая представлена трахеями. Просвет трахей увеличивается ближе к центру, хорошо развиты волокна либриформа.

В центре корня зубчатки располагается диархная первичная система (рис. 4, в центре корня). Под эпидермой располагается первичная кора, образованная крупными тонкостенными клетками, упорядоченно расположенными в виде 3–4 слоев клеток. Первичная кора заканчивается крупными клетками крахмалоносного влагалища (эндодермы), клетки которого четко выражены и образованы крупными, плотно прилегающими друг другу клетками (рис. 5). По нашему мнению, наличие такого четко выраженного слоя в паренхиме первичной коры *O. luteus* связано с полупаразитическим образом жизни и отложением в крахмалоносном влагалище запасных питательных веществ. За ним находится слой флоэмы, имеющей типичное для двудольных строение и слой камбия.

Стебель. Снаружи стебель покрыт эпидермой с кутикулой, образующей единичные волоски. Тангентальные стенки клеток эпидермы значительно утолщены (рис. 5).

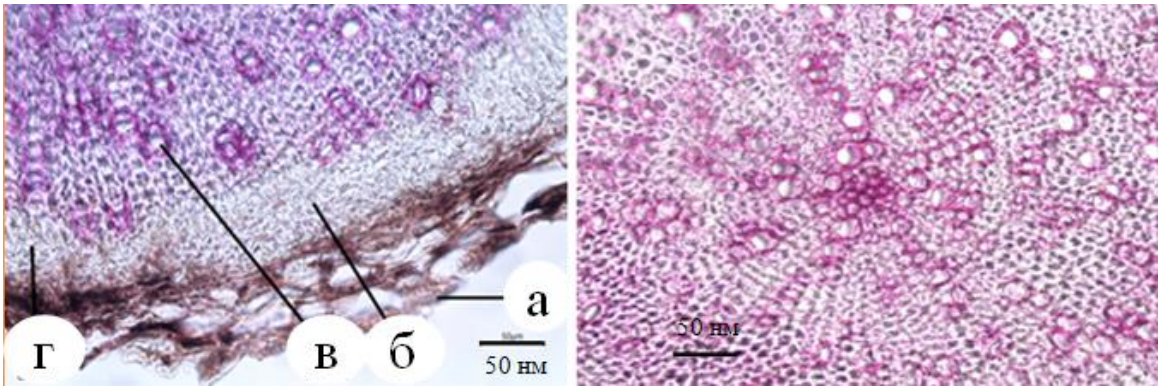


Рис. 4. Сформировавшаяся перидерма в корне *Odontites luteus* в начале фазы бутонизации (июль) (фото слева) и диархная первичная система корня (фото справа)
а – перидерма, б – вторичная флоэма, в – радиальные лучи в зоне флоэмы, г – сосуды вторичной ксилемы.

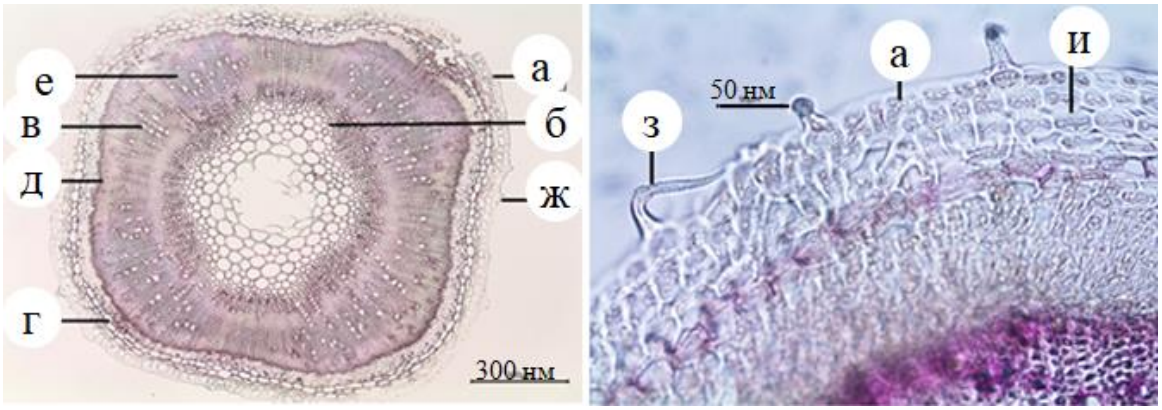


Рис. 5. Анатомическое строение стебля, эпидерма, трихомы (фото слева) и колленхима стебля *Odontites luteus* (фото справа)
а – эпидерма, б – перимедулярная зона, в – вторичная ксилема, г – эндодерма (крахмалоносное влагалище), д – камбий, е – волокна либриформа, ж – трихомы, з – кроющие трихомы, и – пластинчатая колленхима.

Внутрь от камбия располагается вторичная ксилема, представленная довольно крупными сосудами. Слой ксилемы примерно в 4–5 раз толще слоя флоэмы. В ксилеме значительно развиты волокна либриформа с утолщенными стенками. Ксилема образована сосудами с сильно лигнифицированными стенками, при этом сосуды ксилемы располагаются правильными рядами и разделены узкими сердцевинными лучами. Ближе к сердцевине располагается перимедулярная зона (рис. 6), клетки которой содержат запасные питательные вещества, а затем следуют крупные, тонкостенные, имеющие округлую форму паренхимные клетки, заполняющие сердцевину стебля *O. luteus*.

В фазе массового цветения и плодоношения полупаразита план анатомического строения стебля принципиально не меняется.

Лист. Клетки эпидермы листа имеют утолщенные наружные стенки с хорошо развитой кутикулой (рис. 6). Снаружи лист покрыт простыми трихомами. В листе помимо главной жилки имеется множество мелких жилок. Над центральной жилкой, представленной закрытым коллатеральным проводящим пучком, располагается колленхима, которая позволяет листу складываться и таким образом экономить влагу в засушливый период. Мезофилл листа однородный (диффузный), фотосинтезирующая паренхима расположена с

адаксиальной стороны листа в виде 3–2 слоев вытянутых в длину клеток, а с абаксиальной стороны – в виде 2–3 слоев клеток. Клетки обильно заполнены хлоропластами, имеющими вытянутую форму. В анатомическом отношении такой тип строения листа соответствует изолатеральному типу (рис. 6).

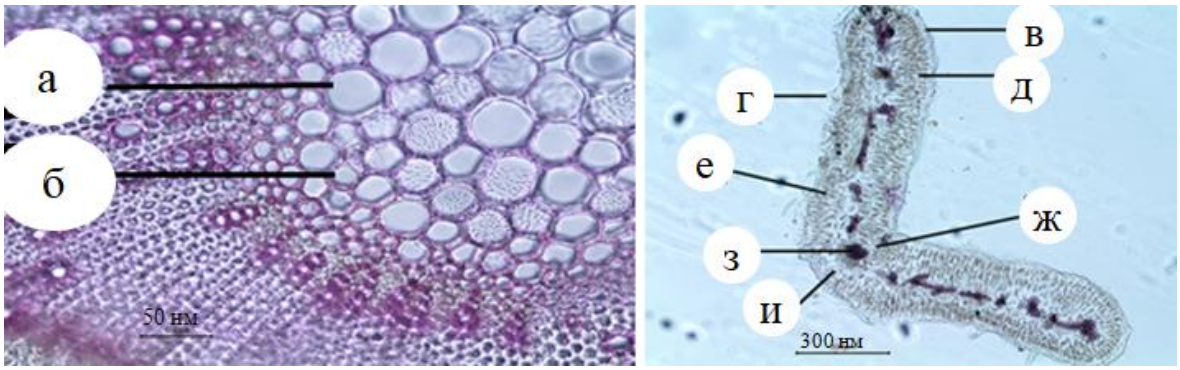


Рис. 6. Перимедулярная зона стебля и анатомическое строение листа *Odontites luteus*
а – перимедулярная зона, б – сердцевина, в – эпидерма, г – трихома, д – фотосинтезирующая паренхима, е – колленхима над проводящим пучком, ж – центральная жилка, з – водозапасающие клетки паренхимной обкладки проводящего пучка.

Межклетники в листе слабо развиты. Внутри мезофилла листа *O. luteus* выделяются крупные водозапасающие клетки паренхимной обкладки проводящих пучков (рис. 6). Таким образом, анализируя анатомические признаки листа, можно сделать вывод, что лист гемипаразита имеет признаки ксероморфной структуры. В целом, по совокупности анатомических признаков вегетативных органов *O. luteus* данный вид можно отнести к экологической группе ксеромезофитов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Впервые в условиях Предгорного Крыма исследована численность гемипаразита *Odontites luteus* (L.) Clairv. (Orobanchaceae) и выявлено, что среднее количество особей на пробной площади в течение вегетационного периода 2019 года составило 11,75 шт./м². Составлен перечень видов растений, предпочитаемых в качестве растений-хозяев полупаразита. Среди них выявлены такие виды, как: *Artemisia taurica* Willd., *A. absinthium* L., *Satureja taurica* Velen., *Reseda lutea* L., *Xeranthemum annuum* L., *Plantago lanceolata* L., виды рода *Euphorbia* L., но наиболее часто встречающимися питающими растениями для *O. luteus* явились: *Teucrium chamaedrys* L., *T. polium* L., *Festuca valesiaca* Schleich. ex Gaudin. В результате анатомических исследований вегетативных органов *O. luteus* получены новые данные, демонстрирующие структурные особенности растения, связанные с полупаразитическим образом жизни. Корень у *O. luteus* является гаусториальным органом, выполняющим функции внедрения в корневую систему растений-хозяев для отсасывания воды и минеральных веществ. Обнаружено, что корень в конце вегетации покрывается перидермой, выполняющей защитную функцию в засушливых почвенных условиях. Выявлено, что анатомическое строение стебля имеет типичный для однолетних двудольных травянистых растений тип с развитыми признаками ксероморфности. В фазе массового цветения и плодоношения план анатомического строения стебля *O. luteus* принципиально не меняется. Клетки эпидермы листа имеют утолщенные наружные стенки с хорошо развитой кутикулой. Снаружи лист покрыт простыми трихомами. В листе помимо главной жилки имеется множество мелких жилок. Над центральной жилкой, представленной закрытым коллатеральным проводящим пучком, располагается колленхима. Мезофилл листа однородный (диффузный), клетки мезофилла обильно заполнены хлоропластами, имеющими

вытянутую форму. Лист при нехватке влаги способен складываться и в анатомическом отношении его строение соответствует изолатеральному типу. Наличие в паренхиме первичной коры стебля *O. luteus* четко выраженного слоя крахмалоносного влагалища (эндодермы) и отложение в нем запасных питательных веществ, вероятно, связано с полупаразитическим образом жизни растения. Исходя из анатомического строения вегетативных органов, *O. luteus* можно отнести к экологической группе по отношению к влаге ксеромезофиты

Благодарности. Авторы выражают признательность к. б. н., доценту Э. Г. Бирюлевой за оказание консультативной помощи.

Список литературы

Барыкина Р. П., Веселова Т. Д., Девятов А. Г. и др. Прижизненное окрашивание // Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. – М.: изд-во МГУ. – 2004. – 312 с.

Бейлин И. Г. Борьба с повиликами и заразихами. М: Колос. – 1967. – 88 с.

Голубев В. Н. Биологическая флора Крыма. – Ялта: НБС-ННЦ. – 1996. – 126 с.

Жук А. В. Происхождение паразитизма у цветковых растений // Вестник Санкт-Петербургского университета. – Серия 3. Биология. – Вып.1, № 3. – 2001. – С. 24–37.

Определитель высших растений Крыма / [Под общей ред. Н. И. Рубцова]. – Л.: Наука, 1972. – 550 с.

Plant List. A working list of all plant species. [Electronic resource]. Access mode: http://www.theplantlist.org (web-site, version 1.1) (date of the application: 29.03.2020).

Teryokhin E. S. Weed broomrapes – systematics, ontogenesis, biology and evolution. – Aufstieg-Verlag, Germany, 1997. – 243 p.

Prosiannikova I. B., Bodko D. V. Anatomical features of hemiparasite *Odontites luteus* (Orobanchaceae) in the conditions of Piedmont Crimea // Ekosistemy. 2020. Iss. 23. P. 93–99.

New data on the number of hemiparasite *Odontites luteus* (L.) Clairv. (Orobanchaceae) were found in result of studies conducted during the growing season in 2019 on the steppe slopes in the southern vicinity of Levadki and Chistenkoye (Republic of Crimea, Simferopol district). It was revealed that the average number of individuals during the growing season on the trial plot was 11.75 pcs/m². A list of plant species preferred by *O. luteus* as feeding hosts of a semi-parasite has been compiled. Among them, such species as: *Artemisia taurica* Willd., *A. absinthium* L., *Satureja taurica* Velen., *Reseda lutea* L., *Xeranthemum annuum* L., *Plantago lanceolata* L., species of the genus *Euphorbia* L., but the most common host plants for the semi-parasite were: *Teucrium chamaedrys* L., *T. polium* L., *Festuca valesiaca* Schleich. ex Gaudin. Anatomical studies of the vegetative organs of *O. luteus* resulted in obtaining new information demonstrating the structural features of semi-parasitic plants The root of *O. luteus* is a gaustorial organ that performs the functions of introducing water and minerals into the root system of host plants. At the beginning of the plant budding phase, the root of *O. luteus* is covered with a rhizoderma with tangentially elongated cells, the outer walls of which are significantly thickened, and in the middle of the budding phase (late July – early August), the periderm begins to form in the root. It was found out that at the end of the growing season the root is covered by the periderm, which performs a protective function in the arid soil conditions of the steppe. In the center of the *O. luteus* root there is the diarchal primary system. It was revealed that the anatomical structure of the stem is typical for annual dicotyledonous herbaceous plants with developed signs of xeromorphism. Outside, the stem is covered with an epidermis with a cuticle forming single hairs, the tangential walls of the epidermal cells are significantly thickened. The presence in the parenchyma of the primary bark of the stem of *O. luteus* of a clearly defined layer of starchy vagina (endoderm) and the deposition of reserve nutrients in it are likely to be associated with a semi-parasitic lifestyle of the plant. In the phase of mass flowering and fruiting, the anatomic structure of the stem *O. luteus* does not fundamentally change. Leaf epidermal cells have thickened outer walls with well-developed cuticles. Outside, the leaf is covered with simple trichomes. In addition to the main vein, the leaf has many small veins. Above the central vein, represented by a closed collateral conducting bundle, there is a collenchyme, which allows the sheet to fold and thus save moisture in the dry period. The mesophyll of the leaf is homogeneous (diffuse) of the isolateral type, the cells are abundantly mesophyll filled with chloroplasts having an elongated shape. According to the anatomical structure of the vegetative organs, *O. luteus* can be attributed to the ecological group of xeromesophytes.

Key words: flowering hemiparasite *Odontites luteus*, abundance, anatomical structure of vegetative organs, Piedmont Crimea.

Поступила в редакцию 05.04.20

УДК 582.675.1:581.481 **DOI 10.37279/2414-4738-2020-23-100-110**

Особенности прорастания семян и развития зародышей представителей семейства Ranunculaceae

Эрст А. А.

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
Новосибирск, Россия
annaerst@yandex.ru

Способность семян длительное время сохранять жизнеспособность, не переходя к прорастанию, представляет собой одно из наиболее важных приспособительных свойств растений. В данной статье проанализированы типы покоя семян представителей семейства Ranunculacea и описаны ключевые факторы, влияющие на прорастание семян и развитие зародышей (теплая и холодная стратификация, воздействие гиббереллoвой кислоты) в искусственно созданных условиях. Отмечено, что для представителей данного семейства описано 5 уровней морфофизиологического покоя семян – неглубокий простой, глубокий простой, глубокий простой эпикотильный, промежуточный сложный и глубокий сложный, которые в большинстве случаев связаны с адаптацией к выживанию в сложных климатических условиях. В обзоре различные формы покоя рассматриваются в аспекте их адаптивного значения для представителей семейства Ranunculacea. Для преодоления каждого типа покоя необходим набор оптимальных условий, который коррелирует с условиями произрастания видов или отдельных популяций в естественных условиях. Поэтому разработка приемов преодоления покоя семян представителей семейства Ranunculaceae в искусственных условиях тесно связано с изучением экологии конкретного вида и естественных условий произрастания. Анализ литературных данных позволил выявить и существенную проблему – в 40 % проанализированных нами источников не указан тип покоя семян представителей семейства Ranunculaceae и, вероятно, список уровней морфофизиологического покоя будет дополнен в ходе дальнейших исследований.

*Ключевые слова***:** покой семян, Ranunculaceae, недоразвитие зародыша, стратификация, гиббереллoвая кислота, адаптация.

ВВЕДЕНИЕ

Для представителей семейства Ranunculaceae характерен морфофизиологический тип покоя (МФП), связанный с недоразвитием зародыша семени (Bullowa, Ozeri, 1975; Baskin & Baskin, 1986; Forbis, Diggle, 2001; Бутузова, 2018). Поскольку это явление характерно для покрытосеменных, находящихся преимущественно в основании филогенетического древа, оно может рассматриваться как первичное (Martin, 1946; Engell, 1995; Forbis et al., 2002, Verdu, 2006; Vandelook et al., 2009). А. С. Мартин (Martin, 1946) создал «генеалогическое древо», обозначающее «рудиментарный» или недоразвитый зародыш как прародитель всех других типов эмбрионов, и описал общую тенденцию увеличения зародыша / уменьшения эндосперма у покрытосеменных. Как считает И. В. Грушвицкий (1961) в ходе эволюции явление «доразвития» зародыша наряду и в сочетании с физиологическим покоем семян приобрело адаптивное значение, как приспособление к варьирующим климатообразующим факторам, и явилось одним из необходимых условий в освоении растениями новых местообитаний. Для представителей семейства Ranunculaceae степень дифференциации зародыша на момент диссеминации может быть различной. Так, у *Anemone flaccida* F.Schmidt наблюдается самая ранняя стадия развития зародыша на момент опадения семени с материнского организма – оплодотворенная яйцеклетка (Tamura, Mizumoto, 1972). У видов рода *Delphinium* наоборот, зародыши дифференцированы на органы и достигают довольно крупных размеров (Engell, 1995). Существуют некоторые закономерности в отношении развития зародыша по трибам семейства Ranunculaceae. Зародыши триб Thalictreae и Actaeae дифференцированы слабее, чем эмбрионы большинства видов, принадлежащих к другим трибам. Отношение длины семядолей к общей длине зародыша (исключая суспензор) в этих

трибах, а также в подтрибах Helleborinae и Calthinae в трибе Caltheae составляет около одной трети. В других подтрибах Caltheae, Delphiniinae и Nigellinae эти отношения составляют почти половину, как и в большинстве других трибах. Поэтому очевидно, что Caltheae – очень неоднородная триба (Engell, 1995).

Несмотря на обширные знания о морфологии зародышей у видов семейства Ranunculaceae, данные о требованиях к росту и нарушению покоя эмбрионов для этого семейства все еще скудны и часто противоречивы. В семенах с недоразвитым зародышем последний должен вырасти до критической длины, прежде чем произойдет прорастание. Лаговый период, обусловленный обязательным ростом зародыша, был назван морфологическим покоем (Николаева, 1977). Исследования показали, что у некоторых видов семейства Ranunculaceae не существует дополнительного механизма, препятствующего росту зародышей и прорастанию семян (Bullowa, Ozeri, 1975; Baskin & Baskin, 1986). Однако в семенах большинства представителей данного семейства особый физиологический механизм задерживает рост эмбрионов даже в оптимальных условиях. Для таких семян характерен МФП, поскольку они проявляют как морфологическое, так и физиологическое состояние покоя. Холодная стратификация часто является наиболее эффективным способом нарушения покоя у семейства Ranunculaceae, произрастающих в умеренном и альпийском климате (Frost-Christensen, 1974; Baskin & Baskin, 1994; Walck et al., 1999; Forbis, Diggle, 2001). Химические стимуляторы, такие как гиббереллoвая кислота (ГК), нитрат и тиомочевина, также оказали положительный эффект на преодоление покоя в семенах представителей данного семейства (Hepher, Roberts, 1985; Probert et al., 1987; Bungard et al., 1997; Walck et al., 2000; Herranz et al., 2010; Frattaroli et al., 2013; Lee et al., 2018).

Цель исследований – обобщить данные, касающиеся покоя семян и развития зародышей представителей семейства Ranunculaceae и представить практические приемы, позволяющие преодолеть покой семян в искусственно созданных условиях.

Особенности покоя семян и развития зародышей представителей семейства Ranunculaceae (обзор литературных данных)

Типы покоя семян представителей семейства Ranunculaceae. Способность семян длительное время сохранять жизнеспособность, не переходя к прорастанию, представляет собой одно из наиболее важных приспособительных свойств растений (Николаева, 1982). Различные типы покоя семян обеспечивают устойчивость видов в экстремальных условиях произрастания (например, банк семян); предотвращают конкуренцию проростков с материнским растением или новыми всходами; являются адаптацией к выживанию в течение сезона, когда условия окружающей среды неблагоприятны для проростков; играют роль в сдвиге сроков прорастания, способствуя максимальной производительности семян растений нового поколения; являются одним из этапов жизненного цикла, что в совокупности максимизирует приспособленность вида в его среде обитания (Baskin & Baskin, 2014).

Последняя классификация покоя семян разработана Дж. М. и К. С. Башкиными (Baskin & Baskin, 2004) и дополнена в 2014 году (Baskin & Baskin, 2014). В ее основе лежит модифицированная версия схемы М. Г. Николаевой (1977, 1982). Данная классификация включает три иерархических уровня – класс, уровень и тип. Класс может содержать уровни и типы, а уровень может содержать только типы. Система включает в себя пять классов покоя: физический (A, PY), морфологический (Б, MD), физиологический (B, PD), морфофизиологический (Б-B, MPD) и комбинированный (A+B, PY+PD). Наиболее обширные схемы классификации относятся к физиологическому покою, который содержит три уровня и пять типов (для неглубокого покоя), и морфофизиологическому, который содержит 9 уровней, но не содержит типов. М. Г. Николаева в своей классификации типов покоя семян выделяет 7 уровней МФП (Николаева, 1977). Позднее классификация МФП была дополнена еще двумя уровнями – неглубокий простой (Baskin & Baskin, 1990d) и неглубокий простой эпикотильный (Baskin et al., 2008). Примечательно, что оба последних выделенных уровня

покоя встречаются и у представителей семейства Ranunculaceae (Baskin & Baskin, 2014). Поскольку для большинства представителей изучаемого семейства характерен МФП, а наиболее полная картина уровней данного типа покоя показана в работах Дж. М. и К. С. Башкиных, подробнее остановимся именно на их классификации (табл. 1, 2).

Таблица 1

Девять уровней МФП (Baskin & Baskin, 1998, 2004, 2014; Walck et al., 1999), температурные режимы и воздействие $ГК_3$, необходимые для преодоления покоя

Тип морфофизиологического покоя	Температурный режим		Воздействие $ГК_3$ на снятие покоя
	Для снятия покоя семян	Во время роста зародыша	
Неглубокий простой	Т или Х	Т	+
Неглубокий простой эпикотильный	Т+Х	Т	+/–
Промежуточный простой	Т+Х	Т	+
Глубокий простой	Т+Х	Т	+/–
Глубокий простой эпикотильный	Т+Х	Т	+/–
Глубокий простой двойной	Х+Т+Х	Т	?
Неглубокий сложный	Х	Х	+
Промежуточный сложный	Х	Х	+
Глубокий сложный	Х	Х	–

Примечание к таблице. Х – холодная стратификация; Т – теплая стратификация; +/– – да/нет.

Таблица 2

Дихотомический ключ к девяти уровням МФП, возникающим у семян с недоразвитым зародышем у видов умеренных регионов (Baskin & Baskin, 2014)

1. Холодная стратификация (12–14 недель) недавно созревших семян приводит к появлению корня и побега или только корня при моделировании весенних температур (20 / 10, 15 / 6 °C) 2

○ Холодная стратификация (12–14 недель) недавно созревших семян не приводит к появлению корня или побега..... 5

2. Зародыш не растет во время холодной стратификации, но растет, когда семена впоследствии проращивают при высоких температурах (20 / 10, 25 / 15 °C..... **неглубокий простой**

○ Зародыш растет во время холодной стратификации 3

3. После холодной стратификации появляются корень и побег 4

○ После холодной стратификации появляется только корень. Побег появляется после периода теплой стратификации, за которым следует второй период холодной стратификации (то есть, побег появляется на вторую весну) .....**глубокий простой двойной**

4. ГК заменяет холодную стратификацию, способствуя прорастанию..... **промежуточный сложный**

○ ГК не заменяет холодную стратификацию, не способствуя прорастанию..... **глубокий сложный**

5. Теплая стратификация (8–12 недель) недавно созревших семян приводит к появлению корня и побега или только корня при смоделированных осенних температурах (например, 20 / 10, 15 / 6 °C) 8

6. После теплой стратификации корень и побег появляются при осенних температурах, причем побег появляется через 1–2 недели после появления корня....**неглубокий простой**

○ После теплой стратификации корень появляется при осенних температурах, но появление побегов задерживается на 3–4 недели 7

7. Холодная стратификация необходима, чтобы нарушить покой..... **глубокий простой эпикотильный**
○ Холодная стратификация не обязана нарушать покойный покой..... **неглубокий простой эпикотильный**
8. Рост зародыша (без прорастания, корень или побег не появляются) происходит при осенних температурах.....9
○ Рост зародыша не происходит при осенних температурах, но происходит в течение последующего периода воздействия зимних температур; семена требуют холодной стратификации до того, как они прорастут (то есть семена требуют теплой стратификации с последующей холодной стратификацией для прорастания..... **неглубокий сложный**
9. После того, как зародыш вырос, ГК способствует прорастанию..**промежуточный простой**
○ После того, как зародыш вырос, ГК не способствует прорастанию; семена требуют холодной стратификации, прежде чем они прорастут..... **глубокий простой**

По литературным данным для представителей семейства Ranunculaceae описано 5 уровней МФП семян – неглубокий простой, глубокий простой, глубокий простой эпикотильный, промежуточный сложный и глубокий сложный. Примеры типов покоя семян для данного семейства, а также условия преодоления покоя представлены в таблице 3.

По мнению Дж. М. и К. С. Башкиных (2004) предоставление авторами информации о типе покоя семян в исследованиях, посвященных этому вопросу, является столь же важным и необходимым, как и указание латинского названия исследуемого объекта.Тем не менее, в большинстве публикаций по покою семян не указывается тип покоя, который исследуется, или не приводится заключение о типе покоя, если он неизвестен в начале исследования. В части (40 %) проанализированных нами источников литературы не указан тип покоя семян представителей семейства Ranunculaceae и, вероятно, список уровней МФП семян данного семейства будет дополнен.

Таблица 3

Примеры типов и некоторых характеристик покоя семян представителей семейства Ranunculaceae

Вид	Тип покоя	Размер зародыша	Режим обработки, способствующий прорастанию	Воздействие ГК	Литературный источник
1	2	3	4	5	6
Aconitum lycoctonum L.	Глубокий сложный МФП	-	<10 °C Т не требуется	Не заменяет Х	Vandelook et al., 2009
Aconitum nagarum Stapf	-	-	4 °C (96 часов), затем 25±2 ºC	-	Deb, Longhu, 2017
Aconitum napellus subsp. *castellanum* Molero & C.Blanche	Промежуточный сложный МФП	1,01 мм	Х при 5 °C (4 месяца), затем Т при 20 / 7 °C (1 месяц на фотопериоде)	Заменяет Х	Herranz et al., 2010
Aconitum grossedentatum (Nakai) Nakai ex Morio	-	-	5 °C – постепенное прорастание 10 °C затем 0 °C – синхронное прорастание	-	Okada, 2004
Aconitum heterophyllum Wall	Глубокий сложный МФП	-	15 °C	Не заменяет Х	Srivastava, 2011
Aconitum heterophyllum Wall	-	-	Замачивание в дистиллированной воде 4 °C (72 часа)	-	Solanki, Siwach, 2012

Таблица 3 (продолжение)

1	2	3	4	5	6
Anemone nemorosa L.	Глубокий простой эпикотильный МФП	-	20 °С для развития эмбриона. 10–15 °С для прорастания корня. Х при 4 °С – развитие апикальной меристемы. Особенность – зародыш развивается на протяжении всего времени до прорастания.	Заменяет Х	Mondoni et al., 2008
Aquilegia barbaricina Arrigoni et Nardi и *A. nugorensis* Arrigoni et Nardi	-	-	Прибрежные популяции прорастали только при 25 °С (2 месяца), затем 5 °С (2 месяца). Скальные популяции прорастала при 25 °С без какой-либо предварительной Х	-	Mattana et al., 2012
Aquilegia barbaricina	МФП	-	Сочетание Т (25 °С, 3 месяца) и Х (5 °С, 3 месяца) – медленный рост зародыша. Сочетание Т (25 °С, 3 месяца), Х (5 °С, 3 месяца) и $ГК_3$ – быстрый рост зародыша.	250 мг/л частично заменяет действие Т+Х	Porceddu et al., 2017
Aquilegia chrysantha Gray	-	-	25–27 °С / 20 °С день / ночь	-	Davis et al., 1993
Aquilegia magellensis F.Conti & Soldano	Неглубокий простой МФП	1,9 мм	5 °С (3 месяца)	Заменяет Х	Frattaroli et al., 2013
Caltha leptosepala D.C.	МФП	7% длины семени	2,5 °С Т не требуется	-	Forbis, Diggle, 2001
Clematis vitalba L.	-	–	5 °С	-	Bungard et al., 1997
Delphinium tricorne Nutt.	Глубокий сложный МФП	0,5 мм	5 °С Т не требуется	Не заменяет Х	Baskin & Baskin, 1994
Delphinium fissum subsp. *sordidum* (Cuatrec.) Amich, E.Rico & J.Sánchez	Промежуточный сложный МФП	2,07 мм	5 °С в темноте	-	Herranz et al., 2010
Eranthis hyemalis L.	-	-	20–25 °С (3 недели) для «созревания» эмбриона, затем Х при 3–4 °С	Развитие эмбрионов без прорастания происходит, когда семена помещают в растворы ГК3 при 20–25 ° С	Frost-Christensen, 1974

Таблица 3 (продолжение)

1	2	3	4	5	6
Eranthis hyemalis L.	-	-	4 °C	Не заменяет Х, но при выдерживании семян в условиях низкой температуры в сочетании с ГК3 прорастание наблюдали на 1 месяц раньше, чем в контроле	Tipirdamaz, Gomurgen, 2000
Eranthis longistipitata Regel	Глубокий сложный МФП	0,27мм	4 °C (2 месяца) в темноте, затем 7 °C (2 месяца) на фотопериоде (16 / 8). Эмбриокультура.	Не заменяет Х	Erst, 2019
Helleborus niger L.	Глубокий простой МФП	-	До стадии торпедо при 25 °C До стадии семядолей при 15 °C Прорастание при 4 °C (более 8 недель)	-	Niimi et al., 2006
Виды рода *Paeonia*	Глубокий простой эпикотильный МФП	1/5 объема семени	Т при 20–22 °C – «доразвитие» зародыша. Затем при 3–5 °C – прорастание.	Не заменяет Х	Ветчинкина, 2010
Ranunculus peltatus Schrank subsp. *baudotii* (Godron) Meikle ex C.D.K. Cook	Морфологический	-	Наивысшая всхожесть наблюдалась при 10 °C и 15 / 5 °C на свету и при 20 / 10 °C на свету и в темноте	-	Carta et al., 2012
Thalictrum mirabile Small	Неглубокий простой МФП	-	Х при 1 °C. 15 / 6 °C – для роста зародыша.	Заменяет Х	Walck et al., 2000
Thalictrum uchiyamae Nakai	Неглубокий простой МФП	-	5 °C (8 недель) 25 / 15 °C – ускорение прорастания.	Заменяет Х	Lee et al., 2018
Thalictrum rochebrunianum var. *grandisepalum (H. Lev.) Nakai*	Неглубокий комплексный или промежуточный комплексный МФП	-	Х при 4 °C. 25 °C – прорастание семян.	Замачивание на 24 ч в растворе ГК3 500 мкг/л и кинетина 10 мкг/л после Х способствовало увеличению всхожести семя	Cho et al., 2016
Trollius europaeus L.	-	-	Мытье семян в проточной водопроводной воде в течение 7 дней, затем замачивание в течение 24 часов в $ГК_{4+7}$ или $ГК_3$. 20 °C	Заменяет Х	Hitchmough et al., 2000
Trollius ledebouri Rchb.	-	-	4 °C, затем 20 °C	$ГК_{4+7}$ ускоряет прорастание семян	Hepher and Roberts, 1985
Trollius ledebouri Rchb.	Вынужденный покой	0,74 мм	Двухэтапная Х (4 недели)	-	Буглова и др., 2011

Примечание к таблице. Х – холодная стратификация; Т – теплая стратификация; - – нет данных.

Температурное воздействие на покой семян представителей семейства Ranunculaceae. Для представителей семейства Ranunculaceae со сложным глубоким МФП показано, что температура необходимая для стратификации семян должна быть менее 10 °С (Baskin & Baskin, 1994; Vandelook et al., 2009). Для *Aconitum heterophyllum* приводятся противоречивые данные. Так N. Srivastava с соавторами (2011) указывает, что для данного вида характерен сложный глубоким МФП, а температура необходимая для стратификации семян 15 °С, а P. Solanki и P. Siwach (2012) показали, что семена данного вида прорастают на 95,83 % через 4 недели культивирования после предобработки семян в течение 72 часов в холодной воде (4 °С). Для простого глубокого МФП, который характерен, например, для представителей рода *Paeonia* требуется теплая стратификация 20–22 °С, в течение которой происходит «доразвитие» зародыша, а затем холодная 3–5 °С, необходимая для прорастания семян (Ветчинкина, 2010). Для *Anemone nemorosa* (глубокий простой эпикотильный МФП) также показано, что для развития апикальной меристемы необходима холодная стратификация (4 °С) после теплой (20 °С) (Mondoni et al., 2008). Для других видов МФП данные по температурным воздействиям, в том числе сочетание холодной и теплой стратификации, сильно варьируют, кроме того, применение $ГК_3$ часто заменяет холодную стратификацию. Так, например, для *Aquilegia magellensis* показано, что для прорастания семена необходимо выдерживать при 5 °С в течение 3х месяцев, при этом применение $ГК_3$ заменяет холодную стратификацию. Для *Aconitum grossedentatum* отмечено, что при 5 °С происходит постепенное асинхронное прорастание семян, а смена температурного режима с 10 °С до 0 °С – к синхронному прорастанию. При этом период от созревания до прорастания семян составляет 1,5 года (Okada, 2004). Для *Thalictrum mirabile* физиологическое состояние покоя может быть нарушено холодной стратификацией при 1 °С, но для роста зародыша требуется температура 15 / 6 °С после холодной стратификации. При этом $ГК_3$ заменяет холодную стратификацию (Walck et al., 2000).

Гормональное воздействие на покой семян представителей семейства Ranunculaceae. Гиббереллины стимулируют прорастание покоящихся семян очень многих видов растений. Характер и условия стимулирующего действия зависят от типа покоя, а нередко и видовых особенностей семян (Николаева и др., 1999). Применение $ГК_3$ не заменяет стратификацию семян, характеризующихся глубоким типом МФП, для остальных типов покоя показан положительный эффект применения данного регулятора роста. Так обработка $ГК_3$ заменяет требования холодной стратификации и способствует прорастанию семян *Thalictrum uchiyamae*, 87,3 % которых прорастали после 8 недель инкубации при 25 / 15 °С при обработке 100 мг/л $ГК_3$ (Lee et al., 2018). После предварительной обработки семян *Aquilegia magellensis* в растворе $ГК_3$ 500 м.д. наблюдалось увеличение всхожести на 65 % (Frattaroli et al., 2013). Наиболее эффективным способом устранения покоя *Trollius europaeus* было предварительное мытье семян в проточной водопроводной воде в течение 7 дней с последующим замачиванием в течение 24 часов в $ГК_{4+7}$ или $ГК_3$ при 10^{-4} М и 10^{-1} М соответственно (Hitchmough et al., 2000). Для *Eranthis hyemalis* выдерживание семян в условиях низкой температуре в сочетании с $ГК_3$ способствовало более раннему прорастанию (на 1 месяц раньше, чем в контроле) (Tipirdamaz, Gomurgen, 2000). Другими исследователями (Frost-Christensen, 1974) для того же вида показано, что развитие эмбрионов без прорастания происходит, когда семена помещают в растворы $ГК_3$ при 20–25 °С. В культуре изолированных зародышей видов *Paeonia* показано, что добавление в питательную среду $ГК_3$ в концентрации 0,1–1,0 мг/л позволяет сократить период эпикотильного покоя, однако не заменяет полностью необходимость холодной стратификации (развития апикальной меристемы побега без выдерживания проростков при низких положительных температурах ни в одном из вариантов опыта получено не было) (Ветчинкина, 2010).

Связь условий произрастания и особенностей покоя семян в искусственно созданных условиях. В таксонах с МФП семян требования для возобновления роста эмбрионов после созревания и рассеивания различны и могут быть адаптацией к конкретным условиям произрастания (Forbis, Diggle 2001). С другой стороны, тип покоя семян и

требования к всхожести являются важными признаками, которые влияют на экологическое и географическое распространение растений (Baskin & Baskin, 2014).

Так, например, реакции прорастания на температуру строго соответствуют годовым изменениям температуры в среде обитания *Aconitum grossedentatum*. Предполагается, что в естественных условиях до момента прорастания семена нуждаются в периоде покоя до полутора лет. Отмечено, что реакция развивающихся семядолей на температуру ранней весной может быть определяющим фактором прорастания семян (Okada, 2004). В природе семена *Delphinium tricorne* рассеваются в течение поздней осени и зимы и прорастают при низких температурах в конце февраля и начале марта. Оптимальная температура прорастания в лабораторных исследованиях составляла 5 °C (Baskin & Baskin, 1994). Необходимость стратификации в несколько этапов, имитирующей природные условия произрастания показаны и для *Hepatica nobilis*. Чтобы проверить влияние температуры на развитие зародыша и прорастание семян этого вида, семена культивировали в инкубаторах при разных температурах. Глобулярные зародыши развивались в торпедообразные к 7 неделе при 15 и 25 °C, тогда как зародыши в семенах при 4 °C почти не развивались. Семена, культивируемые при 15 °C, развивались и затем прорастали, тогда как зародыши в семенах, выдерживаемые при 25 °C, оставались в фазе торпедо (Nomizu et al., 2004). Развитие зародышей в семенах *Heleborus niger* происходило только при определенных оптимальных температурных условиях, а температурные диапазоны, наиболее подходящие для развития, различались на каждой стадии развития зародышей. Кроме того, показано, что семена на стадии семядолей зародыша не прорастали до тех пор, пока они не были стратифицированы при 4 °C в течение более 8 недель (Niimi et al., 2006). Для *Thalictrum uchiyamae* показано, что хотя рост зародышей был более активным при выращивании в условиях постоянной температуры 5 °C, чем при 25 / 15 °C, тем не менее зародыши не достигли критической длины, необходимой для прорастания в лабораторных условиях. С другой стороны, когда свежие семена *T. uchiyamae* были перемещены из условий низких температур 5 °C в условия 25 / 15 °C, зародыши быстро росли (Lee et al., 2018).

Caltha leptosepala является многолетним растением альпийских влажных лугов. Поскольку для развития зародыша этого вида требуется период времени, превышающий бесснежный период, авторы заключили, что развитие зародышей *C. leptosepala* происходит под снежным покровом. Способность зародышей рода *Caltha* развиваться и прорастать при низких температурах может быть адаптацией к окружающей среде (Forbis, Diggle, 2001).

Показаны различия в условиях, необходимых для прорастания семян и на уровне популяций. Для *Aquilegia barbaricina* и *A. nugorensis* отмечено, что прибрежные популяции прорастали только после сочетания теплой (25 °C в течение 2 месяцев) и холодной стратификации (2 месяца при 5 °C), а скальные популяции прорастали при 25 °C без какой-либо предварительной обработки (Mattana et al., 2012). Зародыши семян горной популяции *Anemone nemorosa* быстрее завершили развитие и прорастали при более низких температурах по сравнению с популяциями низменностей. Эти результаты позволяют предположить, что прорастание семян *A. nemorosa* высоко адаптировано и точно настроено на местный климат (Mondoni et al., 2008).

Важно включать данные по экологии видов, так как корреляция типа покоя семян и условий произрастания не всегда очевидны. Зная экологию вида, можно предположить какой тип покоя семян характерен для конкретного вида или популяции и смоделировать условия, а также выявить ключевые факторы необходимые для его преодоления.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для представителей семейства Ranunculaceae описано 5 уровней МФП семян, связанного с недоразвитием зародыша: неглубокий простой, глубокий простой, глубокий простой эпикотильный, промежуточный сложный и глубокий сложный. В большинстве случаев данные типы покоя семян обеспечивают устойчивость видов в сложных климатических условиях альпийских и субальпийских регионов. Анализ литературных данных показал, что

многие виды семейства Ranunculaceae характеризуются многоступенчатым прорастанием семян. Поэтому разработка приемов преодоления покоя семян представителей данного семейства в искусственных условиях тесно связана с изучением экологии конкретного вида или популяции и естественных условий произрастания. В 40 % проанализированных нами источников литературы, посвященных изучению покоя семян представителей семейства Ranunculaceae не указан ни тип покоя семян, ни экологическая группа растений для которых устанавливается тип покояи, вероятно, список уровней МФП характерных для данного семейства будет дополнен.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ №18-34-20056.

Список литературы

Буглова Л. В., Кузнецова О. В., Некрашевич Я. Г. –Биологические особенности семян некоторых видов *Trollius* L. и *Paeonia* L. // Ученые записки ЗабГГПУ. – 2011. – Т. 36, № 1. – 151–157.

Бутузова О. Г. Особенности формирования семян у *Pulsatilla vulgaris* и *Helleborus niger* (Ranunculaceae) с доразвитием зародыша // Ботанический журнал – 2018. – Т. 103, №3. – С. 313–330.

Ветчинкина Е. М. Биологические особенности культивирования *in vitro* семян и зародышей редких видов растений: дис.... канд. биол. наук: спец. 03.02.01 Ботаника. – Москва: Гл. бот. сад им. Н.В. Цицина РАН, 2010. – 170 с.

Грушвицкий И. В. Роль недоразвития зародыша в эволюции цветковых растений // Комаровские чтения, XIV. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1961 – 48 с.

Николаева М. Г. Покой семян // Физиология семян. – М.: Наука, 1982. – С. 125–183.

Николаева М. Г., Лянгузова И. В., Поздова Л. М. – Биология семян. – СПб, 1999.– 231 с.

Baskin J. M., Baskin C. C. Germination ecophysiology of the mesic deciduous forest herb *Isopyrum biternatum* // Botanical Gazette. – 1986. – Vol. 147. – P. 152–155.

Baskin C. C., Baskin J. M. Deep complex morphophysiological dormancy in seeds of the mesic woodland herb *Delphinium tricorne* (Ranunculaceae) // International Journal of Plant Sciences. – (Ranun – Vol. 155, N 6. – 738–743. DOI: https://doi.org/10.1086/297212

Baskin J. M., Baskin C. C. Germination ecophysiology of seeds of the winter annual *Chaerophyllum tainturieri*: A new type of morphophysiological dormancy // *Journal of Ecology*. – 1990. – Vol. 78, N. 4. – P. 993–1004.

Baskin J. M., Baskin C. C. A classification system for seed dormancy // Seed Science Research. – 2004. – Vol. 14. – P. 1–16.

Baskin J. M., Baskin C. C. Types of seeds and kinds of seed dormancy // Seeds (Second Edition). – Academic Press, 2014. – P. 37–77. DOI: https://doi.org/10.1016/B978-0-12-416677-6.00001-9.

Baskin C., Chien C., Chen S., Baskin J. (2008). Germination of *Viburnum odoratissimum* seeds: A new level of morphophysiological dormancy // Seed Science Research. – 2008. – Vol 18, N. 3. – P. 179–184. DOI:10.1017/S0960258508042177

Bullowa S., Ozeri Y.. Role of temperature and growth regulators in germination in *Anemone coronaria* L. // Australian Journal of Plant Physiology. – 1975. – Vol. 2. – P. 91–100.

Bungard R. A., McNeil D., Morton J. D. Effects of chilling, light and nitrogen-containing compounds on germination, rate of germination and seed imbibition of *Clematis vitalba* L // Annals of Botany. – 1997. – Vol. 79, iss. 6. – P. 643–650. DOI: https://doi.org/10.1006/anbo.1996.0391

Carta A., Bedini G., Foggi B., Probert R. J. Laboratory germination and seed bank storage of *Ranunculus peltatus* subsp. *baudotii* seeds from the Tuscan Archipelago // Seed Science and Technology. – 2012. – Vol. 40, N 1. – P. 11–20. DOI: https://doi.org/10.15258/sst.2012.40.1.02

Cho J. S., Kwon H., Lee Ch. Seed germination and dormancy breaking of *Thalictrum rochebrunianum* var. *grandisepalum* (H. Lev.) Nakai. // Korean Journal of Plant Resources. – 2016. – Vol. 29. – P. 339–346. DOI: 10.7732/kjpr.2016.29.3.339.

Davis T. D., Sankhla D., Sankhla N., Upadhyaya A., Parsons J. M., George S. W. Improving seed germination of *Aquilegia chrysantha* by temperature manipulation // HortScience. – 1993. – Vol. 28, iss. 8. – P. 798–799. DOI: 10.21273/HORTSCI.28.8.798.

Deb Ch., Langhu T. Development of *in vitro* propagation protocol of *Aconitum nagarum* Stapf. // Plant Cell Biotechnology And Molecular Biology. – 2017. – Vol. 18, iss. 5–6. – P. 324–332.

Engell K. Embryo morphology of the Ranunculaceae. Systematics and Evolution of the Ranunculiflorae // Plant Systematics and Evolution Supplement 9 [Eds. U. Jensen, J. W. Kadereit] – Vienna: Springer, 1995. – Vol. 9. – P. 207–216.

Erst A. A., Erst A. S. Features of *in vitro* seed germination of *Eranthis longistipitata*, an endemic plant of Central Asia // Plant Cell Biotechnology and Molecular Biology. – 2019. – Vol. 20. – P. 611–616.

Forbis T. A., Diggle P. K. Subnivean embryo development in the alpine herb *Caltha leptosepala* (Ranunculaceae) // Canadian Journal of Botany. – 2001. – Vol. 79, iss. 5. – P. 635–642. DOI: https://doi.org/10.1139/b01-037

Forbis T. A., Floyd S. K., Queiroz A.D. The evolution of embryo size in angiosperms and other seed plants: implications for the evolution of seed dormancy // Evolution. – 2002. – Vol. 56. – P. 2112–2125. DOI:10.1111/j.0014-3820.2002.tb00137.x

Frattaroli A. R., Martino L., Di C.V., Catoni R., Varone L., Santo M., Gratani L. Seed germination capability of four endemic species in the Central Apennines (Italy): Relationships with seed size // Lazaroa. – 2013. – Vol. 34. – P. 45–53. DOI:10.5209/rev_LAZA.2013.v34.n1.42253.

Frost-Christensen H. Embryo development in ripe seeds of *Eranthis hiemalis* and its relation to gibberellic acid // Physiologia Plantarum. – 1974. – Vol. 30. – P. 200–205. DOI:10.1111/j.1399-3054.1974.tb03644.x

Hepher A., Roberts J. A. The control of seed germination in *Trollius ledebouri*: The breaking of dormancy // Planta. – 1985. – Vol. 166. – P. 314–320.

Herranz J., Copete M., Ferrandis P., Copete E. Intermediate complex morphophysiological dormancy in the endemic Iberian *Aconitum napellus* subsp. *castellanum* (Ranunculaceae) // Seed Science Research. – 2010. – Vol. 20, iss. 2. – P. 109–121. DOI:10.1017/S0960258510000048

Hitchmough J. D. , Gough J., Corr B. Germination and dormancy in a wild collected genotype of *Trollius europaeus* // Seed Science and Technology. – 2000. – Vol. 28, N 3. – P. 549–558.

Lee S. Y., Rhie Y. H., Kim K. S. Dormancy breaking and germination requirements of seeds of *Thalictrum uchiyamae* (Ranunculaceae) with underdeveloped embryos // Scientia Horticulturae. – 2018. – Vol. 231. – P. 82–88. DOI: https://doi.org/10.1016/j.scienta.2017.12.004.

Martin A. C. The comparative internal morphology of seeds // American Midland Naturalist. – 1946. – Vol. 36. – P. 513–660.

Mattana E., Daws M. I., Fenu G., Bacchetta G. Adaptation to habitat in *Aquilegia* species endemic to Sardinia (Italy): Seed dispersal, germination and persistence in the soil // Plant Biosystems - An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology. – 2012. – Vol. 146, N 2. – P. 374–383. DOI: 10.1080/11263504.2011.557097

Mondoni A., Probert R., Rossi G., Hay F., Bonomi C. Habitat-correlated seed germination behaviour in populations of wood anemone (*Anemone nemorosa* L.) from northern Italy // Seed Science Research. – 2008. – Vol. 18. – P. 213–222. DOI:10.1017/S0960258508084997

Niimi Y., Han D. Sh., Abe S. Temperatures affecting embryo development and seed germination of Christmas rose (*Helleborus niger*) after sowing // Scientia Horticulturae. – 2006. – Vol. 107, iss. 3. – P. 292–296. DOI: https://doi.org/10.1016/j.scienta.2005.08.007.

Nikolaeva M. G. Factors controlling the seed dormancy pattern // The Physiology and Biochemistry of Seed Dormancy and Germination [Ed. A. A. Khan]. – North-Holland, Amsterdam, 1977. – P. 51–74.

Nomizu T., Niimi Y., Watanabe E. Embryo development and seed germination of *Hepatica nobilis* Schreber var. *japonica* as affected by temperature after sowing // Scientia Horticulturae. – 2004. – Vol. 99, iss. 3–4. – P. 345– 352. DOI: https://doi.org/10.1016/S0304-4238(03)00115-8.

Okada H. Germination response of seeds of *Aconitum grossedentatum* (Ranunculaceae) to temperature and its significance to the expansion of the distribution // Acta Phytotaxonomica et Geobotanica. – 2004. – Vol. 55, iss. 2. – P. 119–124. DOI: https://doi.org/10.18942/apg.KJ00004622817

Porceddu M., Mattana E., Pritchard H. W., Bacchetta G. Dissecting seed dormancy and germination in *Aquilegia barbaricina*, through thermal kinetics of embryo growth // Journal of Plant Biology. – 2017. – Vol. 19. – P. 983–993. DOI:10.1111/plb.12610

Probert R. J., Gajjar K. H., Haslam I. K. The interactive effects of phytochrome, nitrate and thiourea on the germination response to alternating temperatures in seeds of *Ranunculus sceleratus* L.: A quantal approach // Journal of Experimental Botany. – 1987. – Vol. 38. – P. 1012–1025.

Solanki P., Siwach P. Optimization of conditions for *in vitro* seed germination and shoot multiplication of *Aconitum heterophyllum* Wall. // International Journal of Medicinal and Aromatic Plants. – 2012. – Vol. 2, N 3. – P. 481–487.

Srivastava N., Sharma V., Kamal B., Dobriyal A. K., Jadon V. S. Advancement in research on *Aconitum* sp. (Ranunculaceae) under different area: a review // Biotechnology. – 2010. – Vol. 9, N 4. – P. 411–427. DOI: 9.10.3923/biotech.2010.411.427.

Tamura M., Mizumoto J. Stages of embryo development in ripe seeds or achens of the Ranunculaceae// J. Japan Bot. – 1972. – Vol. 47, N 8. – P. 225–237.

Tipirdamaz R., Gomurgen A. The effects of temperature and gibberellic acid on germination of *Eranthis hyemalis* (L.) Salisb. seeds // Turkish Journal of Botany. – 2000. – Vol. 24. – P. 143–145.

Vandelook F., Lenaerts J., Van Assche Jozef A. The role of temperature in post-dispersal embryo growth and dormancy break in seeds of *Aconitum lycoctonum* L. // Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants. – 2009. – Vol. 204, iss. 7. – P. 536–542. DOI: https://doi.org/10.1016/j.flora.2008.11.003.

Verdu M. Tempo, mode and phylogenetic associations of relative embryo size evolution in angiosperms // Journal of Evolutionary Biology. – 2006. – Vol. 19. – P. 625–634.

Wagner J., Steinacher G., Ladinig U. *Ranunculus glacialis* L.: successful reproduction at the altitudinal limits of higher plant life // Protoplasma. – 2010. – Vol. 243. – P. 117–128. DOI: https://doi.org/10.1007/s00709-009-0104-1

Walck J. L., Baskin C. C., Baskin J. M. Seeds of *Thalictrum mirabile* (Ranunculaceae) require cold stratification for loss of nondeep simple morphophysiological dormancy // Canadian Journal of Botany. – 2000. – Vol. 77. – P. 1769–1776. DOI: https://doi.org/10.1139/b99-149

Erst A. A. Features of seed germination and embryo development of representatives of the family Ranunculaceae // Ekosistemy. 2020. Iss. 23. P. 100–110.

The ability of seeds to maintain viability for a long time without germination is one of the most important adaptive properties of plants. The article analyzes the dormancy types of seeds of the Ranunculacea family and describes the key factors affecting seed germination and embryo development (warm and cold stratification, exposure to gibberellic acid) under artificially created conditions. It is noted that five levels of seed morphophysiological dormancy are described for the representatives of this family: non-deep simple, deep simple, deep simple epicotyl, intermediate complex and deep complex, which are mainly associated with adaptation to survival in difficult climatic conditions. In the review, various types of dormancy are considered in terms of their adaptive significance for representatives of the Ranunculacea family. To overcome each type of dormancy, a set of optimal conditions is necessary, which correlates with the growing conditions of species or individual populations in natural conditions. Therefore, the development of techniques for overcoming the seeds dormancy under artificial conditions is closely related with the study of the ecology of a particular species and the natural conditions of growth. The analysis of literature data revealed a significant problem: 40 % of the analyzed sources did not indicate the type of dormancy of seeds of the representatives of the Ranunculaceae family and, probably, the list of morphophysiological dormancy levels will be supplemented in the course of further studies.

Key words: seed dormancy, Ranunculaceae, incomplete embryos, stratification, gibberellic acid, adaptation.

Поступила в редакцию 20.04.20

УДК 582.282.23:632.95.02-026.86

Оценка экотоксического действия различных концентраций раундапа на *Saccharomyces cerevisiae*

Ибрагимова Э. Э., Эмирова Д. Э.

Крымский инженерно-педагогический университет имени Февзи Якубова
Симферополь, Республика Крым, Россия
evelina_biol@mail.ru

В статье представлены результаты апробации метода определения токсичности пестицидов с использованием дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* в качестве тест-объекта. Исследовано токсическое действие гербицида раундап в диапазоне концентрация 0,1–0,8 мл/л на продуктивность и выживаемость *Saccharomyces cerevisiae.* Экспозиция дрожжей в растворах с различными концентрациями раундапа сопровождалась выраженным угнетением процессов воспроизводства культуры и появлением мертвых клеток, что свидетельствует о токсичности среды. Токсическое влияние различных концентраций раундапа на дрожжевые клетки проявилось в ингибировании процессов почкования. При концентрации 0,1 мл/л были обнаружены почкующиеся клетки, однако их количество оказалось очень низким – 18,94 % от общего числа, в контроле – 56,05%. В контрольном варианте отмечался мультиполярный тип почкования, с раундапом – однополюсный, что возможно, обусловлено снижением темпа деления в результате негативного влияния препарата на клеточный цикл и механизмы его протекания. При высоких концентрациях раундапа (0,4 и 0,8 мл/л) было обнаружено полное отсутствие почкующихся клеток, свидетельствовавшее о том, что они находились в стадии G_1 клеточного цикла. Возможно, действующие вещества тестируемого препарата вызывали полное блокирование митотического деления дрожжевых клеток. По всем вариантам исследования отмечалось статистически значимое ($p<0,01$) увеличение количества погибших дрожжевых клеток в сравнении с контрольным вариантом исследования. Следует отметить, что количество элиминированных клеток имело ярко выраженный дозозависимый эффект. В частности, количество мертвых клеток при концентрации 0,1 мл/л увеличивалось в 1,96 раза по сравнению с контролем, 0,2 мл/л (рекомендуемая доза) – в 3,47 раза, при высоких концентрациях (0,4 и 0,8 мл/л) – почти в 6 раз. Раундап в исследованном диапазоне концентраций (0,1–0,8 мл/л) оказывал среднетоксическое действие на *Saccharomyces cerevisiae,* выражающееся в ингибировании вегетативного размножения и гибели дрожжевых клеток по мере возрастания концентрации препарата.

Ключевые слова: *Saccharomyces cerevisiae*, пестициды, раундап, токсичность, дрожжи.

ВВЕДЕНИЕ

Использование пестицидов отличается глобальными масштабами, однако, осознавая определенную их опасность для живых организмов, объектов окружающей природной среды и биосферы в целом, общество на современном этапе развития не может отказаться от их использования. В настоящее время в мире известно 5–6 млн. химических веществ, из которых 60–80 тыс. производятся в промышленном масштабе. Прирост новых химических соединений составляет 0,3–0,4 млн. в год, из них 50–1000 – в промышленном масштабе (Смирнов и др., 2002). Применение пестицидов оправдывается экономическими соображениями – сохранением урожая сельскохозяйственных культур. Выход из данной ситуации исследователи предлагают в разработке новых и выявлении среди используемых наименее токсичных препаратов. В этой связи проведение исследований по определению токсичности пестицидов имеет важное практическое значение.

Определение экотоксичности пестицидов – длительный трудоемкий и достаточно дорогостоящий процесс, что обусловливает сложность своевременной оценки используемых и поступающих на рынок новых препаратов. Этим объясняется значительная актуальность в поиске и разработке информативных, достоверных и недорогостоящих методов оценки экотоксичности пестицидов. В настоящее время все большее значение придается альтернативным методам определения параметров токсичности и опасности химических веществ. Для этого разработаны тест-системы различного биологического уровня in vitro,

которые позволяют выявить связь между структурой и активностью химических веществ, а также использовать количественную зависимость химическая структура – биологическая активность (Жердев, 2009). Использование биологических объектов в качестве тест-систем показало высокую информативность и надежность метода биотестирования для токсикологичнеской оценки экотоксикантов (Брагинский, 1983), однако в последние годы обострился вопрос о защите животных, используемых в опытах и соблюдения правил и норм концепции 3R (reduce, refine, replace – снижение, уточнение, замена) (Дядищев, 1998). В соответствии с правилами данной концепции предложено для токсикологической оценки различных химических веществ использовать беспозвоночных животных, растительные и микроорганизмы, животных на эмбриональной или личиночной стадии развития, клеточные культуры, физические и химические методы, а также математическое моделирование.

Биотестирование токсического действия пестицидов с использованием беспозвоночных и микроорганизмов приобрело достаточно широкую популярность среди исследователей. Можно отметить ряд оригинальных работ по определению экотоксичности различных пестицидов на биопараметры, процессы жизнедеятельности и выживаемость *Daphnia magna* (Папченкова, 2018; Подосиновикова и др., 2008), дождевых червей (Эмирова, Баличиева, 2011), полезных насекомых и представителей почвенной биоты (Иванцова, 2013).

В этом аспекте трудно переоценить перспективы микробиологического тестирования, так как некоторые микроорганизмы обладают повышенной чувствительностью к экотоксикантам, что проявляется в достаточно быстрой ответной реакции их на действие (Постнов, туманов, 2000). Так, в работе Р. М. Островской (2018) приводятся результаты токсического действия пестицидов на активность каталазы *Saccharomyces cerevisiae* и уровень спиртового брожения, критерием активности каталазы, катализирующей разложение пероксида водорода ($H_2O_2 \rightarrow H_2O + O_2\uparrow$), служил объем пены, образующейся в результате выделения молекулярного кислорода над поверхностью реакционной смеси. Об уровне спиртового брожения у дрожжей судили также по интенсивности пенообразования, но в этом случае, связанном с выделением CO_2. Автор отмечает, что все исследованные пестициды (раундап, цифокс, фипронил, децис и торнадо) оказывали неблагоприятное воздействие на тест-объект. Использование дрожжей для биотестирования поллютантов различной природы рекомендуют как перспективный экспресс-метод (Вятчина и др., 2010).

В соответствии с вышеизложенным, цель настоящей работы заключалась в апробации метода определения токсичности пестицида с использованием дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* в качестве тест-объекта.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В исследовании для определения экотоксичности использовали пестицид раундап в следующих концентрациях: 0,1; 0,2 (рекомендуемая доза); 0,4 и 0,8 мл/л. Рабочие растворы пестицида готовили на основе дистиллированной воды. Для получения лабораторной культуры дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* применяли метод пластиночных разливок желатины, дальнейшее разведение полученной чистой культуры осуществляли на смеси Адольфа Майера (Дармов, 2006). Определение токсического действия различных доз раундапа проводили на молодой дрожжевой культуре, предварительно выращенной в течение 1–2 сут. на богатой питательной среде при оптимальной для почкования температуре (t=30–33 °C) (Калюжин, 2011).

Для определения токсичности раундапа в пробирки с дрожжевой культурой добавляли тестируемые концентрации пестицида, контроль – дистиллированная вода. Время экспозиции – 5–6 часов, так как в указанный временной промежуток дрожжи могут давать 4–6 генераций клеток (Калюжин, 2011). Заключение о токсичности раундапа в диапазоне исследованных концентраций осуществляли по следующим параметрам:

а) по снижению процесса размножения клеток;

б) по количеству мертвых клеток.

Подсчет дрожжевых клеток проводили на препаратах «раздавленная капля» в светлом и темном поле (Дармов, 2006).

Обнаружение мертвых клеток проводили путем окрашивания препарата с дрожжевой суспензией метиленовым синим, окрашивающим их синий цвет. В каждом поле зрения подсчитывали количество всех дрожжевых клеток, затем количество только окрашенных (мертвых). Количество мертвых клеток (МК) выражали в процентах от общего количества (ОК) дрожжевых клеток:

$$\frac{МК \cdot 100}{ОК} = \%.$$

Подсчет количества дрожжевых клеток и интенсивность их почкования осуществляли при помощи микроскопа «Leica» (объектив x16, x40, x90), видеокамеры «Canon» и ПК. По каждому варианту исследования анализировали не менее 1200 клеток. Статистическую обработку полученных данных проводили по t-критерию Стьюдента с использованием пакета прикладных программ Microsoft Excel.

Экотоксический эффект исследуемых концентраций раундапа – ЭЭ (%) по показателям количества живых дрожжевых клеток в каждом варианте исследования рассчитывали по формуле (Лозановская и др., 1998), модифицированной нами для *Saccharomyces cerevisiae*:

$$ЭЭ = \frac{K_o - K_x}{K_o} \cdot 100, \text{ где:}$$

K_0 – среднее количество живых клеток в контрольном варианте,

K_x – среднее количество живых клеток культуры, экспозируемой в токсической среде.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты исследования показали, что раундап, в диапазоне исследованных концентраций (0,1–0,8 мл/л), оказывал негативное влияние на тест-культуру *Saccharomyces cerevisiae*, установленное на основе ингибирования вегетативного размножения и увеличения летального эффекта микроорганизмов в сравнении с контрольным вариантом. За время наблюдения в опытных вариантах отмечалось выраженное угнетение процесса почкования, что обусловлено ингибирующим влиянием раундапа на процесс вегетативного размножения дрожжей. Предварительный анализ темпов почкования чистой культуры при благоприятных условиях инкубации, позволил установить высокие темпы вегетативного размножения дрожжевых клеток, проявляющиеся в увеличении их количества в 1,75 раза за 3 часа. Темпы размножения оставались достаточно высокими, но достоверно более низкими в контрольном варианте исследования (дистиллированная вода). В данном варианте после 5-часовой экспозиции наблюдалось увеличение количества клеток в 1,26 раза. В контрольном варианте исследования наблюдалось мультилатеральное почкование материнских клеток, характеризующееся образованием дочерних почек на различных участках почкующихся клеток. Снижение темпов деления дрожжевых клеток в контрольном варианте обусловлено отсутствием питательных веществ (Высоцкая, 2014), так как известно, что для протекания нормальных метаболических процессов, данные сапротрофные организмы нуждаются в кислороде, сахарах и неорганических солях. Сахар является не только энергетическим ресурсом дрожжевых клеток, но также и исходным продуктом для синтеза органических соединений и витаминов (Оськин, 2016). Снижение темпов почкования является результатом чувствительности аденилатциклазы к уменьшению концентрации питательных веществ и снижению ее активности. В результате уменьшается концентрация цАМФ – внутриклеточного активатора протеинкиназы, которая фосфорилирует белок, приводящий клетки в состояние готовности к делению (Высоцкая, 2014).

Экспозиция дрожжей в растворах с различными концентрациями раундапа сопровождалась выраженным угнетением процессов воспроизводства культуры и появлением мертвых клеток, что свидетельствует о токсичности среды. Первым признаком, свидетельствующим о негативном влиянии различных концентраций раундапа на дрожжевые

клетки, оказалось ингибирование процессов почкования. В частности, при концентрации 0,1 мл/л были обнаружены почкующиеся клетки, однако их количество оказалось очень низким – 18,94 % от общего числа, в контроле – 56,05 %. Если в контроле и богатой питательными веществами среде отмечался мультиполярный тип почкования, то в среде с раундапом тип сменялся на однополюсный, что возможно, обусловлено снижением темпа деления в результате негативного влияния препарата на клеточный цикл и механизмы его протекания.

У дрожжей обнаружена генетическая система контроля клеточного цикла. В частности, идентифицированы гены, обеспечивающие контроль репликации ДНК, цитокинеза, спирализации, деспирализации хромосом. Действие различных внешних факторов (тепловой шок, химические вещества, облучение) может инициировать мутации этих генов, что приводит к остановке клеточного цикла на различных этапах его реализации. У сахаромицетов идентифицировано около 50 генов, контролирующих клеточный цикл (cdc – от англ, cell division cycle), мутации во многих из них сопровождаются блокировкой стадии G, приводящей к подавлению вегетативного размножения (Осипова, 2017). Таким образом, можно предположить, что высокие концентрации раундапа могут инициировать мутации генов, контролирующих клеточный цикл путем блокировки стадии G.

Клетки почкующихся дрожжей в процессе репликации формируют почку, активно растущую в интерфазе, а затем отпочковывающуюся от материнской клетки в ходе митоза и формирующую дочернюю и шрам почкования. Таким образом, по числу шрамов можно судить о интенсивности почкования материнской клетки. Размеры почки являются своеобразными биомаркерами стадий клеточного цикла, в которых пребывает клетка. Так, клетки, не содержащие почки, находятся в пресинтетической стадии G_1, клетки с крупными почками – в постсинтетической стадии G_2 или митоза. Низкое содержание, а при высоких концентрациях раундапа (0,4 и 0,8 мл/л) практически полное отсутствие почкующихся клеток, может свидетельствовать о том, что они находились в стадии G_1 клеточного цикла. Возможно, действующие вещества тестируемого препарата вызывали полное блокирование митотического деления дрожжевых клеток. Полученные данные согласуются с выводами ряда исследователей, изучавших генотокисчность и мутагенность раундапа. В частности, установлен генотоксический эффект глифосата на *Trigonella foenum-graecum*, что проявлялось в изменении митотического индекса и увеличении частоты хромосомных аберраций в клетках, обработанных гербицидом растений (Siddiqui et al., 2012). В исследованиях ряда авторов обнаружено мутагенное и генотоксическое действие раундапа на рыб (Cavalcante et al., 2008; Guilherme et al., 2012; Moreno et al., 2014).

В пользу отрицательного влияния различных концентраций раундапа на *S. cerevisiae* свидетельствовало и увеличение количества мертвых клеток (табл. 1).

По всем вариантам исследования отмечалось статистически значимое ($p<0,01$) увеличение количества погибших дрожжевых клеток в сравнении с контрольным вариантом исследования. Следует отметить, что количество элиминированных клеток имело ярко выраженный дозозависимый эффект (табл. 2).

Таблица 1

Количественные показатели влияния различных концентраций раундапа на *Saccharomyces cerevisiae*

Вариант исследования	Живые клетки		Мертвые клетки	
	Количество	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	Количество	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$
Контроль	1549	15,37±0,43	110	1,09±0,15
0,1 мл/л	1380	13,66±0,57*	206	2,04±0,20*
0,2 мл/л	1064	10,64±0,24*	318	3,18±0,21*
0,4 мл/л	1003	9,93±0,26*	626	6,20±0,35*
0,8 мл/л	890	8,81±0,26*	559	5,53±0,27*

Примечание к таблице. Отличия от контроля достоверны при $p<0,01$.

Таблица 2

Влияние различных доз препарата раундап на *Saccharomyces cerevisiae*

Вариант	Количество мертвых клеток (*МК, %)*	Экототоксичность (*ЭЭ, %)*	EC_{10-90}
Контроль	6,63	–	–
0,1 мл/л	12,99	11,12	EC_{10-50}
0,2 мл/л	23,01	30,77	EC_{10-50}
0,4 мл/л	38,43	35,39	EC_{10-50}
0,8 мл/л	38,57	42,68	EC_{50}

За время экспозиции в токсической среде было установлено увеличение экотоксичности по мере возрастания концентрации раундапа с 11,12 до 42,68 %, количества мертвых клеток – с 13 до 38,57 %. Возможно, более длительная экспозиция дрожжей в токсической среде, может сопровождаться более выраженным токсическим действием, так как оно зависит от химического состава пестицида, количества, воздействующего на организм, пути поступления, механизмов и продолжительности действия и т.д. (Бегляров и др., 1983). Так, количество мертвых клеток при концентрации 0,1 мл/л увеличивалось в 1,96 раза по сравнению с контролем, 0,2 мл/л (рекомендуемая доза) – в 3,47 раза, при высоких концентрациях (0,4 и 0,8 мл/л) – почти в 6 раз. Следовательно, высокие концентрации раундапа снижают продуктивность сахаромицетов, а также приводят их к гибели. Аналогичное действие раундапа на показатели продуктивности рачков *D. magna* установлено в исследованиях Г. А. Папченковой с соавторами (2008). Исследователи отмечают, что раундап в диапазоне исследованных концентраций (0,2–50 мг/л) в хронических экспериментах приводил к снижению показателей продуктивности, линейных размеров *D. magna,* а также в появлении патоморфологических отклонений в строении ряда структур рачков.

Таким образом, раундап в диапазоне исследованных концентраций оказывал выраженное токсическое действие на тест-культуру сахаромицетов, при этом токсичность установлена у рекомендуемой к применению дозы препарата (0,2 мл/л). Данное заключение подтверждает расчет показателя экототоксического эффекта (ЭЭ, %) тестируемых концентраций раундапа на дрожжи (см. табл. 2). Полученные данные были ранжированы по классификации EC_{10-90} (Довгалюк и др., 2001): слаботоксичная (EC_{10}), среднетоксичная (EC_{50}) и высокотоксичная (EC_{90}) концентрация тестируемого препарата в опытных вариантах при которой наблюдалась гибель 10, 50 и 90 % дрожжевых клеток по сравнению с контролем. Препарат в исследованном диапазоне концентраций (0,1–0,8 мл/л) оказывал среднетоксичное влияние на тест-объект. Следовательно, раундап в исследованном диапазоне концентраций оказывал среднетоксическое действие на культуру *S. cerevisiae*, проявляющееся в полном ингибировании репродуктивной функции и элиминации клеток по мере увеличения концентрации.

Апробация разработанного метода по определению экотоксического действия пестицидов показала достаточно высокую его информативность и достоверность полученных результатов, что позволяет использовать его для экспресс-диагностики пестицидов.

ВЫВОДЫ

1. Предложен способ определения экотоксичнского действия пестицдов с использованием культуры *Saccharomyces cerevisiae,* отличающийся простотой выполнения, достоверностью и информативностью полученных результатов.

2. Раундап в исследованном диапазоне концентраций (0,1–0,8 мл/л) оказывал среднетоксическое действие на *Saccharomyces cerevisiae,* выражающееся в ингибировании вегетативного размножения и гибели дрожжевых клеток по мере возрастания концентрации препарата.

3. Высказано предположение, что высокие концентрации препарата (0,4 и 0,8 мл/л) оказывают негативное влияние на клеточный цикл и механизмы его протекания у *Saccharomyces cerevisiae* в результате индуцирования мутаций генов, контролирующих клеточный цикл путем блокировки стадии G.

4. Концентрация раундапа, рекомендуемая к применению (0,2 мл/л), оказывала среднетоксичное действие (EC_{10-50}) на тест-объект.

Список литературы

Бегляров Г. А., Смирнова А. А. и др. Химическая и биологическая защита растений. – М.: Колос, 1983. – 351 с.

Брагинский Л. П. Общие принципы и некоторые теоретические вопросы биотестирования // Обобщенные показатели качества воды. Практические вопросы биотестирования и биоиндикации. – Черноголовка: Ин-т хим. физики АН СССР, 1983. – С. 3–8.

Высоцкая Л. В. Митотический цикл и его регуляция // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2014. – Т. 18, № 1. – С. 81–92.

Вятчина О. Ф., Жданова Г. О., Стом Д. И. Некоторые особенности реакции пенообразования в суспензии сахаромицетов // Сибирский медицинский журнал. – 2010. – № 2. – С. 34–36.

Довгалюк А. И., Калиняк Т. Б., Блюм Я. Б. Цитогенетические эффекты солей тяжелых металлов в клетках апикальной меристемы корней проростков *Allium cepa* L. // Цитология и генетика. – 2001. – Т. 36, № 2. – С. 3–9.

Дядищев П. Р., Рыбалкин С. Л., Марченко А. И. Биологические модели in vitro в токсикологии // 1-й Съезд токсикологов России, Москва, 17-20 ноября, 1998: Тез. докл. – М., 1999. – С. 276.

Жердев Н. А. Оценка и прогнозирование экотоксичности пестицидов по *Daphnia magna* straus: дис. … канд. биол. наук: спец. 03.00.16 Экология. – Ростов-на-Дону, 2009. – 170 с.

Иванцова Е. А. Влияние пестицидов на микрофлору почвы и полезную биоту // Вестник Волгоградской государственного университета. – Серия 11, Естественные науки. – 2013. – № 1 (5). – С. 35–40.

Калюжин В. А. Терморезистентность у дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* // Журнал общей биологии. – 2011. – Т. 72, № 2. – С. 140–149.

Лабораторный практикум по общей биологии / Составитель И. В. Дармов. – Киров, ВятГУ, 2006. – 68 с.

Лозановская И. Н., Орлов Д. С., Садовникова Л. К. Экология и охрана биосферы при химическом загрязнении: Учеб. пособие для хим., хим.-технол. и биол. спец. вузов. – М.: Высш. шк. – 1998. – 287 с.

Осипова Л. А. Генетика в 2 ч. Часть 1: учебное пособие для вузов. – М.: Юрайт, 2017. – 255 с.

Островская Р. М. Биотестирование пестицидов при использовании растений и грибов. – Электронный ресурс. – Режим доступа: http://www.sifibr.irk.ru/images/publications/mrpmue2018/261.pdf.

Оськин С. В. Электротехнологии в сельском хозяйстве: учебник для студентов вузов. – Краснодар: КубГАУ, 2016. – 501 с.

Папченкова Г. А. Обобщенные результаты исследования влияния имидаклопридсодержащих инсектицидов на *Daphnia magna* // Труды Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН. – Выпуск 84 (87). – 2018. – С. 68-84.

Папченкова, Г. А., Гребенюк Л. П. Влияние сублетальных концентраций гербицида Раундап на размеры, плодовитость и морфологические параметры *Daphnia magna* (Cladocera) // Токсикологический вестник. – 2008. – № 4. – С. 27–30.

Подосиновикова Н. П., Ежов Н. Ф., Сайкина Н. А., Беляев В. А., Долго-Сабуров В. Б. Частота сердечных сокращений у *Daphnia magna* как функциональный тест оценки действия химических соединений // Экспериментальная и клиническая фармакология. – 2008. – Т. 73, № 3. – С. 54–56.

Постнов И. Е., Туманов А. А. Биологический метод анализа: проблемы избирательности и чувствительности определения биологически активных веществ // Журнал аналитической химии. – 2000. – Т. 55, № 2. – С. 208–211.

Смирнов В. Г., Маймулов В. Г., Нечипоренко С. П., Лойт А. О., Лоянич А. А., Колбасов С. Е. Расчетные методы оценки опасности и гигиенического нормирования вредных веществ в разных средах. – С. Петербург, 2002. – 112 с.

Эмирова Д. Э., Баличиева Д. В. Биотестирование острой токсичности препарата ДНОК с использованием дождевых червей // Ученые записки Таврического национального университета. Серия «Биология, Химия». -2011. – Т. 23 (64). – С. 159–163.

Cavalcante, D. G. S. M., Martinez C. B. R., Sofia S. H. Genotoxic effects of Roundup on the fish *Prochilodus lineatus* // Mutation research. – 2008. – Vol. 655. – P. 41–46.

Guilherme S., Santos M. A., Barroso C., Gaivao I., Pacheco M. Differental genotoxicity of Roundup formulation and its constituents in blood cells of fish (*Anguilla anguilla*): considerations on chemical interactions and DNA damaging mechanisms // Ecotoxicology. – 2012. – Vol. 21, N 5. – P. 1381–1390.

Moreno N. C., Sofia S. H., Martinez C. B. R. Genotoxic effects of the herbicide Roundup Transorb and its active ingredient glyphosate on the fish *Prochilodus lineatus* // Environmental Toxicology and Pharmacology. – 2014. – Vol. 37. – P. 448–454.

Siddiqui S., Meghvansi M. K., Khan S. S. Glyphosate, Alachor and Maleic Hydrazide have genotoxic effect on *Trigonella foenum-graecum* L. // Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology. – 2012. – Vol. 88, N 5. – P. 659–665.

Ibragimova E. E., Emirova D. E. Assessment of ecotoxic action of various roundup concentrations on *Saccharomyces cerevisiae* // Ekosistemy. 2020. Iss. 23. P. 111–117.

The article presents the results of testing a method for determining the toxicity of pesticides using the yeast *Saccharomyces cerevisiae* as a test object. The toxic effect of roundup herbicide in the concentration range of 0.1–0.8 ml/l on the productivity and survival of *Saccharomyces cerevisiae* was studied. Exposure of yeast in solutions with different roundup concentrations was accompanied by a marked inhibition of culture reproduction processes and the appearance of dead cells, which indicated the toxicity of the environment. The toxic effect of different roundup concentrations on yeast cells was manifested in the inhibition of budding processes. At a concentration of 0.1 ml/l, budding cells were detected, but their number was very low – 18.94 % of the total number, in the control samples – 56.05 %. The multipolar type of budding was observed in the control group, while in the group with roundup it demonstrated single-pole type, probably, due to a decrease in the rate of division as a result of the negative influence of the drug on the cell cycle and its mechanisms. The complete absence of budding cells was found at high roundup concentrations (0.4 and 0.8 ml/l), indicating that they were in the G_1 stage of the cell cycle. It is highly probable that the active ingredients of the test drug caused complete blocking of mitotic division of yeast cells. All groups of the study showed a statistically significant ($p<0.01$) increase in the number of dead yeast cells in comparison with the control group. It should be noted that the number of eliminated cells had a substantial dose-dependent effect. In particular, the number of dead cells at concentration of 0.1 ml/l increased 1.96 times while in the control group at concentration of 0.2 ml/l (recommended dose) it increased 3.47 times and at higher concentrations (0.4 and 0.8 ml/l) – almost 6 times. Thus, it was proved that roundup in the studied range of concentrations (0.1 – 0.8 ml/l) had a medium-toxic effect on *Saccharomyces cerevisiae*, which was expressed in inhibition of vegetative reproduction and death of yeast cells when the drug concentration increased.

Key words: Saccharomyces cerevisiae, pesticides, roundup, toxicity, yeast.

Поступила в редакцию 25.01.20

УДК 594.1(262.5)(292.471)

Моллюск-камнеточец *Rocellaria dubia* (Gastrochaenidae) в бухтах Севастополя (Черное море, Крым)

Ковалева М. А.

Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН
Севастополь, Россия
kovalmargarita@mail.ru

В летний период 2009–2019 годов были проведены специальные работы по исследованию моллюсков-камнеточцев, обитающих на естественных твёрдых субстратах в зоне верхней сублиторали Черного моря. Материал отбирали почти вдоль всего Крымского побережья с крупными выходами известняковых пород и плотных глин. В результате проведенных исследований в бухтах Севастополя в биотопе каменистых россыпей осадочного происхождения был обнаружен самый малоизученный моллюск-камнеточец *Rocellaria dubia.* Последний раз в Черном море его отмечали около ста лет назад. Количественные показатели этого вида в разных бухтах значительно отличались. Его самые высокие средние значения плотности, биомассы и встречаемости отмечены в бухте Круглая – 90±80 экз./м^2, 31±27 г/м^2 и 75 %, самые низкие – в бухте Севастопольская – 1±0,6 экз./м^2, 0,08±0,05 г/м^2 и 12 % соответственно. Высказано предположение, что такая разница в количественных показателях может быть обусловлена различной экологической ситуацией в бухтах. В пользу этого предположения говорит тот факт, что количественные показатели других видов моллюсков, обитающих на одном с *Rocellaria dubia* субстрате, в разных бухтах также отличались. Наиболее высокие средние значения их общей плотности и биомассы зарегистрированы в бухте Круглая – 2343±317 экз./м² и 568±84 г/м^2 соответственно. В других бухтах эти показатели были значительно меньше: в Севастопольской – в 3 и 2, в Казачьей – в 9 и 33 раза соответственно. По другой версии, этот вид, в отличие от других мест своего ареала, в Черном море обитает не на мелководье, а на больших глубинах. Максимальная исследованная нами глубина составила 15 м (бухта Круглая).

Ключевые слова: моллюски-камнеточцы, *Rocellaria dubia*, плотность, биомасса, встречаемость.

ВВЕДЕНИЕ

Rocellaria dubia (Pennant, 1777) является одним из наиболее известных представителей своего семейства (Schiaparelli et al., 2005). Этот вид обитает в известняках и раковинах других моллюсков от зоны верхней сублиторали и до 200 м (Trigui et al., 2005; Гаевская, 2006). Распространен вдоль атлантических берегов Европы и Африки; на севере доходит до западного побережья Ирландии, а на юге – до Анголы. Известен в Средиземном, Адриатическом, Эгейском, Мраморном и Черном морях, отмечен на Канарских островах, островах Кабо-Верде и Святой Елены (Скарлато, Старобогатов, 1972, Schiaparelli et al., 2005).

В Средиземном море *R. dubia* широко распространена на твердых субстратах инфра- и циркалиторали и вместе с другим камнеточцем – *Lithophaga lithophaga* Linnaeus, 1758 (Bivalvia) – является наиболее значимым сверлильщиков данного региона (Kleeman, 1974; Fanelli et al., 1994; Casolia et al., 2016). Субстрат сверлит смешанным способом: физическим и химическим. Для этого поверхность створок покрыта концентрической скульптурой, а железы мантии выделяют кислый секрет (Скарлато, Старобогатов, 1972).

Не смотря на широкое распространение этого вида в разных частях ареала, в Черном море находки его пока очень редки и известно о нем немного. Впервые этот вид был отмечен А. А. Остроумовым в Босфорском проливе, а впоследствии – С. А. Зерновым при исследовании бухт Севастополя более ста лет назад (Остроумов, 1893; Зернов, 1913).

Целью данной работы стало выявление мест обитания *R. dubia* в прибрежной зоне Крыма, а также определение количественных характеристик этого вида в указанном районе.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектом для исследований послужили особи *R. dubia*. Для оценки состояния таксоцена Mollusca в целом, в местах нахождения вида-камнеточца, из биотопа изымали не только представителей данного вида, но и всех остальных обитающих там моллюсков.

Сбор материала осуществляли преимущественно в летний период в 2009–2019 годах с горизонтально расположенных твердых субстратов естественного происхождения: валунов среднего размера (Зенкович, 1960) и плотных глин. Места взятия материала находились в районах с крупными выходами исследуемых пород и располагались почти вдоль всей береговой зоны Крыма: побережье Тарханкута, севастопольский морской регион, акватория у Карадага, некоторые районы Керченского полуострова.

Диапазон охваченных глубин – от 1 до 15 м. Сборщик под водой выбирал валун (или откалывал кусок плотной глины), затем помещал его в мешок из мельничного газа и поднимал на поверхность. Для получения количественных данных измеряли площадь поверхности валуна (плотной глины), заселённую организмами. Затем субстрат раскалывали на мелкие части и извлекали из него всех моллюсков. Всего исследовано 70 валунов и кусков плотной глины, отколотой от морского дна.

Номенклатуру видов приводим в соответствии с мировым реестром World Register of Marine Species (http://www.marinespecies.org).

Описания количественного развития Mollusca происходило с помощью следующих параметров: средняя плотность – N, экз./м^2; средняя биомасса – B, г/м^2; встречаемость – P, %. Моллюски сфотографированы камерой Olympus Camedia E-520. Цифровые изображения получены с использованием программного обеспечения CombineZP.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В Черном море, у Крымского побережья, *R. dubia* встречена только в бухтах Севастополя: Севастопольская (44°37′12.0″N, 33°33′00.0″E), Круглая (44°36′24″N 33°26′40″E) и Казачья (44°35′03.2″N, 33°24′08.4″E) (рис. 1).

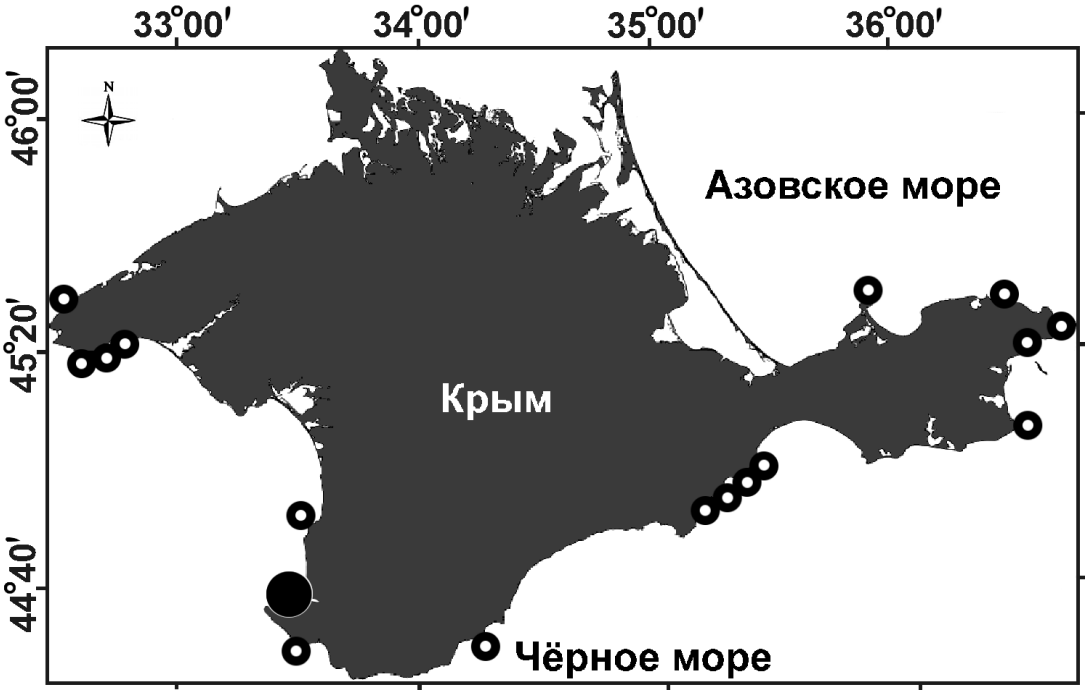


Рис. 1. Карта-схема расположения станций отбора субстратов с целью обнаружения моллюска-камнеточца *Rocellaria dubia*

Обозначения: ○ – пункты взятия проб; ● – пункт обнаружения *R. dubia*.

Всего обнаружено 18 экз. камнеточца с максимальной длиной раковины 20 мм (рис. 2).

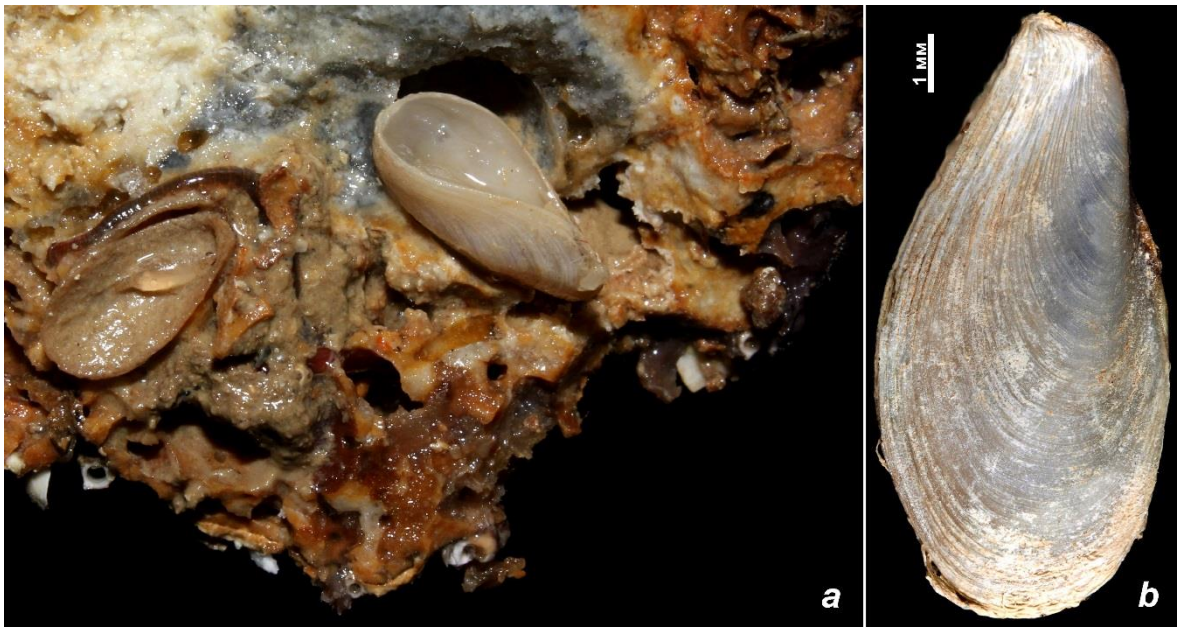


Рис. 2. Моллюск *Rocellaria dubia* в субстрате (*a*) и внешний вид раковины (*b*)

Моллюски встречены внутри известняковых валунов. Отбор проб предварял визуальный осмотр субстрата. Ранее было установлено, что с наружной стороны раковины, на выходе из норки, этот моллюск может строить небольшую трубку, состоящую из известняка и имеющую характерную '8' форму (Carter, 1978); предназначение её – защита нежных сифонов, выставляемых моллюском из раковины для фильтрации воды. На основании такого наблюдения была предложена методика не нарушающего целостность субстрата подсчета количества моллюсков по числу трубок, находящихся на его поверхности (Schiaparelli et al., 2005). Позже, благодаря более подробным исследованиям (Casolia et al., 2016), выяснилось, что трубки присутствуют не всегда и вход в норку может представлять собой просто отверстие круглой или эллипсовидной формы. В наших сборах также были встречены норки как с наличием известняковой трубки, так и без нее. Поэтому мы придерживаемся мнения, что методика сбора моллюсков путем изъятия их из субстрата более эффективна, чем предложенная ранее, особенно если целью работы стоит получение точных количественных данных.

Подсчитаны плотность, биомасса и встречаемость *R. dubia* в бухтах Севастополя (табл. 1).

Таблица 1

Количественные данные *R. dubia* в трех исследованных районах

Бухта	Плотность, экз./м^2	Биомасса, г/м^2	Встречаемость, %
Севастопольская	1±0,6	0,08±0,05	12
Казачья	9±5	0,74±0,4	30
Круглая	90±80	31±27	75

Примечание к таблице. Средние значения в работе имеют доверительный интервал (p=0,05).

Обращает на себя внимание существенная разница в полученных количественных результатах. Возможно, она объясняется какими-либо экологическими факторами, влияющими на количество не только *R. dubia*, но и всего таксоцена моллюсков. Так, средняя

плотность и биомасса остальных видов моллюсков в Севастопольской и Казачьей бухтах значительно меньше, чем в Круглой (табл. 2)

Таблица 2

Видовой состав и количественные показатели моллюсков каменистых субстратов в исследуемых районах

Вид	N, экз./м^2	B, г/м^2	P, %
Севастопольская бухта			
Acanthochitona fascicularis (Linnaeus, 1767)	0,24	0,008	17,7
Bela nebula (Montagu, 1803)	1	0,005	5,9
Bittium reticulatum (Da Costa, 1778)	20	0,22	41,3
Steromphala divaricata (Linnaeus, 1758)	0,06	0,061	5,9
Irus irus (Linnaeus, 1758)	16	9,6	35,4
Lepidochitona cinerea (Linnaeus, 1767)	0,4	0,008	17,7
Mytilaster lineatus (Gmelin, 1791)	432	116,5	76,7
Petricola lithophaga (Retzius, 1788)	185	144,7	100
Rissoa splendida Eichwald, 1830	32	0,58	35,4
Tricolia pullus (Linnaeus, 1758)	16	0,26	29,5
Всего	702±86	272±34	
Казачья бухта			
Acanthochitona fascicularis (Linnaeus, 1767)	1	0,01	40
Bittium reticulatum (da Costa, 1778)	2	0,1	70
Lepidochitona cinerea (Linnaeus, 1767)	1	0,18	20
Mytilaster lineatus (Gmelin, 1791)	228	8,22	80
Petricola lithophaga (Retzius, 1788)	10	7,4	50
Rissoa splendida Eichwald, 1830	1	0,05	30
Rocellaria dubia (Pennant, 1777).	9	0,74	30
Tricolia pullus (Linnaeus, 1758)	1	0,05	10
Всего	253±55	17±3	
Круглая бухта			
Acanthochitona fascicularis (Linnaeus, 1767)	65	4,6	75
Anadara kagoshimensis (Tokunaga, 1906)	70	7,9	75
Cardiidae g. sp.	26	1,23	75
Chamelea gallina (Linnaeus, 1758)	27	3,5	50
Gouldia minima (Montagu, 1803)	9	0,01	25
Lepidochitona cinerea (Linnaeus, 1767)	18	0,07	25
Mytilaster lineatus (Gmelin, 1791)	1826	476	100
Mytilus galloprovincialis Lamarck, 1819	5,5	0,005	25
Petricola lithophaga (Retzius, 1788)	121	41	75
Tricolia pullus (Linnaeus, 1758)	85	2,24	100
Всего	2343±317	568±84	

Примечание к таблице. N – средняя плотность; B – средняя биомасса; P – встречаемость, %.

Однако возможна и другая причина. В Севастопольской бухте исследуемые глубины достигали трех метров. Брать пробы глубже на выбранном полигоне не представлялось возможным из-за отсутствия там подходящего субстрата и заиленного дна. В бухте Казачья максимальная глубина взятия проб составила 6, в Круглой – 15 м. Возможно, у Крымского побережья полноценное поселение этого вида не обитает на малых глубинах. Этим можно объяснить отсутствие *R. dubia* в других районах, где мы не имели возможность воспользоваться помощью водолаза, а фридайвинг ограничивался глубиной 3 м. Факт обитания этого вида в небольшом количестве на глубине до 3 м в Севастопольской бухте также подтверждается отсутствием его личинок в планктонных пробах, исследуемых каждый месяц в течение трех лет (Захваткина, 1963).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате исследования, проведенного в период 2009–2019 годов в верхней сублиторали Черного моря вдоль Крымского побережья, только в биотопе каменистых россыпей известнякового происхождения севастопольского морского региона был обнаружен редкий и малоизученный моллюск-камнеточец *Rocellaria dubia.* Установлено, что для наиболее эффективного подсчета количества этого моллюска необходимо разрушать субстрат и изымать из него всех особей, а не ориентироваться только на присутствие известняковых трубок на поверхности субстрата, которых, как показали подробные исследования, может и не быть. Максимальные средние значения плотности, биомассы и встречаемости этого моллюска отмечены в бухте Круглая на глубине 15 м – 90±80 экз./м^2, 31±27 г/м^2 и 75 % соответственно. Количественные показатели *R. dubia* в других бухтах были значительно ниже, что может быть связано с иной экологической ситуацией в их акваториях или тем, что материал из них был получен с меньших, чем в Круглой бухте, глубин.

Благодарности. Автор выражает благодарность к. б. н. А. А. Надольному за помощь во взятии проб и оформлении рисунков, а также к. б. н. М. В. Макарову за помощь в определении гастропод.

Работа выполнена в рамках госзадания ФГБУН ИМБИ по теме «Мониторинг биологического разнообразия гидробионтов Черноморско-Азовского бассейна и разработка эффективных мер по его сохранению» (№ гос. регистрации АААА-А18-118020890074-2).

Список литературы

Гаевская А. В. Паразиты, болезни и вредители мидий (Mytilus, Mytilidae). II. Моллюски (Mollusca) – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2006. – 100 с.

Голиков А. Н., Старобогатов Я. И. Определитель фауны Чёрного и Азовского морей. – Наукова думка, 1972. – Т. 3. – 166 с.

Захваткина К. А. Фенология личинок двустворчатых моллюсков севастопольской бухты // Труды Севастопольской биологической станции. – 1963. – Т. 16. – С. 172–175.

Зенкович В. П. Морфология и динамика советских берегов Чёрного моря. – Москва: Изд-во АН СССР, 1960. – Т. 1. – 188 с.

Зернов С. А. К вопросу об изучении жизни Чёрного моря. – Санкт-Петербург: Тип. Имп. Акад. наук, 1913. – 299 с.

Милашевич К. О. Моллюски Чёрного и Азовского морей. Моллюски русских морей. Фауна России и сопредельных стран. – Петроград: АН, 1916. – Т. 1. – 312 с.

Остроумов А. А. Поездка на Босфор, совершенная по поручению Императорской Академии наук. – Записки Императорской академии наук, 1893. – Т. 72, № 8. – 55 с.

Carter J. G. Ecology and evolution of the Gastrochaenacea (Mollusca Bivalvia) with notes on the evolution of the endolithic habitat // Bulletin of the Peabody Museum of Natural History. – 1978. – Vol. 41. – P. 1–92.

Casolia E., Ricci S., Antonelli F., Sacco Perasso C., Belluscio A, Ardizzone G. Impact and colonization dynamics of the bivalve *Rocellaria dubia* on limestone experimental panels in the submerged Roman city of Baiae (Naples, Italy) // International Biodeterioration & Biodegradation. – 2016. – Vol. 108, – P. 9–15.

Fanelli G., Piraino S., Belmonte G., Geraci S., Boero F. Human predation along Apulian rocky coasts (SE Italy): desertification caused by *Lithophaga lithophaga* (Mollusca) fisheries // Marine Ecology Progress Series. – 1994. – Vol. 110. – P. 1–8.

Kleeman K. H. Raumkonkurrenz bei Atzmuscheln // Marine Biology. – 1974. – Vol. 26, N 4. – P. 361–364.

Schiaparelli S., Franci G., Albertelli G., Cattaneo-Vietti R. A nondestructive method to evaluate population structure and bioerosion activity of the boring bivalve *Gastrochaena dubia* // Journal of Coastal Research. – 2005. – Vol. 21, N 2. – P. 383–386.

Trigui El-Menif N., Guezzi Y., Le Pennec M., Boumaiza M., Le Pennec G. Infestation of the clam *Venus verrucosa* by Sipunculoidea and the lithophagus bivalve, *Gastrochaena dubia* // Acta adriatica. – 2005. – Vol. 46, N. 1. – P. 83–90.

Kovaleva M. A. Rock-borer bivalvia *Rocellaria dubia* (Gastrochaenidae) in the bays of Sevastopol (Crimea, Black Sea) // Ekosistemy. 2020. Iss. 23. P. 118–123.

During the summer period of 2009-2019, the rock-borer mollusks inhabiting natural solid substrates were studied in the sublittoral zone of the Black Sea Crimean coast. The material was collected almost in all localities with large outcrops of limestone rocks and dense clays. The research resulted in recording the little known rock-borer mollusk *Rocellaria dubia* in Sevastopol Bays. Last time this species was found in the Black Sea about one hundred years ago. Quantitative data of this species vary between different parts of Sevastopol coast: the highest average abundance, biomass, and occurrence of *R. dubia* are recorded in the Kruglaya Bay – 90±80 ind./m^2, 31±27 g/m^2, and 75 %; the lowest – in the Sevastopol Bay – 1±0,6 ind./m^2, 0,08±0,05 g/m^2, and 12 %, respectively. It is assumed that differences in quantitative indicators result from different ecological situation of studied regions. This assumption is supported by the fact that the density and biomass of other mollusks in different bays also differ. The highest average values of their total density and biomass are recorded in Kruglaya Bay – 2343±317 ind./m² and 568±84 g/m^2, respectively. In other bays, these indicators are much lower: in Sevastopol – 3 and 2, in Kazachaay – 9 and 33 times, respectively. According to another version, this species inhabits deeper localities of the Black Sea. The maximum studied depth is 15 m (Kruglaya Bay).

Key words: rock-borer mollusks, *Rocellaria dubia*, abundance, biomass, occurrence.

Поступила в редакцию 12.05.20

УДК 591.9(091):598.261.7(292.471)

Была ли красная куропатка в Крыму?

Костин С. Ю.

Никитский ботанических сад – Национальный научный центр РАН
Ялта, Республика Крым, Россия
serj_kostin@mail.ru

Проведен анализ мнений и гипотез о видовой принадлежности, а также об автохтонном или аллохтонном происхождении птиц, обитающих в Крыму и относимых исследователями фауны в XIX–XXI веков к разным представителям рода *Alectoris*. На основании обработки собственных данных и литературных источников представлены результаты ретроспективного анализа номенклатуры и пространственной структуры ареалов представителей рода *Alectoris* в Средиземноморско-Черноморском регионе, а также критического анализа двух концептуальных положений о статусе кеклика *Alectoris chukar* (G. R. Gray, 1830) на территории Крымского полуострова. Первое сводится к утверждению существования аборигенной популяции вида с доледникового периода до наших дней и поглощении аборигенных завезёнными птицами (Семёнов, 1899; Бутурлин, 1935; Цвелых, 2012). Второе – к завозу и дальнейшей акклиматизации представителей рода *Alectoris* на полуострове (Никольский, 1891/92; Мензбир, 1895; Пузанов, 1932; Карташев, 1952; Ю. Костин, 1983; Грачев, 1987). Результаты исследования не только ставят под сомнение доводы оппонентов, но представляют аргументы для обоснования представлений об акклиматизации кеклика в Крыму еще в древности. Динамика современного ареала кеклика в Крыму свидетельствует о нестабильном характере его популяционной структуры, свойственном заносным видам. Пульсация и современное сокращение ареала кеклика могут быть обусловлены сбоями в регулярности выпусков очередных групп птиц из питомников. Таким образом, статус *Alectoris chukar* в составе рецентной авифауны Крыма определяется нами как акклиматизированный вид.

Ключевые слова: род *Alectoris*, кеклик, история фауны, интродукция, Крымский полуостров.

ВВЕДЕНИЕ

После первых упоминаний о каменных или красных куропатках (*Perdix rubra*) из района Севастополя в работах британских офицеров Л. Ирби (Irby, 1857) и Т. Блэкистона (1857), были высказаны различные мнения и гипотезы не только о видовой принадлежности этих птиц, но и об их автохтонном или аллохтонном статусе в Крыму.

Общепринятая точка зрения на современный статус кеклика *Alectoris chukar* (G. R. Gray, 1830) на полуострове однозначна – акклиматизированный вид (Карташев, 1952; Ю. Костин, Кормилицина, 1974; Ю. Костин, 1983; Грачев, 1987; С. Костин, 2006; Бескаравайный, 2018). При этом никто из специалистов не ставит под сомнение, что если в горах и оставались «потомки аборигенов», то после 1947 года, когда в Крыму стали целенаправленно и в больших количествах завозить кекликов с целью акклиматизации (Кістяківський, 1957), они ассимилировались среди сотен «пришельцев».

Так как каменные куропатки – оседлые птицы, то даже былое существование изолированной популяции вида (например, в горном Крыму), становится убедительным свидетельством древних зоогеографических связей с регионами, где этот вид обитает в настоящее время. Поэтому в дискуссии о каменных куропатках можно выделить два основных вопроса: была ли автохтонная популяция кеклика в Крыму до начала целенаправленной акклиматизации вида в конце 1940-х годов, а если в XIX веке завозили «красноногих куропаток», то каких именно из представителей рода *Alectoris*.

Цель работы – анализ географической и систематической структуры рода *Alectoris*, а также других сведений о характере пребывания кеклика в Крыму.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В основу работы положены авторские и литературные материалы. Классификация, номенклатура и ареалогическая структура видов рода *Alectoris* соответствуют цитируемым

источникам, в остальных случаях даны по Л. С. Степаняну (2003). Стилистические и смысловые особенности в тексте цитат, соответствуют первоисточнику.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Таксономия, номенклатура и распространение рода *Alectoris* Kaup, 1829. Довольно запутанная синонимика научных и русских названий таксонов надвидовой группировки *Alectoris* (Степанян, 2003), вероятно и явилась причиной многообразия суждений об истории и возможном автохтонном статусе кеклика на полуострове.

В «Птицах России» (Мензбир, 1895) распространение каменных куропаток представлено так: красная куропатка *Caccabis rufa* Linn. водится в юго-западной Европе с её островами; греческая куропатка *Caccabis saxatilis* Wolf et Meyer – в центральной и южной Европе до Карпат на востоке и Балканских гор на юге; куропатка хукар (тоже называется у нас красной и каменной) *Caccabis chukar* Gray – на Греческих островах и Кипре, а также в Азии от юго-западной части до Кавказа, Туркестана и Гималаев.

В «Полном определителе птиц СССР» (Бутурлин, 1935) в роде каменных куропаток приводится красная куропатка *Alectoris rufa* (L.), европейская каменная куропатка *Alectoris graeca* (Meisn.) и азиатская каменная куропатка *Alectoris kakelik* (Falk). Отметим, что в данном издании русские номенклатурные названия горных куропаток соответствуют роду *Ammoperdixs* Gould B., 1851, а каменных – *Alectoris*.

В «Птицах Советского Союза» научному названию *Alectoris greaca* Meisner соответствует кеклик или каменная куропатка, а ареал вида простирается от Пиренеев и Альп до Тибета и Гималаев (Карташев, 1952). Ныне признанные виды данного рода представлены на уровне подвидов и включают 19 таксонов.

В сводке «Птицы СССР» кеклику (название каменная куропатка синонимизировано) возвращено научное название *Alectoris kakelik* (Falk), а его ареал на западе и юге ограничен Родопами, юго-восточной частью Балканского и севером Синайского п-ова, Малой Азией и островами Кипр, Крит, Родос (Грачев, 1987).

В Европе род представлен **азиатским кекликом** *Alectoris chukar* (G.R. Gray, 1830), где его ареал охватывает Восточные Балканы, восточные острова Средиземного моря, Турцию и через Центральную Азию идёт до северо-восточного Китая. **Европейский кеклик** *Alectoris graeca* Meisner, 1804, распространён в Альпах, на Центральных и Южных Апеннинах и о-ве Сицилия, Балканах, в центральной Болгарии. **Красная куропатка** *Alectoris rufa* (Linnaeus, 1758) – обитатель Юго-Западной Европы от северной Италии до южной Испании и Португалии. В Великобритании акклиматизирована в 1770 году, а так же на островах Азорских, Модейра и Гран Канариа. Прежде встречалась в Германии и Швейцарии. Основная часть ареала **берберийской каменной куропатки** *Alectoris barbara* (Bonnaterre, 1790) находится в Северной Африке, а в Европе найдена только на Сардинии и у Гибралтара, куда интродуцирована в конце XIX века и откуда проникла в прилежащую часть Испании (EBCC Atlas…, 1997).

Популяционная структура *Alectoris chukar* на сопредельных с Черноморским регионом территориях: *A. ch. kurdestanica* Meinertzhagen 1923 населяющий Закавказье, юго-восток Турции, северные районы Ирака и Ирана; *A. ch. kleini* (Hartert, 1925) – северо-восток Греции, юго-восток Болгарии, север Турции и Большой Кавказ; *A. ch. cypriotes* (Hartert, 1917) – острова Родос, Крит и Кипр, южную Турцию и районы к востоку от гор Аманус в юго-восточной Анатолии (Roselaar, 1995).

Факты и гипотезы автохтонного происхождения вида. Первая достоверная встреча кекликов в Крыму описана А. П. Семёновым (1899), которому доставили один из трёх добытых 25 сентября 1898 года экземпляров в окрестностях имения Мшатка (под Байдарским перевалом) у дороги Севастополь – Ялта. Он определил полученный экземпляр как *Caccabis chukar* (G.R. Gray), что было подтверждено М. А. Мензбиром. До этого все исследователи опирались на опросные сведения, которые А. П. Семёнов в уважительной форме критически пересмотрел. Так, в отношении английских натуралистов Л. Ирби и Т. Блэкистона он

заключил, что «для них, как западноевропейских охотников, было вполне естественно отнести собранные сведения к давно им знакомой *Caccabis rufa*, а не *Caccabis chukar*, тем более что в это время (1850-е годы) виды рода *Caccabis* (=*Alectoris* С. К.) не были еще выяснены ни в систематическом, ни в географическом отношении» (Семёнов, 1899, с. 3). Он не комментирует пересказанные А. М. Никольским (1891/92) сведения Зельтмана о встрече «красных куропаток» по дороге от Симферополя в Севастополь, рассказ приказчика из Суин-Аджи об охоте на «красных куропаток» в 1878 году и Н. Ф. Гротена о встречах в том же году каких-то красноногих куропаток в имении Боры под Долгоруковской яйлой в верховьях Салгира. Тогда было убито несколько птиц и, по описанию очевидцев, К. Ф. Кесслер отнес их к виду *Caccabis rufa*. Однако А. П. Семёнов отмечает, что в Крыму не сохранилось никаких следов разведения каменных куропаток, что «указывает на неудачу попытки князя М. С. Воронцова, если она была действительно когда-нибудь произведена». Речь идёт о повествовании Х. Х. Стевена в пересказе его сына о князе М. С. Воронцове, который «пытался развести в Крыму ланей, фазанов и красных куропаток». Это дало А. М. Никольскому (1891/92, с. 315) основание все имеющиеся к тому времени сведения отнести к красным куропаткам *Caccabis rufa*, объясняя их происхождение интродукцией.

Принимая факт обнаружения кеклика в качестве доказательства исконного обитания вида, автор связал его генезис в Крыму с популяциями Балкан или Малой Азии, «составлявшей с ним и островами Греческого архипелага одно целое» (Семенов, 1899, с. 5) и предложил отнести все существующие в литературе «неопределённые данные» о крымской горной куропатке к этому виду.

Оригинальное мнение высказал С. А. Бутурлин (1935), указывая, что вопреки расхожему мнению *Alectoris rufa* (L.) никогда не обитала в Крыму в одичалом состоянии, а «до мировой войны гнездилась в Крыму азиатская каменная куропатка *Alectoris kakelik* (Falk), а вовсе не будто бы ввезённая туда когда-то красная куропатка» (Бутурлин, 1935, с. 199). При этом европейскую каменную куропатку, ареал которой, по определению автора, доходил до Галиции, Буковины, Южной Венгрии и Дуная (?), он не рассматривает даже в качестве потенциального источника интродукции в Крым.

Взяв за основу своих представлений мнение о существовании аборигенной популяции кеклика в Крыму А. Н. Цвелых (2012) не посчитал достоверными данные всех предшественников, на том основании, что «крымских» птиц они не видели, а пользовались опросными сведениями. Повторив практически все критические посылы А. П. Семенова (1899) по данному вопросу, А. Н. Цвелых о каждом нашёл сказать что-либо, подрывающее его научный авторитет. Например «оговорка» Т. Блэкистона о том, что «в списки птиц Крыма Л. Ирби включил ряд видов, окончательно не удостоверенных, которых только видели (а может быть, только слышали, например, от того же Блэкистона?)»; А. Н. Никольский «Зная из статей британских офицеров о встречах в Крыму красной куропатки и почему-то, будучи уверенным, что оба они сами наблюдали ее, он был заранее настроен на поиски именно этого вида. Никольский, естественно, понимал, что красная куропатка не могла исходно обитать в Крыму по зоогеографическим причинам. Но почему-то даже не предположил, что здесь мог быть какой-нибудь другой вид горных куропаток. Поэтому, находясь под гипнозом существования в Крыму именно красной куропатки, Никольский принял малоубедительную версию появления здесь этого вида, основанную на истории, услышанной им от ботаника А. Х. Стевена[1]» (Цвелых, 2012, с. 76–77).

Ю. В. Костин (1983) приводит информацию по заметке В. А. Кизеринского (1930), «заставляющая усомниться в аборигенности кекликов, описанных А. П. Семёновым». И далее «… в ней говорится, что в 1894 или 1895 году Севастопольское общество охоты выписало из Греции несколько пар горных куропаток и три пары были выпущены весной в 18 км от Севастополя. Вначале птицы держались у места выпуска, затем исчезли» (Ю. Костин, 1983, с.

[1] **Стевен Александр Христианович** (1844–1910) – российский государственный деятель, действительный статский советник, основатель научной библиотеки «Таврика», музея древностей Таврической учёной архивной комиссии, председатель Таврической губернской земской управы.

72). А. Н. Цвелых добавляет от себя о якобы встреченных гибридах кеклика и серой куропатки, упомянутых В. А. Кизиринским со слов местного охотника. Далее, в крайне некорректной форме, он приписывает Ю. В. Костину (1983) согласие с «этой крайне сомнительной историей» (это о гибридах? Ю. Костин о них не упоминает (С. К.)) и его «благосклонном восприятии версии об очередном завозе горных куропаток в Крым, на этот раз кекликов из Греции» (Цвелых, 2012, с. 77). Сокрушаясь, что «в очередной раз была подвергнута сомнению аборигенность крымской красноногой куропатки, на этот раз уже кеклика», он заостряет внимание на личности рассказчика – контр-адмирала И. П. Псиола (как признак недостоверности сведений) и на невозможность завоза кекликов из Греции по причине того, что в конце XIX века этот вид обитал на территории Оттоманской империи. Следует сказать, что эти указания оппонента, не воспринимаются убедительными. С таким же успехом можно утверждать, что контр-адмирал говорил о «греческой куропатке» или кеклике, обитающем на Греческих островах, согласно номенклатурным и ареалогическим представлениям того времени по М. А. Мензбиру (1895).

До массовой акклиматизации кеклика в Крыму в литературе есть ещё два указания на их встречи: опросные сведения Л. А. Молчанова (1906) о стае «горных» куропаток, отмеченных на каменистых склонах вдоль русла реки Бельбек в 15–20 км к северо-западу от Верхнесадового (Бахчисарайский р-он) и наблюдении Х. Крэтцига (Krätzig, 1943), который 28 марта1942 года двух птиц отметил в том же районе.

Возвращаясь к концепции исконного обитания кеклика в Крыму, следует обратиться к схеме А. П. Семёнова (1899) по которой вид мог проникнуть на полуостров по «сухопутному мосту», соединяющему мыс Сарыч (Крым) и мыс Эминэ (Болгария) не позже нижнего миоцена. По современным представлениям в позднем миоцене – раннем плиоцене (2–3 млн. лет назад) широкая полоса осушавшегося шельфа продолжалась по западному побережью Черного моря до Малой Азии (Муратов, 1964). По мере отступления Сарматского моря обнажались все бóльшие площади суши, имевшие на первых порах характер солончаковых пустынь и песков. Затем происходил постепенный процесс смены солянковой растительности, растительностью сухих степей типа современных полынных ассоциаций, а позже – растительностью типа полынно-злаковых и злаково-разнотравных степей (Воинственский, 1960). Однако даже при таких, казалось бы, благоприятных условиях, которые максимума достигли в среднем плиоцене, такому петрофитно-монтанному виду как кеклик не было возможности преодолеть топи и русла объединенных дельт Пра-Дуная, Пра-Днестра, Пра-Днепра, которые впадали в Киммерийский бассейн, перекрывая связь с Болгарскими берегами. При этом данные о давнем обитании кеклика в горах Крыма «доказывает» кость, из кухонных остатков неандертальцев (~40 тыс. лет назад), найденная на Караби-Яйле (Gavris, Taykova, 2004). Это пока единственный факт находки ископаемых останков вида в Крыму, если не считать находки в гроте Кара-Коба (~20–30 тыс. лет назад), которые М. А. Воинственский (1967) указывает под сомнением.

В подтверждение своей позиции А. Н. Цвелых (2012) обращается к лингвистическим изысканиям, а именно поискам указаний на присутствие кеклика в Крыму в «Книге путешествий» Э. Челеби (2008). Не удовлетворяясь знаниями «русских переводчиков», он предлагает свою трактовку: «… для перевода названия птицы «чиль» (zil) приводятся два варианта: «серая куропатка» и «рябчик» (интересно, что в качестве прилагательного это слово имеет также значения – «серый» и «рябой»). Естественно, что русские переводчики текстов Челеби слово «кеклик» однозначно переводили, не располагая другими вариантами, как «куропатка». Но, чтобы избежать тавтологии, при переводе слова «чиль» вместо его первого правильного значения «серая куропатка» вынужденно выбирали второе, явно искусственное – «рябчик». Таким образом, Челеби, повествуя о пернатой дичи, которая водится в горах, окружающих крепость Инкерман, несомненно упоминал кеклика и серую куропатку, которых «трудности перевода» превратили одного просто в куропатку, другую – в загадочного рябчика. Приходится признать, что по крайней мере за два столетия до того как британские офицеры сообщили о встречах горных куропаток вблизи Севастополя, об их обитании в этом районе уже знал Челеби» (Цвелых, 2012, с. 78). Приведённая цитата показывает нам, с какой

лёгкостью на игре слов можно строить «доказательства» обитания кеклика и, что примечательно, именно в районе Севастополя (Инкерман). И уже автор не сомневается в том, что британские офицеры сообщали о «горных куропатках» и Э. Челеби – орнитолог.

Такая толерантность становится понятна после ознакомления с еще одним аргументом гипотезы А. Н. Цвелых – изображения каменных куропаток на мозаиках ранневизантийкого периода (VI век) в Херсонесе. Наша трактовка значения этого артефакта для решения вопроса статуса кеклика в Крыму в прошлом, будет представлена ниже. Здесь же, следует обратить внимание на квинтэссенцию гипотезы исконного обитания вида в горах полуострова: «кеклики несомненно жили в Крыму в период последнего оледенения: тогда на них охотились неандертальцы, а впоследствии и пришедшие им на смену люди современного типа. Очевидно, что крымские кеклики благополучно дождались послеледникового потепления климата в голоцене, дожили до исторического времени и только недавно были поглощены более многочисленными пришельцами, завезенными извне» (Цвелых, 2012, с. 79).

Обсуждение гипотезы автохтонного происхождения вида. Начнём с первого вопроса, сформулированного во введении: кеклик относится к аборигенным или интродуцированным видам? Убедительным аргументом в пользу доисторического пребывания кеклика в Крыму являются палеонтологические материалы. Однако это не является основанием для внесения вида в состав рецентной авифауны, по аналогии с тетеревом *Lyrurus tetrix* (Linnaeus, 1758), тундряной *Lagopus muta* (Montin, 1781) и белой *L. lagopus* (Linnaeus, 1758) куропатками. Обнаружение многочисленных костных останков фазана *Phasianus colchicus* Linnaeus, 1758 в плейстоценовых слоях навесов Алимовского и Сюрень-1 (Воинственский, 1967), а также его изображения на мозаиках Херсонеса, никого из специалистов не побудили говорить об исконном обитании вида в регионе.

Коль скоро мы коснулись Херсонесских мозаик, то на них кроме кеклика изображены как дикие, так и домашние животные. Интерпретировать их наличие на мозаиках можно по-разному. Если для А. Н. Цвелых (2012) это весомый аргумент для утверждения мнения об аборигенности кеклика, то на наш взгляд эти артефакты наоборот свидетельствуют о разведении кеклика греками-колонистами.

Византийские мозаики Херсонеса следовали античным художественным традициям, принятым в Греции, Македонии, Фракии и Малой Азии. Им была свойственна символичность, поэтому среди орнаментов определённое место занимали изображения животных. Они подбирались не случайно, а соответствовали определённым теологическим или астральным образам. Птицы, рыбы, звери, растения и плоды – символизировали райский сад, как он описывался в Библии (Домбровский, 1993). Мастер, который выкладывал мозаики, действительно мог «срисовывать» их с птиц, содержащихся в птичниках (Цвелых, 2012), но не случайно пойманных в природе, а привезённых из метрополии. Тщательность и детализация рисунка (даже оттенков цвета) в изображениях кекликов, можно объяснить особым отношением греков к этой птице. По свидетельству А. Брема (1911, с. 129) «в Греции их часто держат в неволе потому, что они считаются существами, обладающими защитить от колдовства. Здесь им не предоставляют, однако, свободы, а сажают в конусообразные ивовые клетки, которые настолько малы, что птица едва в них может повернуться. Несмотря на это каменные куропатки выживают многие годы в такой тесной темнице». И далее он сообщает, что Г. Радде находил в некоторых домах Еревана целые семейства этих птиц, которые жили в одном помещении с людьми, спали под печкой и были вполне ручными.

Согласно нашим представлениям в историческое время каменные куропатки могли завозиться греками-колонистами, начиная с IV века д. н. э., в качестве оберегов или ритуальных животных. Из всех греческих поселений дольше всего «продержался» Херсонес благодаря тому, что находился в составе Римской, а позднее Византийской империй. Кекликов культивировали здесь не менее последующих семи веков, о чём свидетельствуют их изображения на мозаиках VI веке н. э. Учитывая широкие торговые связи Херсонеса со Средиземноморскими и Причерноморскими государствами, можно предполагать, что сюда привозили не только азиатского кеклика, но могли «попадаться партии» европейского кеклика – с Центральных и Южных Апеннин и даже красной куропатки из северной Италии.

Анализируя состояние охотничьего дела в Крыму И. И. Пузанов (1932) свидетельствует о разведении ценных «пород дичи» состоятельными помещиками: «так, князь М. С. Воронцов в 1830-х годах пытался разводить в Алупке ланей, фазанов и красных куропаток. Н. Я. Данилевский в Кучук-Кое тоже разводил каменных куропаток. Э. Ф. Кесслеру удалось прочно развести в долине Салгира фазанов. В более крупном масштабе разведение дичи было поставлено князем Ф. Юсуповым в его имении близ Коккоз: им был отгорожен … значительный участок горного леса в урочище Большой Бабуган, куда были выпущены олени, муфлоны и горные козлы». Поэтому, на замечание А. Н. Цвелых (2012, с. 77) о том «что места, откуда поступали сообщения о встречах красноногих куропаток, находились очень и очень далеко от имений князя» (Цвелых, 2012, с. 77), следует указать, что это не соответствует действительности. Во-первых, как показано выше, разводить каменных куропаток М. С. Воронцов пытался в Алупке, как и Н. Я. Данилевский[2] в имении Мшатка, а это как раз из этого района был доставлен первый экземпляр кеклика. Во-вторых, парк «Салгирка»[3] или «Воронцовский парк» находится в 20–30 км от Суин-Аджи (Даниловка) и имения Н. Ф. Гротена в верховьях Салгира, откуда поступило не одно сообщение о встречах красноногих куропаток в 1878 году. Заметим, что в эти годы в имении Э. Ф. Кесслера[4] с успехом занимались дичеразведением. Его младший брат – К. Ф. Кесслер тогда же собрал сведения о встречах «красноногих куропаток» в долине Салгира и передал их впоследствии А. Н. Никольскому.

Обращает на себя внимание и то, что *Alectoris rufa* в XIX веке обитала на юге Франции, в Германии и Швейцарии (Бутурлин, 1935; EBCC Atlas…, 1997), с которыми у русского дворянства были тесные торговые и культурные связи. Это допускает возможность обмена с этими странами материалами для интродукции не только растений (работы Х. Х. Стевена), но птиц и зверей. Поэтому, если сопоставить места, откуда поступили сведения Л. А. Молчанову (1906) о встречах каменных куропаток и границы охотничьих угодий князя Ф. Ф. Юсупова[5] в верховьях реки Коккозки, то напрашивается вполне определённый вывод о вероятном завозе небольших партий каменных куропаток в угодья князя, в то время, когда его поместье находилось в Кореизе. Сюда же укладываются сведения контр-адмирала И. П. Псиола, ввиду того, что адмиралтейство Черноморского флота было тесно связано с Юсуповскими угодьями, о чем может свидетельствовать то, что в советское время именно «чайный домик Юсупова» был охотничьей базой Черноморского флота. В эту же цепочку умозаключений органично вписываются факты, описанные Л. А. Молчановым и Х. Крэтцигом из того же района.

---

[2] **Н. Я. Данилевский** (1822–1885) – публицист, естествоиспытатель (магистр ботаники, 1849) и практический деятель в области народного хозяйства. В 1853 году участник ихтиологических экспедиций, под начальством К. М. Бэра, по Волге и Каспийскому морю, а в 1857 году, – по Белому морю и Ледовитому океану. Н. Я. Данилевским выработано ныне действующее законодательство по части рыболовства во всех водах Европейской России. В 1863 году семья Данилевских переехала в Крым, жила в Мисхоре, двумя годами позднее приобрела имение во Мшатке (под Байдарами). В 1880 году – директор Никитского ботанического сада.

[3] **Парк «Салгирка»** был основан П. С. Палласом (1741–1811), который в декабре 1795 года приехал в Симферополь, где по указу Екатерины II был наделен землей на левом берегу Салгира – имение «Каралиновка». После его смерти это имение в 1824 году приобрели Нарышкины. Глава семьи, губернатор Таврический – Д. В. Нарышкин (1792–1831) приходился внучатым братом генерал-губернатора Новороссии князя М. С. Воронцова (1782–1882), которому имение было продано после смерти владельца. На правом берегу была дача Х. Х. Стевена (1781–1863), который закончил обустройство парка «Салгирка», начатое П. С. Палласом.

[4] **Э. Ф. Кесслер** (1814–1878) – русский генерал-лейтенант Кавказской армии, выдающийся боевой военный инженер, посланник России в Турции. В 1835–1838 годах изучал инженерное дело в Пруссии и Голландии. В 1860–1870-е годы жил в селении Эски-Орда (Лозовое). В состав имения входили земли в долине Малого Салгира: Мамак, Вайрат и Суин-Аджи (район современных посёлков Строгоновка и Даниловка).

[5] **Юсуповы** – древний аристократический род, берущий своё происхождение от ногайского рода Юсуфов, с XV века служившие русским царям. Охотничий дом князя Ф. Ф. Юсупова, графа Сумарокова-Эльтона (1856–1928) строили в 1908–1912 годах близ Коккоз (ныне Соколиное) по руслу одноимённой речки, впадающей в Бельбек. В числе участников охот, которые устраивал хозяин поместья, бывал Николай II, король Мануэль Португальский, эмир Бухарский и младший сын Феликс (студент Оксфорда).

Ранее было показано, что еще в античности в Крым могли завозить красных куропаток из северной Италии, а так же в XIX веке, ввиду популярного в то время направления интродукции не только растений, но и животных.

Динамика современного ареала кеклика в Крыму, свидетельствует о крайне нестабильном характере популяционной структуры вида, свойственное адвентивным популяциям. Если к 1979 году район его сплошного распространения включал безлесные и слабо облесённые южные склоны Главной гряды от Алушты на восток до Феодосии, а местами также часть северо-восточных склонов в районе Старого Крыма, Севастополя, Белогорска; гор Агармыш, Аю-Даг, яйл Ай-Петри, Никитской, Бабугана, Демерджи и Караби (Ю. Костин, 1983), то в начале 2000-х годов он остался только в районе Севастополя и Юго-Восточном Крыму (Бескаравайный, 2018). Такое сокращение ареала наблюдается в период отсутствия «подпитки», в виде регулярных выпусков очередных групп птиц в угодья из питомника «Холодная гора» (Белогорский р-он). Особенность биологии вида, которая выражается в способности охватывать обширные территории отдельными небольшими пятнами, группками и даже парами, может создавать впечатление его широкого распространения в пределах субареала. Эта особенность, по-видимому, и является причиной неожиданных встреч кекликов в разных местах региона в XIX и начале XX веков.

Что касается второго вопроса – была ли в Крыму красная куропатка напомним, что *Caccabis chukar*, о которой писал А. П. Семёнов, в научной и справочной литературе того времени называлась куропаткой хукар, красной и каменной (Мензбир, 1895; Брем, 1911). Поэтому противопоставлять, русскоязычные синонимы одного вида в литературных источниках позапрошлого века, по меньшей мере, легкомысленно.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Концепции исконного обитания кеклика в Крыму (Семёнов, 1899; Бутурлин, 1935; Цвелых, 2012), противостоит убеждение, что как рецентный вид кеклик на полуострове интродуцирован (Никольский, 1891/92; Мензбир, 1895; Пузанов, 1932; Карташев, 1952; Ю. Костин, 1983; Грачев, 1987). Если для А. П. Семёнова находка кеклика в Крыму стала толчком для обоснования Балкано-Малоазиатской теории происхождения фауны Крыма; С. А. Бутурлин никак не аргументировал свою позицию, то А. Н. Цвелых оформил эти представления в концепцию об обитании вида с доледникового времени до наших дней.

Изучением фауны Крыма и дичеразведением на полуострове в XIX веке занимались образованные и, зачастую, личности, имеющие биологическое образование, которые в своих трудах демонстрируют критические и принципиальные подходы к материалам, на основании которых они формулировали выводы и заключения. Именно с этих позиций нами проведен анализ представленных в литературе материалов.

По нашим представлениям факт обнаружения «доледниковых следов» кеклика в Крыму не является основанием для внесения вида в состав рецентной авифауны полуострова. Результаты нашего исследования позволяют аргументировано усомниться в том, что кеклик был интродуцирован в Крыму только в XX веке. Начало процесса акклиматизации представителей рода *Alectoris* мы относим к античности. Учитывая способность кеклика жить небольшими группками и парами, а также дизъюнктивный характер его современного распределения в Горном Крыму, можно предположить, что бессистемные выпуски даже нескольких пар каменных куропаток в благоприятных условиях, явились причиной их неожиданных встреч в разных местах региона в XIX и начале XX веков. Таким образом, статус *Alectoris chukar* в составе рецентной авифауны Крыма определяется нами как акклиматизированный вид.

Работа выполнена в рамках госзадания ФГБУН «НБС-ННЦ» по теме «Оценка современного состояния разнообразия редких, ресурсных и чужеродных видов, степени синантропизации и адвентизации флоры и фауны экосистем Крыма и юга России», № АААА-А19-119091190049-6.

Список литературы

Брем А. Caccabis. Каменные куропатки. – Жизнь животных. Птицы. – С-Пб: Т-во «Деятель», 1911. – С. 126–134.

Бескаравайный М. М. Современное состояние популяций и некоторые особенности экологии кеклика (*Alectoris chukar*) и фазана (*Phasianus colchicus*) в Крыму // Экосистемы. – 2018. – 13 (43). – С. 46–58.

Бутурлин С. А. Род каменные куропатки // Полный определитель птиц СССР. Гагаровые, веслоногие, цапли, пластинчатоклювые, куриные, пастушковые, трипёрстки. – М.–Л.: КОИЗ, 1935. – Т. 2. – С. 198–201.

Воинственский М. А. Птицы степной полосы Европейской части СССР. – К.: Изд-во АН УССР, 1960. – 291 с.

Воинственский М. А. Ископаемая орнитофауна Украины // Природная обстановка и фауны прошлого. – К.: Наукова думка, 1967. – С. 4–7.

Грачев Ю. Н. Кеклик // Птицы СССР. Курообразные, журавлеобразные / [Отв. ред. Р. П. Потапов, В. Е. Флинт]. – Л.: Наука, 1987. – С. 70–86.

Домбровский О. И. Архитектурно-археологическое исследование загородного крестообразного храма Херсонеса // МАИЭТ. 1993. – Вып. III. – С. 289–319.

Карташев Н. Н. Род каменные куропатки // Птицы Советского Союза. – М.: Советская наука, 1952. – Т. 4. – С. 154–173.

Кизеринский В. А. Некоторые данные о горной куропатке (*Caccabis*) в Крыму // Ежегодник Зоологического музея АН СССР. – 1930. – Т. 30, вып.4. – С. 650.

Кістяківський О. Б. Птахи. Загальна характеристика птахів. Курині. Голуби. Рябки. Пастушки. Журавлі. Дрофи. Кулики. Мартини // Фауна України. – Том 4. – Київ: АН УРСР, 1957. – 432 с.

Костин С. Ю. Общие аспекты современного состояния фауны птиц Крыма. Сообщение 1. Опыт ревизии авифаунистических списков // Бранта: Сб. научных трудов Азово-Черноморской орнитологической станции. – Мелитополь: Бранта, 2006. – Вып. 9. – С. 19–48.

Костин Ю. В. Птицы Крыма. – М.: Наука, 1983. – 240 с.

Костин Ю. В., Кормилицина В. В. Материалы по акклиматизации кеклика и фазана в Крыму // Бюллетень научно-технической информации: Охота – пушнина – дичь. – Киров, 1974. – Вып. 44–45. – С. 54–57.

Мензбир М. А. Птицы России. – М: Типолит. т-ва И. Н. Кушнеров и К°, 1895. – Т. 1. – 836 с.

Молчанов Л. А. Список птиц естественно-исторического музея Таврического губернского земства (в г. Симферополе) // Материалы к познанию фауны и флоры Российской Империи. Отд. зоол. – Москва, 1906. – Вып. 7. – С. 248–301.

Муратов М. В. Краткий очерк геологического строения Крымского полуострова. – М.: Госгеотехиздат, 1960. – 208 с.

Никольский А. М. Позвоночные животные Крыма // Записки Императорской Академии наук. Приложение LXVIII^му тому. – № 4. – СПб.: Типография Имп. Академии наук, 1891/92. – 484 с.

Пузанов И. И. Крымская охота. Современное состояние и перспективы. – Симферополь: Крымское гос. изд-во, 1932. – 123 с.

Семёнов А. Несколько соображений о прошлом фауны и флоры Крыма по поводу нахождения там горной куропатки (*Caccabis chukar* G. R. Gray) // Записки Императорской Академии наук. Физико-математическое отделение. – С-Пб: Изд-во АН, 1899. – Т. VIII, № 6. – 19 с.

Степанян Л. С. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий (в границах СССР как исторической области). – М.: Академкнига, 2003. – 808 с.

Цвелых А. Н. Ускользающая птица: история кеклика в Крыму // Природа, 2012. – № 3. – С. 75–80.

Челеби Э. Книга путешествия. Крым и сопредельные области. (Извлечения из сочинения турецкого путешественника XVII века). – Симферополь: Изд-во «Доля», 2008. – 272 с.

Blakiston T. Birds of the Crimea // Zoologist, 1857. Vol. 5. P. 5597–5604.

Gavris G., Taykova S. Aves from Karabi-Tamchin cave // Etudes et Recherches Archeologiques de l`Universite de Liege, 2004. – V. 104. – P. 295–297.

Irby L. H. List of birds observed in the Crimea // Zoologist. 1857. – Vol. 2. – P. 5353–5362.

Krätzig H. Beiträge zur Vogelkunde der Krim // Journal für Ornithologie, 1943. – Bd. 91, Hf. 2/3. – S. 268–285.

Roselaar C. S. Taxonomy, morphology, distribution Songbirds of Turkey: an atlas of biodiversity of Turkish passerine birds. – Haarlem: GMB, 1995. – 240 p.

The EBCC Atlas of European breeding birds: Their distribution and abundance / [Editors W. J. M. Hagemeijer and M. J. Blair]. – London: T.&A.D. Poyser, 1997. – 903 p.

Kostin S. Yu. Was there a rock partridge in Crimea? // Ekosistemy. 2020. Iss. 23. P. 124–132.

The article reveals opinions and hypotheses concerning the rock partridge, the origin of the species (autochthonous or allochthonous) which inhabit the Crimea now and in XIX–XXI centuries were attributed to different representatives of the genus *Alectoris* by researchers of avifauna. On the bases of the processed data of the studies and literature sources, the author presents the results of a retrospective analysis of the nomenclature and spatial structure of the habitats of representatives of the genus *Alectoris* in the Mediterranean-Black Sea region as well as the critical analysis of two conceptual proposition on the status of the Rock Partridge *Alectoris chukar* (G. R. Gray, 1830) on the territory of the Crimean Peninsula. The first proposition confirms the existence of an indigenous population of the species from the pre-glacial period to present day and its absorption by acclimated birds (Semenov, 1899; Buturlin, 1935; Tsvelykh, 2012). The second proposition supports the idea of import and further acclimatization of representatives of the genus *Alectoris* on the peninsula (Nikolsky, 1891/92; Menzbir, 1895; Puzanov, 1932; Kartashev, 1952; Yu. Kostin, 1983; Grachev, 1987). The results of the research cast doubt on the arguments of opponents and provide evidence to substantiate the idea of acclimatization of Rock Partridge in the Crimea in ancient times. The dynamics of the modern habitat of the Rock Partridge in the Crimea indicates the unstable nature of its population structure, which is typical for invasive species. Fluctuation and modern reduction of the Rock Partridge habitat may be caused by failures in the regularity of releases of regular groups of birds from nurseries. Thus, the status of *Alectoris chukar* in the landscape avifauna of the Crimea is defined as an acclimatized species.

Key word: genus *Alectoris*, Rock Partridge, the history of fauna, introduction, the Crimean Peninsula.

Поступила в редакцию 20.07.20

УДК 599.322.2:591.526

Фрактальность динамики численности белки

Колесников В. В.[1, 2], Машкин В. И.[2]

[1]*Всероссийский научно-исследовательский институт охотничьего хозяйства и звероводства имени профессора Б. М. Житкова*
Киров, Россия;
wild-res@mail.ru
[2]*Вятская государственная сельскохозяйственная академия*
Киров, Россия
mashkin_v_i@mail.ru

Анализ многолетних рядов данных о численности белки на территории России показал, что колебания численности выглядят хаотичными. Авторы проверили гипотезу, является ли временной ряд данных о численности природным объектом, подчиненным принципам фрактала. По Б. Мандельброту (2015), если изучаемый объект близок к фракталу, то зависимость числа кубов, занятых объектом от размера элементарной ячейки будет расти в степенной зависимости. А в дважды логарифмических координатах данная зависимость будет стремиться к прямой линии. Хорошая аппроксимация линейной регрессии с логарифмическими отражениями числа квадратов от их размера подтверждает, что динамика численности белки подчиняется принципам фрактала, может быть использована как характеристика этого объекта, а внешняя хаотичность изменений ресурса на самом деле имеет природные определённости. Фрактальный анализ позволил в очередной раз подтвердить состоятельность данных Службы «урожая» ВНИИ охотничьего хозяйства и звероводства, выделить отличия динамики численности белки в периоды с различной промысловой нагрузкой и показал, что этот фактор имеет влияние на динамику промысловых охотничьих ресурсов. Анализ динамики численности по регионам показал, что ряды данных о ресурсах диких животных, не имеющие надежной фактологической и методической основы, скорее всего, не обладают фрактальными свойствами природных объектов. То есть фрактальный анализ может быть одним из критериев оценки качества мониторинга. Скорее всего такой анализ применим и к другим видам животных.

Ключевые слова: фрактальная размерность, белка, мониторинг, оценка ресурсов, динамика численности.

ВВЕДЕНИЕ

Анализ данных мониторинга необходим для его совершенствования и возможности обоснованного прогноза изменений, наблюдаемых явлений и ресурсов. Особенно это актуально для эксплуатируемых человеком ресурсов. Мониторинг численности многих животных на регулярной основе ведется не давно. Например, одна из старейших мониторинговых служб Служба «урожая» ВНИИ охотничьего хозяйств и звероводства им. проф. Б. М. Житкова собирает данные оценок численности охотничьих животных более 80 лет. Список наблюдаемых видов увеличивался постепенно, постепенно совершенствовалась и методическая основа сбора и оценки информации. Поэтому анализ многолетних данных о численности тех животных, по которым это возможно, является ценным опытом для совершенствования этого мониторинга. Анализ длинных хронологических рядов достаточно трудоемок из-за большого количества информации (большой ряд лет, большое число регионов и пр.), но уже на первых стадиях анализа оценок численности можно заметить закономерности, ускользающие от внимания при работе с короткими периодами времени.

Анализ длинных рядов данных в абсолютных единицах численности можно продемонстрировать на примере ресурсов широкоареального вида. Например, белка – многочисленный ресурс, еще недавно вполне востребованный. В прошлом по ценности валовой продукции белка занимала в нашем пушном промысле первое место, оставляя позади себя соболя, лисицу, куницу и другие пушные виды. В «советское» время по стране в среднем за год заготавливалось до 4 млн. шкурок белки.

Цель настоящих исследований – на примере белки обыкновенной найти закономерности изменения ресурсов промысловых зверей, для понимания механизмов существования их

популяций, поиска возможностей долговременного прогнозирования численности этих животных и для обнаружения критериев оценки объективности мониторинга охотничьих ресурсов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ.

Ряды численности за несколько десятков лет взяты из данных Службы «урожая», которые на наш взгляд неплохо отражают тенденции динамики численности. Сбор опросной информации проводится на территории всей России по 18 формам анкет, адаптированных к 9 регионально-природным зонам страны. Бланки анкет рассылаются охоткорреспондентам два раза в год (для сбора данных по осенне-зимнему и весенне-летнему сезонам). Всего вопросы анкет охватывают 49 видов/групп млекопитающих и 24 видов/групп птиц. Полученные в результате опроса сведения заносятся в электронную базу данных и обрабатываются в специальном программном комплексе «Охотничьи ресурсы», после чего проводится распечатка видовых сводок, являющихся основой для составления текстовых обзоров состояния ресурсов во всех субъектах Российской Федерации и карты плотностей населения для каждого вида. Для перевода относительных балльных оценок в абсолютные показатели численности разработаны видовые пересчетные коэффициенты, базирующиеся на учетных данных. Для видов, по которым не проводятся регулярные учеты, для перевода балльных оценок в абсолютные показатели используются другие данные (объем добычи или заготовок, емкость и продуктивность угодий и т. п.). В 2000 году были сделаны первые попытки перевода средневзвешенных глазомерных балльных оценок в абсолютные показатели численности (Отчет о НИР…, 2000; Учеты и ресурсы…, 2007).

Служба «урожая» ВНИИОЗ в течении многих десятилетий собирает и обрабатывает анкетную информацию о численности охотничьих животных. По белки наиболее полны и информативны данные за 68 сезонов с 1950 по 2018 год. Именно их мы использовали в своём исследовании. Кроме стандартных методов вариационной статистики (Ивантер, Коросов, 2012), который проводился с применением программ Exscel и Statistica 10, применяли метод оценки фрактальной размерности графика динамики численности, описанный Бенуа Мандельбротом (2015).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Динамика численности белки за рассматриваемый период в абсолютных еденицах, как и в балльных значениях (Кирис, 1973), подтверждает характер, присущий лабильному типу. Максимальный всплеск численности в масштабах страны отмечены в сезон 1987/88 года – по сравнению с предыдущим в 3,18 раза (на 332 %). Изменения численности нерегулярны, при этом трудно выявить какую-то закономерность кроме той, что за 68 лет наблюдалось 22 пика численности, то есть средняя продолжительность цикла составляет 3,09 лет. Примерно такие же результаты имеют место при рассмотрении динамики в отдельных регионах.

Анализ добычи белки по анкетным данным ограничен размером выборки корреспондентов, и здесь пересчёт на реальные заготовки, скорее всего, невозможен. Связь между анкетными относительными показателями добычи белки и ее численностью ни на региональном, ни на федеральном уровне обнаружить не удалось. Это может объясняться низкой долей добычи белки, особенно в последние 20 лет. В периоды активного промысла белки в России заготавливалось до 4 млн. шкурок – это 16 % от ее средней численности, а в последние 20 лет среднее изъятие составляет около 200 тыс. особей (менее 1 % от средней численности). Для вида, прирост популяций которого может быть до 400 %, такое изъятие ничтожно. Скорее всего, охота на белку не может влиять на ресурсы этого зверька. Корреляции между численностью и добычей белки не обнаружено (для максимальной добычи охотников коэффициент корреляции r_1=–0,031; для средней добычи охотников r_2=0,225).

Данные о добыче говорят, о том, что изменение в отношении к ресурсу белки в нашей стране произошел в конце восьмидесятых годов двадцатого столетия. До этого времени белка

воспринималась как промысловый ресурс, а после 1988 года добывать белку стали меньше и все чаще попутно. На первый взгляд это не отразилось на динамике ресурса белки в стране и по регионам.

При анализе многолетних рядов численности белки было замечено, что в целом линия динамики (график) напоминает хаотически ломаную линию (рис. 1), похожую на береговую линию, охарактеризованной, в свое время, как фрактал (от латинского fractus, прилагательного от глагола frangere – ломать, разбивать на части). Подобные объекты могут быть проанализированы специальными статистическими методами. Введение математиками понятий «фрактал», «фрактальная размерность» и разработка теории фракталов во второй половине XX века позволяет формализовать математическое описание природных объектов и успешно применить эту теорию во многих областях человеческой деятельности.

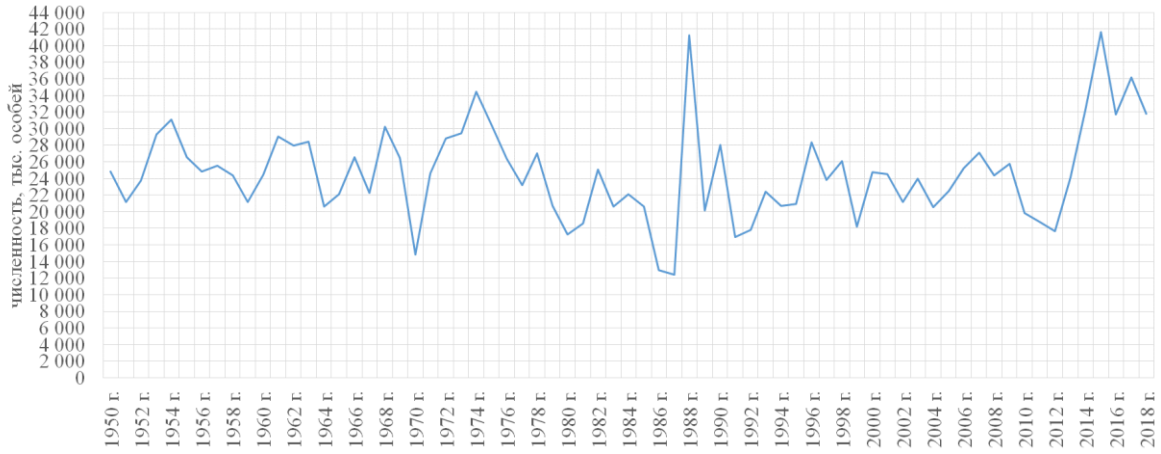


Рис. 1. Динамика численности белки в России

Фрактал – это множество, части которого подобны целому. Само понятие фрактал появилось благодаря работам Бенуа Мандельброта в семидесятых годах XX столетия.

Классическим примером природного фрактального объекта служит береговая линия. С проблемами измерения длины береговой линии Британии столкнулся в начале прошлого столетия английский гидромеханик Ричардсон при попытке заменить линию ломаной. Оказалось, что при уменьшении масштаба измерения длина ломаной резко возрастает. Мандельброт предложил аппроксимировать степень увеличения длины береговой линии в зависимости от масштаба степенным законом. Основной характеристикой фрактального объекта является фрактальная размерность:

$$\mathrm{D} = \lim_{\delta \to 0} \frac{\ln N(\delta)}{\ln\left(\frac{1}{\delta}\right)},$$

где: δ –масштаб измерения, N – количество измерительных отрезков.

Соответственно, если изучаемый объект близок к фракталу, то зависимость числа кубов, занятых объектом от размера элементарной ячейки будет расти в степенной зависимости. А в дважды логарифмических координатах данная зависимость будет стремиться к прямой линии. Фрактальная размерность определяется как тангенс угла наклона этой линии. По Мандельброту, для фрактальных объектов фрактальная размерность должна быть больше топологической. Этот метод впоследствии стал считаться классическим.

По аналогии, определим, является ли временной ряд данных о численности природным объектом, подчиненным принципам фрактала. Если это так, то при определении фрактальной размерности мы сможем определить и оценить аппроксимацию линейной регрессии к точкам

с логарифмическими координатами. Если эта аппроксимация R^2 близка к 1, то можно предположить, что динамика численности белки подчиняется принципам фрактала. И внешняя хаотичность изменений ресурса на самом деле имеет природные определенности, пусть даже и не достаточно изученные.

Возьмем за масштаб (*δ*) количество лет в графике динамики численности и соответствующий ему интервал на шкале OY, чтобы получить квадратную сетку в поле построения графика, и пересчитаем количество квадратов (*m*), которые пересекает график динамики. Изменяя масштаб сетки проделаем это 5–6 раз. Затем прологарифмируем полученные значения (табл. 1) и построим график y(x) (рис. 2). Для графика важна аппроксимация (R^2), по которой мы судим о фрактальности объекта исследования, и коэффициент *a* уравнения линейной регрессии y(x), из которого можно рассчитать фрактальную размерность объекта по формуле D=1–*a* (Мандельброт, 2015).

Таблица 1

Вычисление значений x и y динамики численности белки для построения графика в двойной логарифмической шкале

δ, лет	6	5	4	3	2	1
x=lnδ	1,7917595	1,6094379	1,3862944	1,0986123	0,6931472	0
m	25	31	40	54	85	184
y=ln(m×δ)	5,0106353	5,0434251	5,0751738	5,0875963	5,1357984	5,2149358

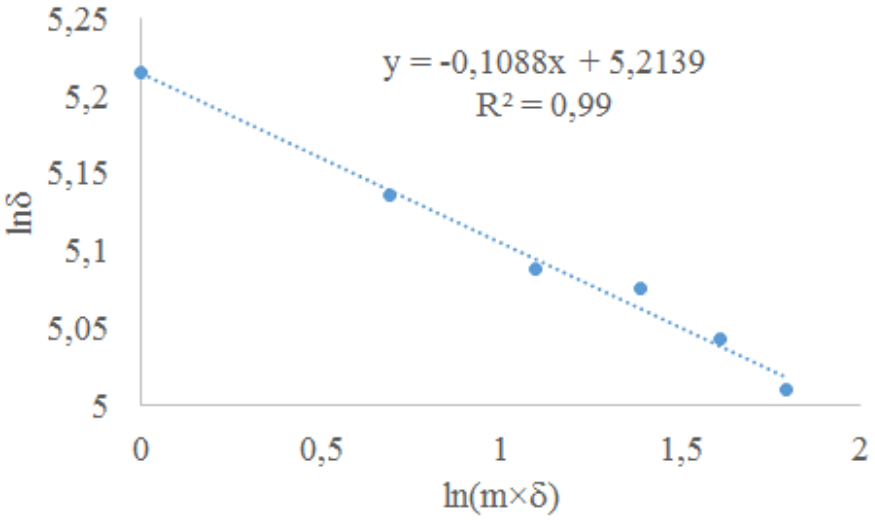


Рис. 2. Оценка фрактальной размерности графика динамики численности белки в России по аппроксимации графика y(x), R^2=0,99; D=1,1088

Полученные показатели подтверждают нашу гипотезу о фрактальной природе динамики численности не только для белки, но и для волка (табл. 2, рис. 3).

Таблица 2

Вычисление значений x и y динамики численности волка для построения графика в двойной логарифмической шкале

δ, лет	6	5	4	3	2	1
x=lnδ	0,78	0,69897	0,60206	0,477121	0,30103	0
m	9	11	14	19	30	63
y=ln(m×δ)	1,73	1,740363	1,748188	1,755875	1,778151	1,799341

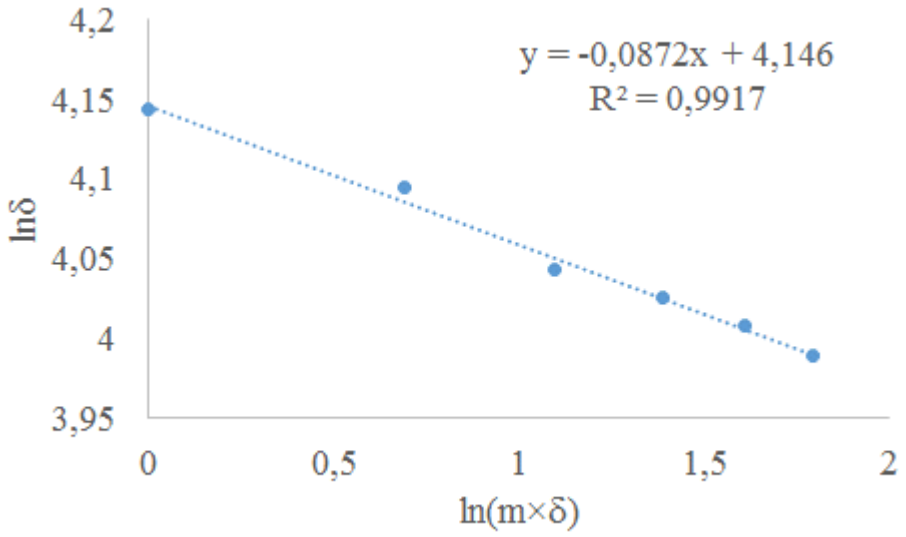


Рис. 3. Оценка фрактальной размерности графика динамики численности волка в России

Проверка гипотезы о фрактальной размерности динамики численности белки по периодам, отмеченным выше и связанным с изменением отношения охотников к промыслу белки, показала, что эти периоды отличаются (рис. 4). Мы выделили два периода: 1950–1987 годы (в этот период стабильной советской экономики заготовки белки были организованы плановым образом и имели стабильный характер) и 1988–2018 годы (когда интерес к добыче белки сильно упал и ее стали добывать в большей части попутно).

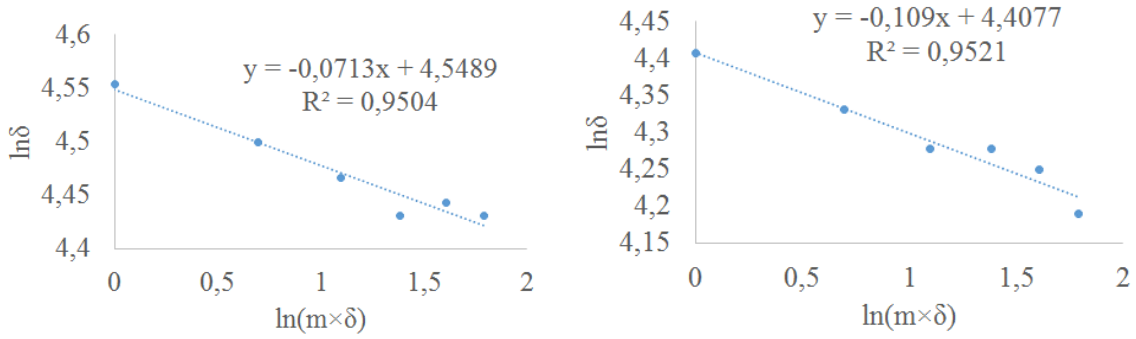


Рис. 4 - Оценка фрактальной размерности графика динамики численности белки в России по двум периодам: 1950–1987 и 1988–2018 годы

Выбрав несколько регионов (из-за трудоемкости метода) мы проверили нашу гипотезу для регионального масштаба и сравнили показатели фрактальной размерности по аналогичным периодам и за весь наблюдаемый период (табл. 3)

Фрактальная размерность взятых периодов несколько отличается – D_1=1,0713, а D_2=1,109. В последнем периоде она увеличилась, то есть динамика стала более ломаной. Как правило увеличение фрактальности говорит об увеличении неустойчивости объекта. Есть исследования, которые показывают, что увеличение фрактальной размерности является предвестником кризисных явлений (Цветков и др., 1999; Гуляева и др., 2001; Цветков и др., 2001, Фрактальный анализ…, 2020)

Любопытно проследить этот процесс на примере динамики численности диких животных в будущем. Хотя увеличение размерности было небольшим, оно указывает на некоторую дестабилизацию и подтверждает, что стабильная эксплуатация вида является залогом

устойчивого развития охотничьего ресурса, а изменение промыслового усилия имеет отрицательную окраску. Любопытно, что показатели фрактальной размерности для всего ряда и для неустойчивого периода практически одинаковы – 1,109 и 1,1088. Очевидно величину размерности ломаной определяет ее более ломаный участок.

Таблица 3

Сравнение фрактальной размерности динамики численности белки в некоторых регионах России и в целом по стране по разным отрезкам времени

Регион	Значение показателей и годы					
	D_1	D_2	$D_{общ.}$	R_1^2	R_2^2	$R_{общ}^2$
	1950–1987	1988–2018	1950–2018	1950–1987	1988–2018	1950–2018
Российская Федерация	**1,0713**	**1,109**	**1,1088**	**0,9504**	**0,9521**	**0,9900**
Рязанская область	1,1356	1,0868	1,1315	0,9333	0,8871	0,9955
Кировская область	1,1317	1,0800	1,1333	0,9746	0,9334	0,9755
Республика Коми	1,1356	1,0868	1,1315	0,9333	0,8871	0,9955
Иркутская область	1,1074	1,0982	1,1163	0,9901	0,9428	0,9830
Хабаровский край	1,1074	1,0862	1,1028	0,9901	0,9317	0,9946
Тульская область	*1,002*	*1,0416*	*1,0567*	*0,0039*	*0,1088*	*0,3213*

Примечание к таблице. D_1 – фрактальная размерность за период 1950–1987 годы; D_2 – фрактальная размерность за период 1988–2018 годы; $D_{общ.}$ – фрактальная размерность за период 1950–2018 годы; R_1^2 – аппроксимация линейной регрессии y(x) за период 1950–1987 годы; R_2^2 – аппроксимация линейной регрессии y(x) за период 1988–2018 годы; $R_{общ}^2$ – аппроксимация линейной регрессии y(x) за период 1950–2018 годы.

В результате такого анализа, можно предположить, что ослабление промысла все-таки сказалось на популяциях белки в России.

Аппроксимация графиков по большинству территорий достаточно высокая, что подтверждает природную определенность фрактала для динамики численности белки. Показатели фрактальной размерности имеют достаточно близкие значения по выбранным периодам. Отличается от этих закономерностей показатели по Тульской области (табл. 3).

Это может иметь следующее объяснение. Из некоторых регионов сведения от охоткорреспондентов с оценкой численности белки поступают нерегулярно. Это происходит по разным причинам. Где-то белка не является эксплуатируемым ресурсом, и охотники не обращают на нее должного внимания, где-то недостаточно корреспондентов, где-то белка обитает не на всей территории региона и корреспондент из той части, где белка не обитает не дает сведения и т.п. Таких регионов достаточно много, но ресурсы там, составляют от общей численности белки в стране менее одного процента. Тем не менее, в мониторинге сочли некорректным оставлять эти территории без всякой оценки численности. В этом случае специалисты Службы «урожая» экспертно (по другим возможным источникам) дают свою оценку. Например, в Тульской области, где численность белки редко оценивалась корреспондентами, значительная часть оценок была сделана по аналогии с соседними территориями (экспертно), без полевых наблюдений. То есть ряд можно считать искусственным. Очевидно, поэтому тенденция изменения фрактальной размерности по выбранным периодам и в целом не совпадает с таковой у регионов с надежными оценками, а аппроксимация регрессии логарифмических отражений числа квадратов от их размера далека от приемлемой; таким образом, этот объект не похож на объект с природными фрактальными свойствами. Возможно, ряды экспертных данных, не имеющие достаточной фактологической базы, нефрактальны и по этой характеристике выделяются на фоне достоверных данных в худшую сторону. Предстоит выяснить, может ли эта характеристика помочь в выбраковке недостоверных данных или мы наблюдали частный случай. То есть, может ли этот момент быть ключевым методическим положением для контроля мониторинга? Предстоит выяснить,

о чем говорит изменение фрактальной размерности, с чем это связано и к чему ведет. Эти и подобные вопросы конструктивны в построении методических положений контроля мониторинга и требуют разрешения в будущих исследованиях.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В период «Перестройки» произошла смена отношения охотников к ресурсам белки: в советский период она добывалась планомерно и стабильно, а в дальнейшем интерес к этому ресурсу сильно ослаб. Поэтому в анализе динамики ресурсов белки можно выделить хронологическую границу – около 1987–88 годы.

Можно сказать, что ослабление промысла сказалось на популяциях белки в России. Фрактальная размерность ее динамики численности изменилась, и линия ее графика стала выглядеть более ломанной. Как правило, изменение фрактальной размерности говорит об увеличении неустойчивости объекта.

Хорошая аппроксимация линейной регрессии с логарифмическими отражениями числа квадратов от их размера подтверждает, что динамика численности белки подчиняется принципам фрактала и внешняя хаотичность изменений ресурса на самом деле имеет природные определённости. Это так же говорит о неплохом качестве данных, собранных Службой «урожая».

Фрактальная размерность временного ряда данных мониторинга может быть использована как характеристика этого объекта.

Мониторинговые ряды данных о ресурсах диких животных, не имеющие надежной фактологической и методической основы, скорее всего, не обладают фрактальными свойствами природных объектов.

Благодарности. Авторы выражают искреннюю благодарность всем охоткорреспондентам Службы «урожая» ВНИИОЗ им. проф. Б. М. Житкова.

Работа выполнена в рамках научно исследовательских работ ФГБНУ ВНИИОЗ им. проф. Б.М. Житкова по государственному заданию темы № 0766-2019-0001.

Список литературы

Гуляева О. С., Толкаченко Г. Л., Цветков В. П., Цветков И. В. Фрактальная размерность в исследовании динамики валютного курса // Моделирование сложных систем. – Вып. 3. – Тверь : Изд-во ТвГУ, 2001. – С. 176–189.

Ивантер Э. В., Коросов А. В. Элементарная биометрия. – Петрозаводск : Изд-во ПетрГУ, 2013. – 110 с.

Кирис И. Д. Белка. – Киров : Волго-Вятское кн. изд-во, 1973. – 447 с.

Мандельброт Б. Б. Какова длина побережья Британии? Статистическое самоподобие и фрактальная размерность. – СПб. : «Страта», 2015. – 129 с.

Отчет о НИР по заданию «Разработать шкалу региональных оценок численности охотничьих животных» по теме 01.01. Обосновать систему комплексного устойчивого природопользования в регионах РФ Раздел 01.01.03. Совершенствовать методическую основу мониторинга охотресурсов. – Киров : ВНИИОЗ РАСХН, 2000. – 147с.

Учеты и ресурсы охотничьих животных России / [Ред. В. И. Машкин]. – Киров, 2007. – 302 с.

Фрактальный анализ и его применение к исследованию временных рядов. https://revolution.allbest.ru/mathematics/d00243832.html (Обращение 20.04.20)

Цветков В. П., Рыжиков В. Н., Цветков И. В., Иванов В. В. Фрактальные методы в изучении социально-экономических систем // Моделирование сложных систем. – 1999. – Вып. 2. – С. 72–81.

Цветков И. В. Фрактальная размерность временного ряда как «флаг» катастроф в социально-экономических процессах // Моделирование сложных систем. – 2001. – Вып. 3. – С. 121

Kolesnikov V. V., Mashkin V. I. Fractality of the dynamics of the number of squirrel // Ekosistemy. 2020. Iss. 23. P. 133–140.

The analysis of long-term series of data on the number of squirrel in Russia showed that fluctuations of population look chaotic. The authors tested the hypothesis whether the time series of abundance data is a natural object that follows the fractal principles. According to B. Mandelbrot, if the studied object is close to a fractal, the dependence of the number of cubes occupied by the object on the size of the unit cell will grow in a power-law dependence. This dependence will tend to a straight line in the double logarithmic coordinates. A good approximation of linear regression with logarithmic reflections of the number of squares from their size confirms that the dynamics of the number of squirrels follows the principles of the fractal, and can be used as a characteristic of this object, and the external randomness of changes in the resource actually has natural determinations. Fractal analysis once again confirmed the consistency of the data from the "Harvest" Service of the Russian Research Institute of Game Management and Fur Farming, highlighted the differences in the dynamics of the abundance of squirrels during periods with different fishing loads and showed that this factor has an effect on the dynamics of commercial hunting resources. An analysis of the dynamics of abundance by region showed that data series on wild animal resources that do not have a reliable factual and methodological basis most likely do not have fractal properties of natural objects. That is, fractal analysis can be one of the criteria for assessing the quality of monitoring. Most likely, this analysis is applicable to other animal species.

Key words: fractal dimension, squirrel, monitoring, resource estimation, population dynamics.

Поступила в редакцию 10.05.20

УДК 599.742.17+599.742.4]:591.526(292.471) DOI 10.37279/2414-4738-2020-23-141-151

Динамика численности хищных млекопитающих Карадагского природного заповедника

Ярыш В. Л.[1], Антонец Н. В.[2], Ярыш Г. Е.[1]

[1] *Карадагская научная станция имени Т. И. Вяземского – природный заповедник РАН – филиал Института биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН*
Феодосия, Крым, Россия
galina.yarish65@gmail.com
[2] *Днепровско-Орельский природный заповедник*
Днепр, Украина
antonez_48@mail.ru

В статье приводятся данные мониторинга численности хищных млекопитающих, обитающих в Карадагском заповеднике: эндемичного крымского подвида лисицы (*Vulpes vulpes krymea-montana* Brauner, 1914), эндемичного крымского подвида барсука (*Meles meles tauricus* Ognev, 1926) и подвида енотовидной собаки (*Nyctereutes procionoides ussuricus* Matschie, 1907). Динамика численности лисицы (наблюдается с 1989 года) характеризуется значительными колебаниями численности – от 5 до 54 особей. При инвентаризации в 2018 году обнаружена 21 лисья нора. Обнаруженные норы чаще всего располагались в гротах и расщелинах скал. В качестве корма лисицы выявлен 41 вид растений и 46 видов животных. В низкопродуктивных угодьях заповедника в кормовом рационе лисицы (особенно в осенне-зимний период) преобладают растительные корма, в частности, плоды фисташки составляют 46,5 %. Установлен факт поедания лисицей луковиц крокуса узколистного (*Crocus angustifolius* Weston). Обследования поселений барсука проводились, начиная с 2011 года. В 2017 году зарегистрировано 7 поселений барсука, из которых только одно – жилое. Численность барсука также подвержена существенным колебаниям вплоть до отсутствия в течение ряда лет. Максимум численности барсука (9 особей) зарегистрирован в 2011 году. Барсук в заповеднике поселяется, в основном, в расщелинах скал и гротах и реже – в норах, выкопанных в земле. Численность крымских эндемичных подвидов лисицы и барсука в Карадагском заповеднике в последние годы находится на минимальном уровне, и поэтому данные виды требуют особого внимания. Енотовидная собака в заповеднике отмечена единично, постоянно здесь не обитает из-за отсутствия подходящих биотопов. Данный вид является интродуцентом крымской фауны и для заповедника, в целом, является нежелательным видом.

Ключевые слова: горно-крымская лисица, барсук, енотовидная собака, мониторинг, Карадагский заповедник.

ВВЕДЕНИЕ

«Карадаг, представляющий собой обособленную горную группу, является крайним восточным звеном Главной гряды Крымских гор и выделяется уникальными природными особенностями» (Природа Карадага, 1989). Карадагский природный заповедник создан в 1979 году на землях государственного лесного фонда и расположен в юго-восточной части Крымского полуострова. Географические координаты – 44° 35´ северной широты и 35° 14´ восточной долготы. Общая площадь заповедника составляет 2874,2 га, в том числе суши – 2065,07 га и 808,1 га – акватория Черного моря.

Изучение особенностей динамики численности, экологии и биологии редких видов млекопитающих на заповедных территориях представляет собой весьма актуальную задачу (Дулицкий, 2001). Фауна Карадага включает степные, лесные и южнобережные виды. В настоящее время в заповеднике известно 32 вида млекопитающих, а за весь период изучения Карадага – 46 видов (Карадаг заповедный, 2011). Из хищных млекопитающих (отряд хищные – Carnivora) обычна лисица горно-крымская – эндемичный крымский подвид (*Vulpes vulpes krymea-montana* Brauner, 1914), обитает эндемичный крымский подвид барсука (*Meles meles tauricus* Ognev, 1926), встречается подвид енотовидной собаки (*Nyctereutes procionoides ussuricus* Matschie, 1907) – интродуцент из Приморского края. В скальных биотопах заповедника распространена каменная куница или белодушка (*Martes foina rosanovi* V. et E.

Martino, 1917). Ласка (*Mustela nivalis vulgaris* Erxleben, 1777) и Краснокнижный вид (Красная книга, 2015) – степной хорек (*Mustela eversmanii* Lesson, 1827) редкие виды для Карадага (Природа Карадага, 1989; Ярыш, 2014). Крупных хищников в заповеднике нет. Волк (*Canis lupus* Linnaeus, 1758.) регулярно наведывался на Карадаг сто лет назад, его заходы наблюдались в 1919–1922 годы (Карадаг заповедный, 2011). В 1948–1950 годах волк обитал во всех областях Украины, кроме Крыма (Волох, 2014). В Крыму волки стали постоянно встречаться с 2003 года (Ярыш, Антонец, 2018). В августе 2019 года нами наблюдались следы волка в Кировском районе (50–60 км от заповедника) возле озера Сиваш (рис. 1). В настоящее время в заповеднике освободившуюся экологическую нишу волка заняли бродячие собаки, сбивающиеся в крупные стаи, способные загнать не только зайца или лисицу, но и кабана и взрослую косулю (Карадаг заповедный, 2011; Ярыш, Иванов, 2015).

Рис. 1. Следы волка в районе поселков Красновка и Шубино (Кировский р-н, Крым) (фото Г. Е. Ярыш)

Хищники являются неотъемлемой частью биоценоза. В Европейской части России заповедные территории часто служат последними убежищами для таких видов. Важной задачей является сохранить эти «ядра» и по возможности помочь некоторым видам хищников поднять свою численность или хотя бы сохранить ее на стабильном уровне (Ситникова, 2004). Карадагский природный заповедник находится в курортной зоне и в окружении трех вплотную прилегающих поселков, антропогенный фактор которых очень сильно влияет на поведение хищных млекопитающих и их численность. Лисица, например, в сравнении с другими видами хищных млекопитающих, имеет высокий потенциал к обитанию в антропогенных условиях. Это объясняется поведенческой пластичностью, приспособлением к существованию без общего ограничения активности (Владимирова, 2010). Уменьшение численности барсука по многочисленным наблюдениям в значительной степени связано с антропогенным влиянием (Яндорханов, Батхиев, 2015). Енотовидная собака была интродуцирована в Крым и к настоящему времени стала неотъемлемой частью его фауны. Важна оценка численности данного хищника на новых для него территориях, а так же изучение экологии и распространения вида, что актуально в первую очередь для особо охраняемых природных территорий (Камалова и др., 2016). Распространение енотовидной собаки связано с наличием мест пригодных для временных убежищ и нор, водоемов, около которых этот хищник может найти себе пищу, а также относительно небольшим влиянием человека (Камалова и др., 2016).

Цель данного исследования – изучить динамику численности, распространение, экологию и биологию хищных млекопитающих – лисицы горно-крымской, барсука и енотовидной собаки, обитающих на территории Карадагского природного заповедника.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектом данного исследования являются хищные млекопитающие – лисица горно-крымская, барсук и енотовидная собака. Жизнь этих видов животных тесно связана с норами, которые используются как выводковые, как дневные убежища и убежища в дни непогоды. Барсук и енотовидная собака, кроме того, используют норы для зимнего сна (Млекопитающие..., 1979). По литературным и нашим данным лисица и енотовидная собака часто используют заброшенные норы барсука (Ружиленко, 2004; Камалова, 2016), кроме того по нашим наблюдениям лисица может занять отдельный отнорок и в жилом поселении барсука.

Мониторинг хищников проводился путем обследования территории заповедника на предмет обнаружения поселений (нор), которые наносились на карту, троп, следов и анализа состояния популяций животных (Граков, 1973). Работы по исследованию численности барсука проводились по всей территории заповедника в местах возможных для устройства городков (поселений) и жизнедеятельности этих животных. Особое внимание уделялось оврагам под пологом леса, расщелинам в скалах, на участках леса с наличием водоемов и источников. Норы барсуков, которые были выявлены при детальном обследовании территории заповедника, картировались, им присваивался определенный номер, разделялись на две группы: жилые или заселенные, а так же нежилые или заброшенные. Координаты нор определялись с помощью прибора GPS. Численность барсука рассчитывалась по методике, которая используется многие годы в Крымском природном заповеднике: учет численности по норам (Паршинцев, 2001). Следует отметить, что полученные результаты – это ориентировочные сведения о численности вида.

Исследования динамики численности диких животных (млекопитающих) проводили методом стратифицированной выборки прогонами (рис. 2) в 1989–2019 годах на трех пробных площадках. Полученные результаты на пробных площадках экстраполировались на всю исследуемую территорию. Площадки были выбраны в пределах среднего класса бонитета учитываемых животных, и расположены так, чтобы при учете переход животных с площадки на площадку исключался, и они не могли попасть в учет дважды. Работы проводились в течение одного светового дня. Животные учитывались визуально (Червонный, 1973; Методические указания, 2009).

Контроль за трофической деятельностью проводился на пяти постоянных маршрутах, охватывающих различные биотопы заповедника (общей протяженностью 26,6 км) по сезонам года в период 2010–2014 годов. Анализ питания лисицы проводился методом разбора экскрементов и по пищевым остаткам (Чиркова, 1967; Вайсфельд, 1985), собранным на протяжении 1983–1986 годы и 2010–2014 годы в количестве 18585 проб (Антонец и др., 2011; Антонец, Ярыш, 2015).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В Карадагском заповеднике **горно-крымская лисица** (относится к семейству волчьих (Canidae)) населяет участки горных степей, а особенностью является тот факт, что она «норы устраивает в труднодоступных местах, часто среди скал» (Природа Карадага, 1989) в связи с ограниченностью мест пригодных для норения, то есть в гротах и расщелинах скал. Плотность по данным учета в ноябре 1983 года, составила в среднем 4,4 особи/км^2 (44 особи/1000 га) однако на южных склонах хребтов зимой до 10 особей/км^2 (100 особей/1000 га) (Природа Карадага, 1989). Как и в других точках ареала, численность ее подвержена значительным колебаниям и лимитируется массовыми заболеваниями (в первую очередь бешенством) с последующей гибелью. Спектр пищевых объектов лисицы специфичен для каждого региона и обусловлен в Карадагском природном заповеднике его расположением в горных комплексах на берегу Черного моря. В низкопродуктивных угодьях заповедника в кормовом рационе (особенно в осенне-зимний период) преобладают растительные корма – «до 82 % встреч» (Природа Карадага, 1989). Всего нами было выявлено 41 вид растительных и 46 видов

животных кормов (Ярыш и др., 2014; Антонец, Ярыш, 2015; Антонец, Ярыш, 2018). Основу животных кормов составляют мышевидные грызуны, птенцы птиц, зайцы, насекомые, а также падаль. Из растительных кормов в питании горно-крымской лисицы отмечены следующие виды: виноград лесной (*Vitis sylvestris* Gmel.), боярышник (*Crataegus* sp.), кизил обыкновенный (*Cornus mas* L.), эфедра двуколосковая (*Ephedra distachya* L.), фисташка туполистая фисташка туполистная (*Pistacia mutica* Fish et Mey) – составляет 46,5 %, груша обыкновенная (*Pyrus communis* L.) и другие.

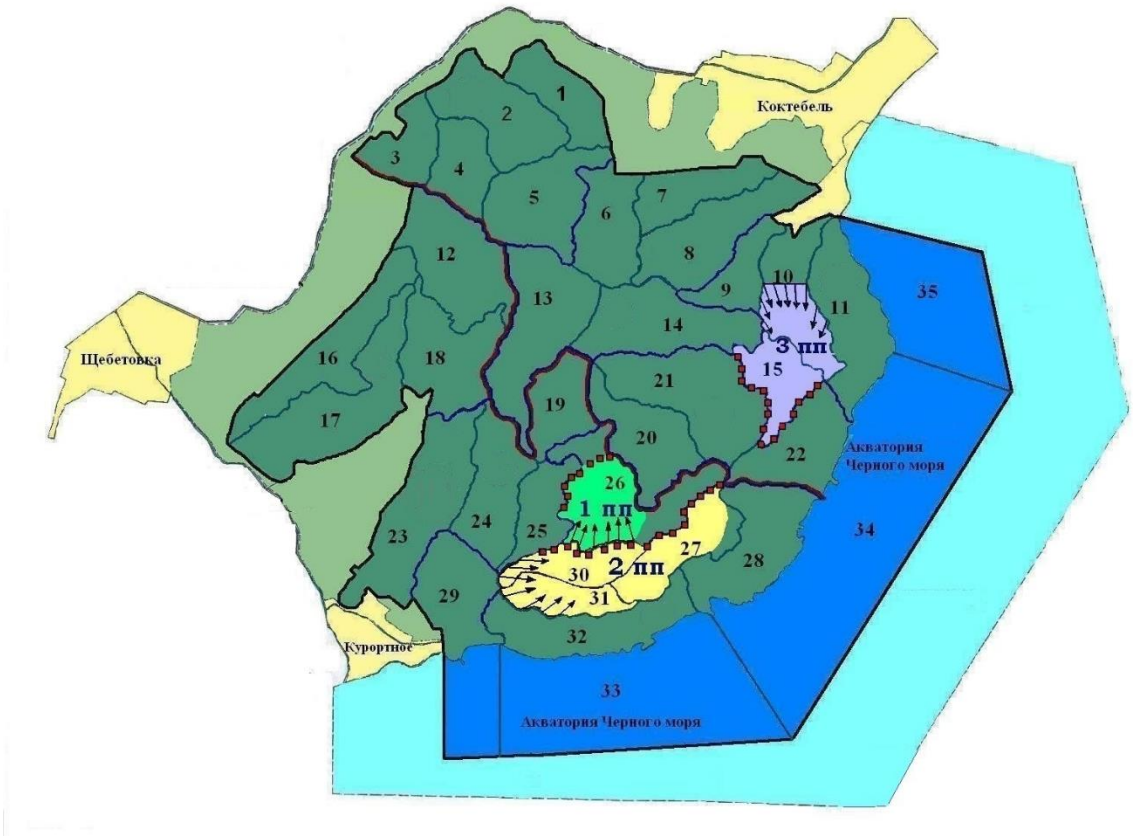


Рис. 2. Пробные площадки учета животных методом шумового прогона на территории Карадагского заповедника

→ – направление загона, ■ – учетчики, 1–35 – номера кварталов.

Интересным, на наш взгляд, является впервые установленный нами факт поедания лисицей генеративных луковиц крокуса узколистного (*Crocus angustifolius* Weston.), занесенного в Красную книгу Украины (Червона книга…, 2009). В осенне-зимний период (после выпадения осадков) лиса по запаху находит и выкапывает луковицы из влажного грунта (кв. 20, 23, 31) (Антонец и др., 2011; Ярыш и др., 2014).

Для горно-крымской лисицы из Карадагского заповедника характерна повышенная маркировочная деятельность (до 5 мочевых точек и 30 фекалий на 10 км маршрута) (Ярыш и др., 2014).

По данным инвентаризации 2018 года (октябрь – ноябрь) обнаружена 21 лисья нора (рис. 3), которые находятся: в квартале 1 – 1 нора, в квартале 2 – 2 норы, в квартале 6 – 1 нора, в квартале 8 – 2 норы, в квартале 11 – 3 норы, в квартале 12 – 1 нора, в квартале 14 – 1 нора, в квартале 17 – 5 нор, в квартале 18 – 1 нора, в квартале 24 – 1 нора, в квартале 25 – 1 нора, в квартале 30 – 1 нора, в квартале 32 – 1 нора. Выявлено, что в заброшенном поселении барсука № 4 (квартал 12) весной 2018 года лиса привела лисят и летом ушла с выводком из этой норы. Весной 2019 года (май) зафиксированы выводки лисиц в трех норах. Одна нора расположена

в квартале 11, восточный склон хребта Кок-Кая, вторая нора – в квартале 17 в расщелинах скал южного склона хребта Балалы-Кая, третья нора – в квартале 12 в расщелине скалы северного склона горы Легинер (поселение барсука № 5) (рис. 4), где весной 2019 года зафиксирован выводок лисицы.

Рис. 3. Заброшенные лисьи норы
a – под пологом леса в сосновых насаждениях (кв. 12); *b* – на открытой местности (кв. 18) (фото В. Л. Ярыша).

В таблице 1 приведены данные по численности и плотности населения горно-крымской лисицы в Карадагском заповеднике, из которой видно, что общая численность горно-крымской лисицы колебалась в широких пределах: от 54 особей в 1989 году до 5 особей в 2009–2010 годы. Абсолютный максимум был обусловлен наивысшей численностью зайца-русака (*Lepus europaeus* Pallas, 1778) в предыдущие годы (1986 – 428 особей, 1987 – 416 особей). Резкое снижение численности зайца с 1986 года по 2002 год до 27 особей под влиянием эпизоотии (туляремия, которая была зафиксирована в Крыму) способствовало тому, что заяц перестал быть основным видом в питании лисицы, и в конечном итоге это привело к снижению ее численности до 16 особей (Антонец и др., 2011; Ярыш и др., 2014; Антонец, Ярыш, 2018). В последующие годы численность лисицы колебалась от 5 до 16 особей на всю территорию заповедника. В этот период основными факторами, влияющими на численность лисицы, являлись эпизоотии, климатические факторы, кормовая база, а также фактор беспокойства от постоянного наличия стай и хищничество бродячих собак на территории заповедника. В 2019 году общая численность горно-крымской лисицы в Карадагском заповеднике составила лишь 7 особей (4 ос./1000 га) и стабилизировалась на этом минимуме.

Барсук относится к семейству куньих (Mustelidae), занесен в Красную книгу Крыма (Красная книга…, 2015). В Карадагском заповеднике «в последние годы редок: следы отмечены на северных склонах гор Святая и Легенер» (Природа Карадага, 1989). Барсук – типичное норное животное, поселяется в расщелинах скал и гротах или выкопанных в грунте норах под пологом леса. Известно, барсук образует пары на несколько лет и даже, возможно, на всю жизнь. Свои поселения – городки устраивает из нескольких нор, соединенных между собой, размеры которых могут быть внушительными. Такие городки используются несколькими поколениями. Как правило, в таких поселениях обитает семья, состоящая из 2–5 особей. Подрастающие особи, отселившись от родителей, пользуются одиночными норами, которые часто являются временными (Яндарханов, Батхиев, 2015), или в дальнейшем превращаемые ими в городок.

Обследования поселений на территории заповедника нами проводились в 2011 и 2012 годах. В сентябре 2011 года было обследовано поселение, расположенное в квартале 4 у подножия горы Иклмак-Кая. На влажном грунте выявлены отпечатки свежих следов двух

Рис. 4. Остатки фазана (перья и кости) и часть черепа молодой косули европейской возле норы лисицы (*a*). Самка барсука, загрызенная бродячими собаками в районе источника Гяур-Чешме (кв. 20) (*b*) (фото В. Л. Ярыша)

Таблица 1

Данные учета лисицы на территории Карадагского заповедника за 1989–2019 годы.

Год проведения учета	Плотность животных ос./1000га	Общая численность животных в заповеднике	Год проведения учета	Плотность животных ос./1000га	Общая численность животных в заповеднике
1989	26	54	2010	3	5
1992	20	41	2012	8	16
1993	17	37	2013	5	11
1997	17	37	2014	5	11
2002	8	16	2015	9	15
2003	8	16	2016	6	11
2006	5	11	2017	9	15
2008	8	16	2018	4	7
2009	3	5	2019	4	7

взрослых особей барсуков. Выявленный барсучий городок состоит из 6 нор, расположен в лесу, вблизи водоема, что характерно для этого вида. В декабре 2011 года обследовано поселение у подножия горы Зуб (кв. 23), состоит из 1норы. В апреле 2012 года после суровой зимы это поселение выявилось нежилым. В квартале 3 (2011 г.) барсуки осенью раскопали 2 подземных гнезда ос (звери жировали). В 2011 и 2012 годах обнаружено и обследовано заброшенное поселение, состоящее из двух нор, на восточном склоне горы Легинер (кв. 12). В декабре 2011 года было обследовано поселение на северном склоне этой горы (кв. 12). Одна из нор жилая. В 2012 году рядом с этим поселением во время оттепели в марте месяце сотрудником госохраны заповедника были обнаружены свежие следы барсука. Зверь спускался вниз по склону к луже, попить воды (Антонец, Ярыш, 2012).

В 2017 году было обследовано поселение барсука в дубраве у подножия горы Балалы-Кая. Было обнаружены две нежилые норы барсуков. На северном склоне хребта Сюрю-Кая обследовано жилое поселение барсука с тремя выходами, возле него выявлены следы барсука. Данные учетов барсука приводим в таблице 2.

Таблица 2

Данные учета барсука на территории Карадагского заповедника в 2011–2018 годы

Место расположения поселения	Количество нор в поселении	Годы			
		2011	2012	2017	2018
Южный склон г. Иклмак-Кая (кв. 4)	6 нор	жилое	жилое	нежилое	нежилое
г. Зуб (кв. 23)	1 нора	жилое	нежилое	нежилое	нежилое
Восточный склон г. Легинер (кв. 12)	2 норы	нежилое	нежилое	нежилое	нежилое
Северный склон г. Легинер (кв. 12)	2 норы	жилое	жилое	нежилое	нежилое
Северный склон г. Легинер (кв. 12)	2 норы	-	нежилое	нежилое	нежилое
Северный склон г. Балалы-Кая (кв.17)	2 норы	-	-	нежилое	нежилое
Северный склон хр. Сюрю-Кая (кв. 13)	3 норы	-	-	жилое	нежилое
Численность барсука, особей		9	7	3	-
Плотность барсука, особей/1000 га		5	4	2	-

Примечание к таблице. Расчет численности барсука: в 1 городке (поселение, состоящее из 2-х и более нор) – 3 особи, в одной норе – 1 особь.

В октябре 2017 года была проведена инвентаризация поселений (городков) барсука, расположенных на территории заповедника. Всего было обнаружено семь поселений барсуков (табл. 2). Ниже приводим подробное их описание.

Поселение № 1 (кв. 4) находится на покрытом лесом южном склоне горы Иклмак-Кая. Из древесных пород в смешанном лесу отмечены: дуб скальный (*Quercus petraea* L.), ясень обыкновенный (*Fraxinus excelsior* L.), граб восточный (грабинник) (*Carpinus orientalis* M.). В кустарниковом подлеске преобладает кизил обыкновенный (*Cornus mas*), крушина ломкая (*Frangula almus* M.). В расщелинах скал (одно над другим) расположены 6 входных отверстий нор барсука. Поселение нежилое.

Поселение № 2 (кв. 23) находится в нижней части западного, поросшего дубовым лесом склона у подножия горы Зуб. В лесу отмечены: дуб пушистый (*Quercus pubescens* W.), граб восточный. В подлеске – кизил обыкновенный, шиповник собачий (*Rosa canina* L.). Поселение состоит из одной норы, выкопанной вблизи небольшого оврага. Поселение нежилое.

Поселение № 3 (кв. 12) расположено у подножия восточного склона горы Легинер. Из древесных пород в лесу отмечены: дуб скальный, дуб пушистый, граб восточный и в подлеске – кизил обыкновенный, скумпия обыкновенная (*Cotinus coggygria* S.), терн (*Prunus spinosa* L.). Барсучий городок состоит из двух нор, выкопанных в грунте на склоне горы. Поселение нежилое.

Поселения № 4, № 5 (кв. 12) находятся на расстоянии 30 метров друг от друга, в дубраве северного склона горы Легинер. Из древесных пород отмечены: дуб пушистый, ясень обыкновенный, граб восточный. В подлеске – кизил обыкновенный, скумпия обыкновенная, держи дерево (*Paliurus spina-christi* M.), шиповник собачий. Каждое из этих поселений состоит из двух нор. Оба барсучьих городка нежилые.

Поселение № 6 (кв. 17) расположено на северном склоне горы Балалы-Кая. В лесу отмечены: дуб пушистый, граб восточный, ясень обыкновенный, в подлеске – скумпия обыкновенная, кизил обыкновенный, держи дерево. Поселение имеет два выхода, нежилое.

Поселение № 7 (кв. 13) на северном склоне хребта горы Сюрю-Кая. Городок располагается в лесном насаждении, в котором отмечены: дуб пушистый, граб восточный, ясень обыкновенный. В кустарниковом подлеске преобладает кизил обыкновенный, скумпия обыкновенная, терн, шиповник собачий. Нора имеет три выхода. На момент инвентаризации возле барсучьего поселения выявлены следы барсуков.

В ноябре 2017 года обнаружены следы барсука в районе Северного перевала. В 2018 году сотрудниками Госохраны заповедника в июле месяце возле родника у подножия хребта Сюрю-Кая (кв. 13) были обнаружены остатки шкуры барсука и собачий помет с наличием шерсти барсука. Имело место хищничество бродячих собак.

Во время инвентаризаций в октябре 2018 года и апреле 2019 года следы барсука не отмечались, все ранее обнаруженные поселения заброшены (рис. 5).

Рис. 5. Заброшенные барсучьи норы в расщелинах скал на северном склоне горы Легинер
a – поселение №4; *b* – поселение № 5 (фото В. Л. Ярыша).

Известно, что идеальные условия для расселения и жизнедеятельности барсуков – это большое количество водоемов, рек, небольших ручьев и источников (Паршинцев, 2001; Яндорханов, Батхиев, 2015). Карадаг беден источниками и в целом его территория характеризуется недостаточным увлажнением (Карадаг заповедный, 2011). За время наблюдений с 1986 года на территории Карадага располагалось 5 небольших водоемов и около 10 источников. В настоящее время все водоемы и три источника полностью пересохли, еще три источника пересыхают в летний период. Изменение гидрологического режима, связанное с изменением климата, отрицательно влияет на биотопы среды обитания барсуков и их численность. Животные вынуждены мигрировать в поисках более влажных мест.

В последние годы из прилегающих населенных пунктов имеют место заходы 5–6 стай бродячих собак на территорию заповедника, хищничество которых может являться одним из факторов исчезновения эндемичного вида барсука в заповеднике (рис. 4 *b*).

Интродуцент **енотовидная собака** (адвентивный вид, полифаг) в заповеднике постоянно не проживает. Попытка интродукции этого вида в Крым была неудачной, но в 50-х годах хищник сам проник на полуостров (Дулицкий, 2001). А. М. Волох (2016) отмечал

– «в процессе акклиматизации чужеземных организмов происходит утрата фаунистической уникальности определенных акваторий и территорий, а также формируются экологические риски для представителей флоры и фауны», что недопустимо для заповедников. Енотовидная собака относится к семейству волчьих (Canidae). По морфологическим признакам и некоторым особенностям биологии (зимний сон) она представляет сильно уклонившуюся от других членов семейства форму (Насимович, 1985). Как известно, естественный ареал енотовидной собаки ограничен Восточной Азией – распространена на территории Дальнего Востока и прилегающих к нему районах КНР, КНДР и МНР (Литус, 1986). К одним из наиболее важных типов угодий для енотовидной собаки в Приморье и Приамурье (Россия) относятся влажные луга с прилегающими к ним заболоченными низинами, изобилующими водоемами (Юдин, 1977). В Карадагском заповеднике отсутствуют такие пойменные биотопы. В 1995–1997 годах наблюдался заход енотовидной собаки на территорию заповедника в районе горы Зуб (кв. 23). В 2010 году на прилегающей к заповеднику территории на трассе Коктебель–Щебетовка (район Самаринского моста) были встречены 2 особи енотовидной собаки. В октябре 2014 года следы енотовидной собаки на мокром грунте были отмечены в заповеднике на тропе через Южный перевал (кв. 26) возле купалки кабана (лужа в понижении с грязью). В последние годы встречи с енотовидной собакой наблюдались в 50–70 километровой зоне от заповедника в болотистых камышовых зарослях Присивашья. Интродуцент, енотовидная собака не представляет интерес как объект заповедания и является нежелательным видом в фауне заповедника.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Тридцатилетний мониторинг популяции горно-крымской лисицы на территории Карадагского природного заповедника позволил проследить особенности ее динамики численности. В первые годы после создания заповедника и до 2008 года численность лисицы колебалась на высоком уровне (от 11–16 до 41–54 особей). Далее в течение двух лет (2009–2010 гг.) наблюдался резкий спад численности (до 5 особей) после которого наступил длительный период (2012–2017 гг.) колебания на уровне 11–16 особей. Последние два года (2018–2019 гг.) в заповеднике наблюдается низкая численность лисицы (7 особей). Плотность населения лисицы колебалась в широких пределах: от 26 ос./1000 га (1989 г.) до 3–4 ос./1000 га в 2009, 2010, 2018, 2019 годы. В период от создания заповедника до настоящего времени основными факторами, влияющими на численность лисицы, являлись эпизоотии, климатические факторы, кормовая база, а также фактор беспокойства от постоянного наличия стай и хищничество бродячих собак на территории заповедника.

Мониторинг популяции эндемика Крыма – барсука, показал крайнюю его уязвимость. В 2011 году насчитывалось около 9 животных. В настоящее время следов жизнедеятельности и присутствия вида в Карадагском природном заповеднике не зарегистрировано. Отмечено, что важным условием повышения численности является отсутствие фактора беспокойства. На снижение численности барсука в заповеднике основное влияние имело хищничество бродячих собак и изменение климата. Фактов гибели барсуков от эпизоотий в заповеднике не отмечалось.

В связи с отсутствием подходящих условий среды обитания в Карадагском заповеднике енотовидная собака здесь постоянно не обитает. За время наблюдений имели место единичные заходы енотовидной собаки на его территорию.

Популяции трех видов хищных млекопитающих – горно-крымская лисица, барсук и енотовидная собака – в Карадагском заповеднике на данный момент сведены до минимума и находятся в неудовлетворительном состоянии.

Работа выполнена в рамках темы Госзадания КНС-ПЗ РАН – филиал ФИЦ ИнБЮМ №АААА-А19-119012490044-3.

Список литературы

Антонец Н. В., Ярыш В. Л. Барсук (*Meles meles*) в Карадагском природном заповеднике // Видовые популяции и сообщества в естественных и антропогенно трансформированных ландшафтах: состояние и методы его диагностики: Матер. междунар. конф. (Белгород, 9–12 октября 2012 г.). – Белгород: БГУ, 2012. – С. 8–9.

Антонец Н. В., Ярыш В. Л. Особенности питания горно-крымской лисицы // Тобольск научный – 2015: Матер. XII Всероссийской науч.-практич. конф. (Тобольск, 12–13 ноября 2015 г.). – Тобольск: ООО принт-Экспресс, 2015. – С. 17–22.

Антонец Н. В., Ярыш В. Л. Эндемик крымских степей – горно-крымская лисица // Степи Северной Евразии: Матер. VIII междунар. симпозиум (Оренбург, 09–13 сентября 2018 г.). – Оренбург, 2018. – С. 142–145.

Антонец Н. В., Ярыш В. Л., Товпинец Н. Н. Горно-крымская лисица (Vulpes vulpes) в Карадагском природном заповеднике // Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана. – 2011. – Вып. 5. – С. 141–148.

Вайсфельд М. А. Красная лисица // Песец, лисица, енотовидная собака. Размещение запасов, экология, использование и охрана. Серия «Промысловые животные России и прилегающих стран и среда их обитания» / [Отв. ред. А. А. Насимович, Ю. А. Исаков]. – Москва: «Наука», 1985. – С. 73–115.

Владимирова Э.Д. Влияние антропогенной информации на поведение обыкновенной лисицы (*Vulpes vulpes* L.) // Вестник РУДН, серия Экология и безопасность жизнедеятельности, 2010. – № 2. – С. 5–10.

Волох А. М. Охотничьи звери степной Украины. Т. 1. – Херсон: ФЛП Гринь Д.С., 2014 – 401 с.

Волох А. М. Охотничьи звери степной Украины. Т. 2. – Херсон: ФЛП Гринь Д.С., 2016 – 573 с.

Граков Н. Н. Учет лесной куницы, соболя и других наземных зверей семейства куньих // Методы учета охотничьих животных в лесной зоне. Труды Окского государственного заповедника. – Москва, 1973. – Вып. 9. – С. 129–144.

Дулицкий А. И. Млекопитающие Крыма. – Симферополь: Крымское уч. пед. изд-во, 2001. – 224 с.

Камалова Е. С., Мартынова В. В., Фокина М. Е. Некоторые сведения о распространении енотовидной собаки на территории Самарской области // Самарский научный вестник. – 2016. – № 3. – С. 25–30.

Карадаг заповедный: научно-популярные очерки / [Ред. А. Л. Морозова]. – Симферополь: Н. Оріанда, 2011. – 288 с.

Красная книга Республики Крым. Животные / [Отв. ред. С. П. Иванов, А. В. Фатерыга]. – Симферополь: ООО «ИТ «АРИАЛ», 2015. – 440 с.

Литус И. Е. Акклиматизация диких животных. – Киев: Урожай, 1986. – 192 с.

Методические указания по учету охотничьих животных на площадках методом прогона (утв. Научно-техническим советом Минсельхоза России от 18 сентября 2008 г., протокол №53). – Москва, 2009.

Млекопитающие (серия «Животный мир Молдавии») / [Ред. Г. А. Успенский]. – Кишинев: Штиинца, 1979. – 188 с.

Насимович А. А. Енотовидная собака. Промысловые животные СССР и среда их обитания. Песец, лисица, енотовидная собака. – Москва: Наука, 1985. – С. 112–145.

Паршинцев А. В. Динамика численности и распространения барсуков // Заповедники Крыма на рубеже тысячелетий: Материалы республиканской конференции (Симферополь, 27 апреля 2001 г.). – Симферополь, 2001. – С. 79–81.

Природа Карадага / [Ред. А. Л. Морозова, А. А. Вронский]. – Київ: Наукова думка, 1989. – 288 с.

Ситникова Е.Ф. Хищные млекопитающие биосферного заповедника «Брянский лес» // Ученые записки Таврического национального университета им. В. И. Вернадского. Серия «Биология, химия», 2004. – Том 17 (56), № 2. – С. 144–150.

Червона книга України. Рослинний світ / [Ред. Я. П. Дідух]. – Київ: Глобалколсантинг, 2009. – 900 с.

Червонный В. В. Учет охотничьих зверей прогонами // Методы учета охотничьих животных в лесной зоне. Труды Окского государственного заповедника. – 1973. – Вып. 9. – С. 29–35.

Чиркова А. Ф. Красная лисица // Млекопитающие Советского Союза. – Т. 2, часть 1: Морские коровы и хищные. – Москва: Наука, 1967. – С 318–382.

Юдин В. Г. Енотовидная собака Приморья и Приамурья. – Москва: Наука, 1977. – 162 с.

Яндарханов Х. С., Батхиев А. М. Биологическая и экологическая характеристика барсука в условиях Чеченской республики // Юг России: Экология, Развитие. – 2015. – Том 10, № 1. – С. 154–160.

Ярыш В. Л., Антонец Н. В. Экологические особенности распространения волка (*Canis lupus* L., 1758) в Крыму // Юг России: Экология, Развитие. – 2018. – Том 13, № 4. – С. 139–146.

Ярыш В. Л., Антонец Н. В., Балалаев А. К., Иванов С. П. Динамика численности косули европейской, зайца русака, и хищничество горно-крымской лисицы в Карадагском природном заповеднике // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2014. – Вып. 11. – С. 131–137.

Ярыш В. Л., Иванов С. П. Динамика численности копытных в Карадагском природном заповеднике и на прилегающих территориях // 100 лет Карадагской научной станции им. Т. И. Вяземского: сборник научных трудов. – Симферополь: Н. Оріанда, 2015. – С. 372–384.

Ярыш В.Л. Охотничье-промысловые виды в Карадагском природном заповеднике НАН Украины // Млекопитающие Северной Евразии: жизнь в северных широтах. Материалы Междунар. науч. конф. (6–10 апреля 2014 г., Сургут). – Сургут: Иц СурГУ, 2014. – С. 223–224.

Yarys V. L., Antonet N. V., Yarysh G. E. Monitoring of predatory mammals in the Karadag nature reserve // Ekosistemy. 2020. Iss. 23. P. 141–151.

The article presents the monitoring data of three predatory mammals (the mountain Crimean fox (*Vulpes vulpes krymea-montana* Brauner, 1914), the endemic subspecies badger (*Meles meles tauricus* Ognev, 1926) and the raccoon dog (*Nyctereutes procionoides ussuricus* Matschie, 1907)) of the Karadag nature reserve for a 30-year observation period. The dynamics of the number of foxes (observed since 1989) is characterized by significant fluctuations – from 5 to 54 individuals. In 2018, 21 residential dens were found which were most often located in grottoes and rock crevices. The analysis of foxes' diet proves that it consists of 41 species of plants and 46 animal species. Foxes are primarily carnivorous but in low-productive areas (especially in autumn-winter period), fox food ration is dominated by plant food: in particular, pistachio fruits make up 46.5% of the diet. The authors registered the fact that a fox ate bulbs of a narrow-leaved crocus (Crocus angustifolius Weston). Surveys of the badger populations have been conducted since 2011. The number of badgers is also subject to significant fluctuations – from 0 to 9 (2011). In 2017, seven badger burrows were recorded, and only one of them was residential. In the reserve the badger settles mainly in rock crevices and grottoes, and less often – in burrows dug in the ground. The populations of Crimean endemic subspecies of the fox and the badger have been threatened by extinction in the Karadag reserve for recent years, and, therefore, these species require special attention. The raccoon dog was recorded in the reserve only once. It does not live here permanently due to lack of suitable biotopes. This species is an introduced one into Crimean fauna and is, in general, an undesirable species for the reserve.

Key words: Crimean mountain fox, badger, raccoon dog, monitoring, Karadag reserve.

Поступила в редакцию 14.04.20

УДК 582.675.1:574.3:502.72(477.75)

Возрастная структура и современное состояние ценопопуляций *Clematis flammula* (Ranunculaceae), натурализовавшегося на территории Крымского полуострова

Багрикова Н. А., Резников О. Н., Перминова Я. А.

Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН
Ялта, Республика Крым, Россия
nbagrik@mail.ru

Несмотря на то, что данные о натурализации *Clematis flammula* L. на территории Южного берега Крыма приводятся с конца XIX в., изучение структуры его популяции ранее не проводилось. Цель исследований: на основании общепринятых методов и подходов оценить современное состояние и изучить возрастную структуру ценопопуляций *C. flammula* в естественных сообществах на особо охраняемой природной территории «Мыс Мартьян» (44°30'–44°31' с. ш., 34°15'–34°16' в. д.). Установлено, что вид на изученной территории встречается в разных типах разреженных или относительно сомкнутых древесно-кустарниковых сообществ, на высоте от 5 до 210 м н. у. м, на склонах от 5 до 60°, юго-западной, южной и юго-восточной экспозиций. Онтогенетическая структура изученных ценопопуляций представлена двумя типами: полночленные и неполночленные, левосторонние (ЦП 2, 4, 6–9) и бимодальные (ЦП 1, 3, 5) согласно классификации А. А. Уранова, О. В. Смирновой (1969, 1975), тремя типами: молодые (ЦП 2, 6–9), переходные (ЦП 3, 5) и стареющая (ЦП 1) по классификации «дельта-омега» (Животовский, 2001). Большинство описанных ценопопуляций относится к молодым, в них к растениям прегенеративных возрастных состояний относится 63–81 %, абсолютный максимум приходится на виргинильные особи (31–43 %). Высокие значения индексов восстановления (2,0–7,5) и замещения (2,2–5,0) свидетельствуют о достаточно высокой способности большинства изученных ценопопуляций поддерживать свою структуру путем семенного размножения вида и при благоприятных условиях обеспечивать пополнение ценопопуляций без приноса семязачатков извне. Наиболее стабильные и полночленные по возрастным состояниям ценопопуляции выявлены на высоте 80–150 м н. у. м., на склонах 10–25°, в основном юго-восточной экспозиции, в относительно разреженных можжевелово-земляничниково-дубовых или дубово-можжевелово-сосновых сообществах с доминированием *Juniperus excelsa* M. Bieb., *Arbutus andrachne* L., *Quercus pubescens* Willd., *Pinus pallasiana* D. Don. в первом ярусе и значительным участием *Hippocrepis emerus* subsp. *emeroides* (Boiss. & Spruner) Lassen, *Cistus creticus* subsp. *eriocephalus* (Viv.) Greuter & Burdet, *Ruscus aculeatus* L. – в кустарниковом ярусе. В сообществах с высоким постоянством отмечаются другие инвазионные виды – *Fraxinus ornus* L., *Quercus ilex* L., *Rhamnus alaternus* L., *Bupleurum fruticosum* L. Среди экологических и фитоценотических факторов, влияющих на возрастную структуру, значимыми ($p<0,05$) являются высота над уровнем моря ($r=-0,25$), экспозиция ($r=+0,21$–$+0,28$) и крутизна ($r=-0,29$), склонов, общее проективное покрытие кустарничково-травяного покрова ($r=+0,26$).

Ключевые слова: ценопопуляции растений, возрастная структура, инвазионный вид, особо охраняемая природная территория «Мыс Мартьян», Южный берег Крыма.

ВВЕДЕНИЕ

Одной из задач сохранения биологического разнообразия и рационального природопользования является оценка современного состояния популяций не только редких, но и натурализовавшихся в условиях вторичного ареала чужеродных видов растений и животных. Особого внимания требуют инвазионные виды, способные активно внедряться как в антропогенно-нарушенные, так и естественные ценозы.

Clematis flammula L. (клематис жгучий) семейства Ranunculaceae – полукустарниковая или кустарниковая полувечнозеленая лиана с полурозеточными побегами ветвления и мочковатой корневой системой, ксеромезофит, сциогелиофит (Барыкина, Чубатова, 1981; Чубатова, 1991; Голубев, 1996; Зубкова, 2016), в природном ареале вид распространен в разреженных лесах и зарослях кустарников Западного Закавказья, Южной Европы, Северной Африки, Малой и Передней Азии (Tutin, 1964), в том числе в составе термофильных

средиземноморских сосновых и дубовых лесов, а также связанных с ними сообществ маквиса, входящих в класс *Quercetea ilicis* Br.-Bl. ex A. et O. Bolòs 1950 (Rivas-Martínez, 1995). Вид во многих регионах, в том числе в Крыму, используется как декоративное, красивоцветущее растение.

В настоящее время все чаще для решения различных прикладных и фундаментальных задач применяется популяционно-онтогенетический подход, который позволяет полно охарактеризовать структуру популяций как аборигенных, в том числе редких видов, так и чужеродных растений, оценивать их жизнеспособность в различных эколого-ценотических условиях, выявлять их роль в функционировании фитоценозов, прогнозировать основные тенденции развития, разрабатывать рекомендации по контролю численности популяций в составе разных экосистем (Жукова, 1995; Злобин, 2009; Жукова, Полянская, 2013; Нотов, Жукова, 2013). С этих же позиций следует проводить и анализ инвазионных видов, которые представляют реальную угрозу природному биоразнообразию (Жукова, Нотов, 2013). В широком спектре методов значительную роль играет изучение возрастной структуры ценопопуляций растений (Ценопопуляции растений…, 1988; Животовский, 2001). При изучении популяций чужеродных растений популяционно-онтогенетические исследования дают обширный материал, позволяющий получить наиболее полное представление о механизмах адаптации растений к различным эколого-ценотическим условиям, оценить потенциал вида и развитие его популяции в будущем.

Изучению онтогенетических особенностей представителей рода *Clematis* L. посвящены многие работы, среди которых следует отметить исследования по систематике, эволюции и онтогенезу (особенно на начальных стадиях развития) (Барыкина, Чубатова, 1981, 2002; Чубатова, 1991; Насурдинова, 2007; Билалова, Никитина, 2015; Chubatova, Churikova, 2018; Билалова, 2019), которые основаны в основном на изучении растений в условиях культивирования в ботанических садах. Изучение популяционных характеристик, а также описание возрастной структуры популяций некоторых аборигенных, в том числе редких, представителей рода *Clematis* в условиях интродукции или в естественных ценозах ограничивается небольшим перечнем работ (Николаев, 2009; Смолянский, 2011; Шалпыков, 2014).

На территории Крымского полуострова *C. flammula* введен в культуру в Никитском ботаническом саду (НБС) в 1814 году, представлен в коллекции клематисов, используется как красивоцветущее растение, а также в селекционных исследованиях (Донюшкина, 2001; Донюшкина, Зубкова, 2005; Зубкова, 2016; Клименко и др., 2018). Как одичавшее растение указывался в парках НБС и в естественных фитоценозах мыса Мартьян с конца XIX в. (Вульф, 1947). В настоящее время клематис жгучий на Южном берегу Крыма (ЮБК) имеет переходный статус от инвазионного вида к виду-трансформеру (Багрикова, 2014). Натурализовавшиеся растения отмечаются на особо охраняемых природных территориях (ООПТ) – «Мыс Мартьян», «Никитский ботанический сад» (в парках «Верхний», «Приморский» и «Монтедор»), а также в окрестностях поселков Восход, Отрадное, расположенных между Никитским ботаническим садом и городом Ялта, в естественных сообществах класса *Quercetea pubescentis-petraeae* Jakucs (1960) 1961, порядка *Orno-Cotinetalia* Jakucs (1960) 1961, в том числе в реликтовых субсредиземноморских высокоможжевеловых лесах, относящихся к союзу *Jasmino-Juniperion excelsae* Didukh, Vakarenko et Shelyag 1986 ex Didukh 1996 (Резников и др., 2017), а также вдоль дорог и на заброшенных виноградниках в составе антропогенно-нарушенных сообществ класса *Artemisietea vulgaris* Lohmeyer et al. in Tx. ex von Rochow 1951 (рис. 1). Несмотря на то, что вид достаточно давно натурализовался в Крыму, изучение структуры его популяции ранее не проводилось.

Цель исследований: оценить современное состояние и изучить возрастную структуру ценопопуляций *Clematis flammula* на ООПТ «Мыс Мартьян» в различных эколого-ценотических условиях.

Рис. 1. *Clematis flammula* в естественных дубово-можжевеловых сообществах на особо охраняемой природной территории «Мыс Мартьян» (*a*) и на заброшенных виноградниках в окрестностях поселка Отрадное (*b*)

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Структура ценопопуляций вида изучена в 2018–2020 годы в ООПТ «Мыс Мартьян», расположенном в центральном южнобережном агроклиматическом районе, в 6 км к востоку от города Ялта и занимающем 120 га суши и 120 га акватории Черного моря. Южная граница – морская, северная проходит вдоль трассы Ялта – Симферополь, с востока его окружают земли санатория «Ай-Даниль» и виноградники, с запада – земли ООПТ «Никитский ботанический сад». В северо-западной части к границе заповедника примыкает земли жилого поселка. Растительность на охраняемой территории в створе высот от 0 до 240 м н. у. м. характеризуется разнообразием и мозаичностью сообществ, среди которых доминируют пушистодубовые и высокоможжевеловые сообщества, небольшую по площади территорию занимают леса из сосны крымской (*Pinus pallasiana* D. Don), в прибрежной зоне представлены лесные сообщества с участием земляничника мелкоплодного (*Arbutus andrachne* L.), фисташки туполистной (*Pistacia atlantica* Desf.), а также растительность скал, глыбово-галечникового пляжа и береговых обвально-оползневых склонов, а по всей территории фрагментарно встречаются сообщества скал, гротов, трещин и осыпей. Климат относится к субтропическому варианту средиземноморского типа с умеренно жарким засушливым летом, преобладанием осенне-зимних осадков и мягкой зимой с частыми оттепелями (Плугатарь и др., 2018).

При описании эколого-фитоценотических характеристик определялся тип сообщества, сомкнутость (полнота) древесного яруса, общее проективное покрытие полукустарников и

травянистых растений (ОПП, %), а также высота над уровнем моря (м), экспозиция и крутизна склонов (°). Всего в разных эколого-ценотических условиях заложено 119 площадок по 100 м^2, местонахождение которых определялось с помощью приложения Maps.Me (геолокация) для мобильных устройств. Высота над уровнем моря в метрах получена в результате обработки данных SRTM 90m Digital Elevation (DEM) версии 4.1 для Google Earth (https://cgiarcsi.community/data/srtm-90m-digital-elevation-database-v4-1/). Полученные данные обработаны в результате добавления векторного слоя в виде точек на топографическую основу OpenStreetMap (OSM) в программе QuantumGIS (QGIS) и формирования растрового изображения для создания карто-схемы. Места локализации описанных площадок с *C. flammula* (точки в географической системе координат WGS84) после оцифровки были преобразованы в полигоны с выделением контуров ЦП.

Периодизация онтогенеза, структура и полночленность ценопопуляций (ЦП) установлена по степени представленности в онтогенетическом спектре возрастных состояний по общепринятым методикам Т. А. Работнова (1969), А. А. Уранова, О. В. Смирновой (Уранов, 1975; Уранов, Смирнова, 1969), а также на основе описанных Р. П. Барыкиной, Н. В. Чубатовой возрастных состояний видов рода *Clematis* (Барыкина, Чубатова, 1981, 2002; Чубатова, 1991). На основании полученных данных построены онтогенетические спектры ЦП, а также всей популяции на мысе Мартьян (П 1–9). Для характеристики структуры ЦП, оценки их устойчивости были определены следующие демографические показатели: плотность особей, максимум возрастного распределения, индекс возрастности (Δ), который даёт реальное представление о вкладе каждой онтогенетической группы в общую возрастность ЦП (Уранов, 1975; Животовский, 2001); индекс восстановления (I в) характеризует отношение числа прегенеративных особей (j-v) к числу генеративных (g_1-g_3); индекс замещения (I з) – отношение числа особей прегенеративного периода к сумме генеративных и постгенеративных (g_2-s) растений (Ценопопуляции растений…, 1988; Жукова, 2013; Жукова, Полянская, 2013); индекс старения (I с) – соотношение особей постгенеративного (ss-s) возрастного состояния к общему количеству особей в популяции или ценопопуляции (Глотов, 1998); индекс эффективности (ω) рассматривается как энергетическая нагрузка на среду. Тип ЦП определяли по классификациям А. А. Уранова, О. В. Смирновой (Уранов, Смирнова, 1969; Уранов, 1975) и «дельта–омега» Л. А. Животовского (2001), основанной на совместном использовании индексов возрастности (Δ) и эффективности (ω).

Статистическая обработка данных выполнена с применением программ MS Excel 2010 и Statistica 10 с использованием стандартных показателей (Зайцев, 1990). Названия растений приведены согласно базы данных The Plant List (2013).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Установлено, что *C. flammula* на территории мыса Мартьян встречается в различных эколого-ценотических условиях на высоте от 5 до 210 м н. у. м., на склонах от юго-западной до юго-восточной экспозиций с крутизной от 5 до 60°. Наибольшее количество натурализовавшихся растений в разных возрастных состояниях выявлено в диапазоне высот от 80 до 160 м н. у. м., на склонах крутизной от 10 до 25°, юго-восточной экспозиции. По данным геоботанических описаний определена фитоценотическая приуроченность девяти ценопопуляций *C. flammula*, которая приведена ниже. Экологические и фитоценотические характеристики ЦП показаны на рисунке 2, описанные площадки и контуры выделенных ЦП в ООПТ «Мыс Мартьян» представлены на рисунке 3.

ЦП 1 (44.5077361 N, 34.2498581 E) расположена в самой южной части заповедника, занимает приморские довольно крутые (до 50°) склоны юго-восточной и южной экспозиции или борта и тальвеги в устьевой части балок, на высоте 5–30 м н. у. м. Растительность представлена в основном разреженными (средняя сомкнутость 0,3) можжевелово-земляничниково-дубовыми сообществами, в которых в первом ярусе доминирует *Juniperus excelsa* M. Bieb., *A. andrachne*, *Quercus pubescens* Willd., а также встречается *P. atlantica*. Во

втором ярусе часто присутствует *J. deltoides.* В кустарниковом ярусе преобладают *Hippocrepis emerus* subsp. *emeroides* (Boiss. & Spruner) Lassen, *Cistus creticus* subsp. *eriocephalus* (Viv.) Greuter & Burdet, *Ruscus aculeatus* L., с высоким постоянством и проективным покрытием до 30–40 %, особенно в западной части ЦП, встречается *Bupleurum fruticosum* L., а также единично *Rhamnus alaternus* L., являющиеся на территории заповедника инвазионными видами. На некоторых участках вместе с клематисом жгучим отмечается аборигенный вид *Clematis vitalba* L. Общее проективное покрытие (ОПП) травяного и кустарничкового яруса – от 25 до 60 %. Характерна высокая каменистость почвы. Изученный вид распределен неравномерно, количество растений варьирует от 1 до 30, при средней плотности 7,4 особей, в большинстве случаев отмечается от 2 до 12 растений на 100 м^2 (рис. 2, табл.).

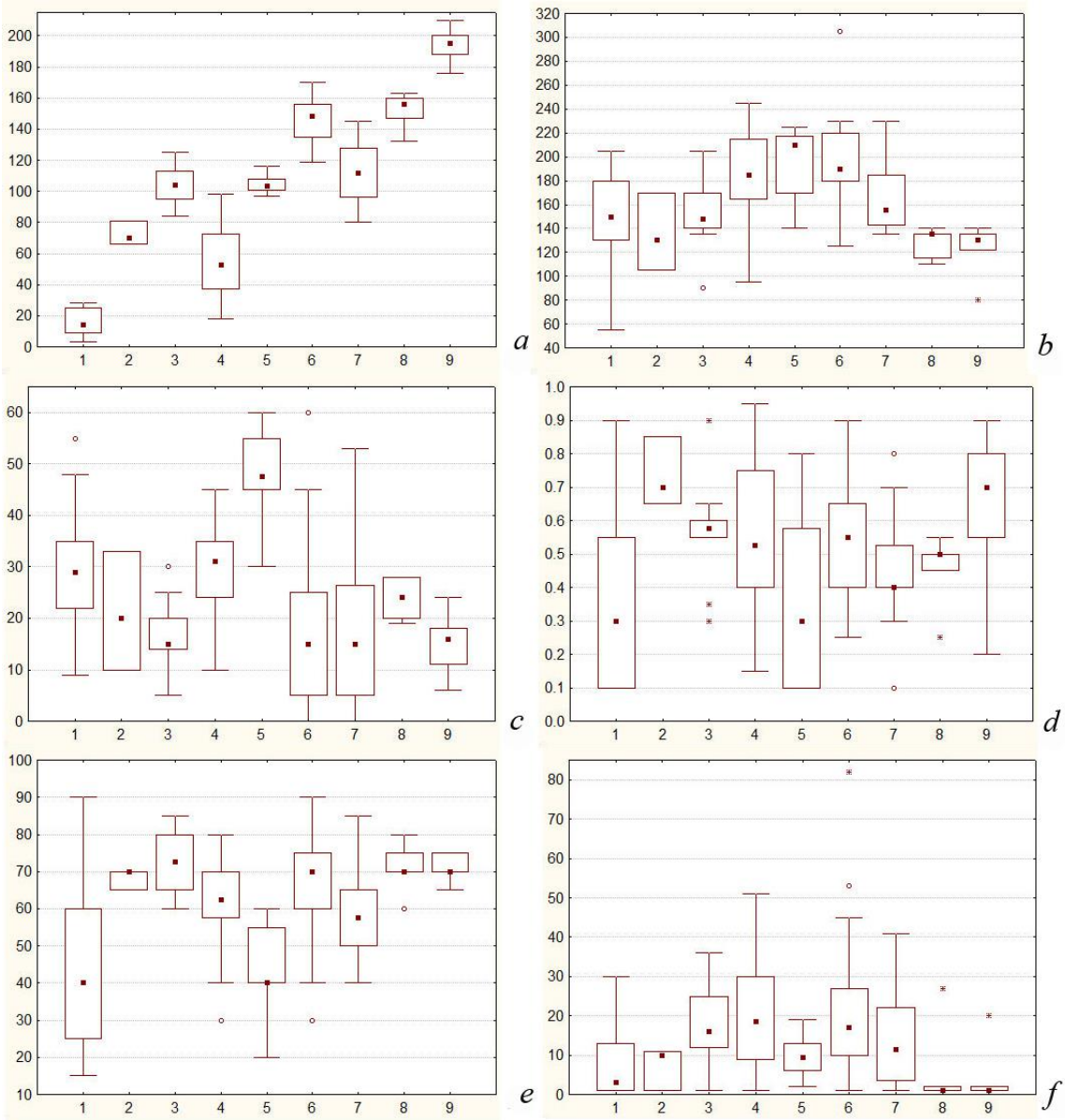


Рис. 2. Эколого-фитоценотическая характеристика условий мест произрастания *Clematis flammula* на особо охраняемой природной территории «Мыс Мартьян»

a – высота над уровнем моря, м; *b* – экспозиция склонов; *c* – крутизна склонов, °; *d* – сомкнутость древостоя; *e* – общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса, %; *f* – количество особей / 100 м^2. По оси абсцисс: 1–9 – ценопопуляции.

ЦП 2 (44.5105148 N, 34.2532261 E**)** расположена в юго-восточной части заповедника, на высоте 60–80 м н. у. м., занимает более пологие (10–30°), юго-восточной экспозиции склоны. Растительность представлена достаточно сомкнутыми (0,6–0,8) земляничниково-можжевелово-дубовыми сообществами. В первом ярусе доминируют *A. andrachne*, с меньшим покрытием отмечается *J. excelsa, Q. pubescens,* в отличие от ЦП 1 единично отмечается *P. pallasiana.* Подлесок хорошо выражен, в нем преобладают *J. deltoides, Carpinus orientalis* Mill., реже – *Cornus mas* L. В кустарниковом ярусе доминантами являются *H. emerus* subsp. *emeroides, R. aculeatus,* единично встречаются молодые особи натурализовавшегося *Quercus ilex* L. Небольшое количество выявленных особей (от 1 до 10 на 100 м^2) *C. flammula*, вероятнее всего, обусловлено высокими показателями сомкнутости древесного яруса, а также достаточно плотным ОПП травяного и кустарничкового ярусов (65–70 %) (рис. 2).

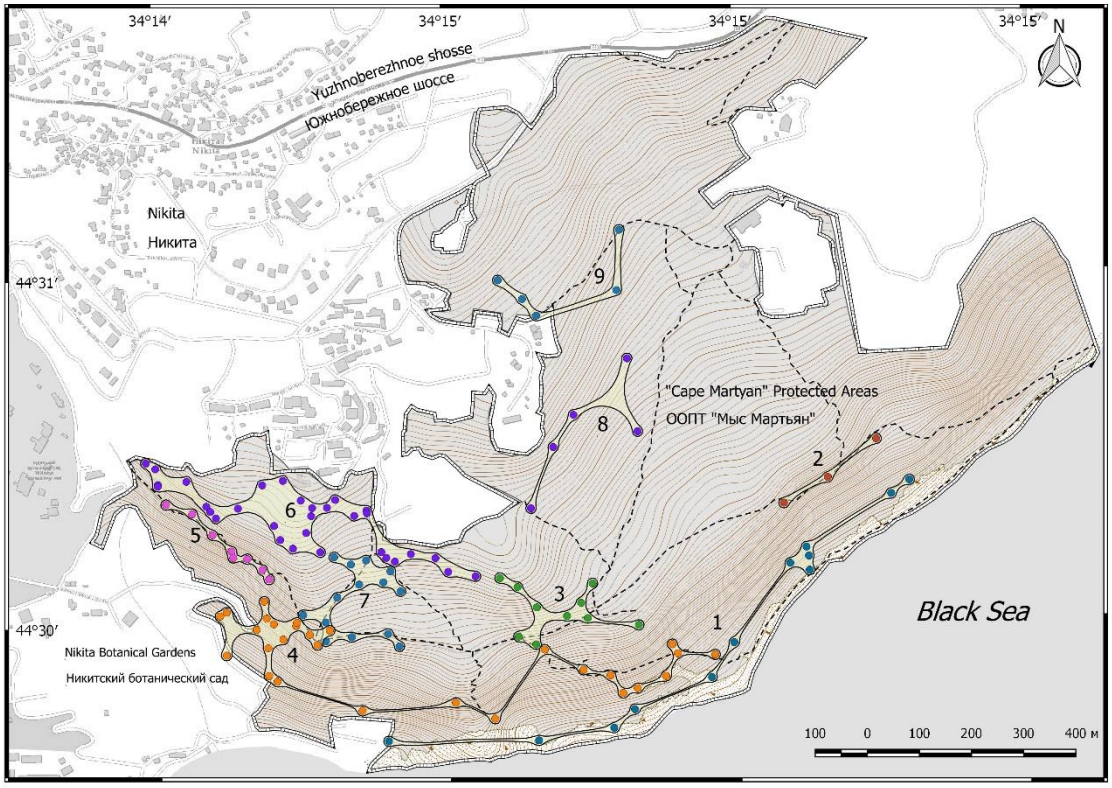


Рис. 3. Распространение *Clematis flammula* на особо охраняемой природной территории «Мыс Мартьян»

Номера и контуры ценопопуляций (1–9), точками отмечены описанные площадки.

ЦП 3 (44.5081474 N, 34.2465688 E) расположена в среднем высотном поясе центральной части заповедника, занимает относительно выровненные (5°) или не очень крутые (в среднем 15–20°) участки южной или юго-восточной экспозиции на высоте от 85 до 125 м н. у. м. Растительность относится к дубово-можжевелово-грабинниковым сообществам, со значительным участием *A. andrachne* в первом и втором ярусах. Во втором ярусе из аборигенных видов в основном доминирует *C. orientalis,* единично встречается *P. atlantica,* из инвазионных видов значительное участие выявлено для *F. ornus*, довольно часто отмечаются иммутарные и виргинильные особи *Q. ilex, Rh. alaternus.* Сомкнутость древесного яруса варьирует от 0,5 до 0,6. В кустарниковом ярусе преобладает *R. aculeatus,* разреженно – *C. creticus* subsp. *eriocephalus.* ОПП кустарничково-травяного яруса составляет 60–80 %. Клематис жгучий распределен по территории относительно равномерно, количество особей на площадках варьирует от 2 до 35, в среднем встречается от 10 до 25 растений, плотность в ЦП

составляет 17 особей / 100 м^2 (рис. 2, табл.). При увеличении сомкнутости древесного и кустарникового ярусов количество растений резко снижается или изученный вид вообще отсутствует.

Таблица

Тип и демографические показатели состояния ценопопуляций *Clematis flammula*

№ ЦП	Тип ЦП (Уранов, Смирнова, 1969; Уранов, 1975)	Тип ЦП «дельта-омега» (Животовский, 2001)	Индекс возрастности (Δ)	Индекс эффективности (ω)	I в	I з	I с	Плотность, особей / 100 м^2 (M±m)	Абсолютный максимум %
1	НПЧ, бимодальный	Стареющая	0,60	0,68	0,22	0,17	0,25	7,4±2,3	g_3 32,0
2	НПЧ, левосторонний	Молодая	0,26	0,37	3,75	3,00	0,14	7,3±3,2	v 31,9
3	ПЧ, бимодальный	Переходная	0,39	0,56	1,06	0,87	0,14	16,6±4,3	v 27,7, g_3 19,9
4	ПЧ, левосторонний	Молодая	0,29	0,47	2,36	2,27	0,05	20,2±2,9	v 42,2
5	ПЧ, бимодальный	Переходная	0,38	0,60	0,80	0,84	0,05	9,8±1,9	v 23,1, g_3 25,6
6	ПЧ, левосторонний	Молодая	0,22	0,43	2,97	3,28	0,04	19,2±3,0	v 42,9
7	ПЧ, левосторонний	Молодая	0,26	0,49	2,00	2,33	0,05	14,1±3,2	v 37,3
8	НПЧ, левосторонний	Молодая	0,29	0,38	3,67	2,20	0,13	6,4±5,2	im 25,0, v 31,3
9	НПЧ, левосторонний	Молодая	0,19	0,35	7,5	5,0	0,08	7,4±3,9	v 40,6
1–9	ПЧ, левосторонний	Молодая	0,29	0,48	2,05	1,93	0,08	15,8±1,3	v 37,9

Примечание к таблице. Типы ценопопуляций по А. А. Уранову и О. В. Смирновой (Уранов, Смирнова, 1969; Уранов, 1975): ПЧ – полночленная ЦП, НПЧ – неполночленная ЦП. I в – индекс восстановления, I з – индекс замещения, I с – индекс старения.

ЦП 4 (44.5074754 N, 34.2425566 E) занимает довольно крутые склоны (25–35°), южной и юго-западной экспозиции, на высоте 20–100 м н. у. м. Растительность представлена можжевелово-земляничниково-дубовыми или можжевелово-дубово-земляничниковыми средне– или довольно сомкнутыми (0,4–0,8) сообществами. В первом ярусе доминирует *J. excelsa, A. andrachne, Q. pubescens*, реже встречается *P. atlantica,* в западной части отмечены интродуцированные и натурализовавшиеся экземпляры *Pinus brutia* var. *pityusa* (Steven) Silba. Во втором ярусе и в подлеске отмечаются натурализовавшиеся интродуценты – *F. ornus* (обильно), *Q. ilex* (часто, в основном имматурные и виргинильные особи), *Rh. alaternus* (часто – виргинильные растения, реже – единичные генеративные особи). В кустарниковом ярусе преобладает *C. creticus* subsp. *eriocephalus*, с высоким постоянством и проективным покрытием до 30–40 % встречается *Jasminum fruticans* L., *R. aculeatus,* а также инвазионный вид – *Bupleurum fruticosum.* Клематис жгучий распределен по территории относительно равномерно, но в западной части занимает более широкую полосу, количество особей на площадках значительно варьирует от 2 до 50, в среднем встречается от 10 до 30 растений при самой высокой по сравнению с другими ЦП плотности 20 особей / 100 м^2 (рис. 2, табл.)

ЦП 5 (44.5094497 N, 34.2385647 E) расположена в самой западной части заповедника на высоте 100–120 м н. у. м., на наиболее крутых (45–55°) в основном юго-западной экспозиции. Растительность представлена разреженными древесно-кустарниковыми сообществами с незначительным участием *A. andrachne, Q. pubescens, J. excelsa* (сомкнутость до 0,3), в которых единично встречается *P. pallasiana, J. deltoides,* но достаточно хорошо выражен кустарниковый

ярус из *Cistus creticus* subsp. *eriocephalus.* ОПП травяного яруса в среднем 40–50 %. Из чужеродных видов представлены в основном имматурные особи *F. ornus* и *Q. ilex.* Характерны выходы каменистых пород. Плотность *C. flammula* невысокая, чаще всего на площадках встречается 5–15 растений разных возрастных состояний, при средней плотности 10 особей / 100 м^2 (рис. 2, табл.). На открытых участках, очень крутых склонах клематис жгучий отсутствует, тогда когда изредка отмечаются растения аборигенного вида *C. vitalba*.

ЦП 6 (44.5098566 N, 34.2403999 E) расположена в западной части изученной территории, вдоль границы заповедника, за которой расположены научно-производственные участки «НБС-ННЦ» и жилой поселок, занимает относительно выровненные участки или некрутые склоны (5–25°) в основном юго-западной экспозиции, на высоте 120–170 м н. у. м. Растительность относится к дубово-можжевелово-сосновым сообществам, со значительным участием *P. pallasiana, C. orientalis,* а также инвазионного вида – *F. ornus.* Во втором ярусе и в подлеске отмечены *A. andrachne,* единичные генеративные, а также достаточно часто имматурные и виргинильные растения *Q. ilex* и *Rh. alaternus*. Сомкнутость древостоя – 0,4–0,6. В кустарниковом ярусе преобладает *R. aculeatus* (до 40–60 %), мозаично отмечается *C. creticus* subsp. *eriocephalus,* редко встречаются виргинильные натурализовавшиеся растения *Berberis aquifolium* Pursh. ОПП травяного яруса составляет 30–60 %. Клематис жгучий распределен по территории относительно равномерно, количество особей на площадках варьирует от 2 до 50, в среднем встречается от 10 до 28 растений, плотность в ЦП составляет 19 особей / 100 м^2 (рис. 2, табл.). При увеличении сомкнутости древесного и кустарникового ярусов количество растений резко снижается.

ЦП 7 (44.5083364 N, 34.2417909 E) расположена в среднем высотном поясе, занимает относительно выровненные или не очень крутые (5–25°) участки юго-восточной экспозиции, на высоте 80–140 м н. у. м. Растительность представлена можжевелово-дубовыми сообществами, с сомкнутостью от 0,3 до 0,7, в среднем 0,4, в которых в первом ярусе к доминантам относится не только *J. excelsa* и *Q. pubescens,* но и инвазионный на заповедной территории *F. ornus*. В подлеске обильны *J. deltoides, Rh. alaternus*, в кустарниковом ярусе – *R. aculeatus* и *C. creticus* subsp. *eriocephalus,* часто встречаются имматурные и виргинильные особи *Q. ilex.* Отличается от других ЦП значительными по площади зарослями *B. fruticosum.* ОПП травяного яруса составляет 50–65 %. Клематис жгучий распределен по территории относительно равномерно, количество особей на площадках варьирует от 2 до 40, в среднем встречается от 10 до 20 растений, плотность в ЦП составляет 14 особей / 100 м^2 (рис. 2, табл.).

ЦП 8 (44.5113932 N, 34.2473938 E) занимает участки на высоте 130–165 м н. у. м. на склонах юго-восточной экспозиции, крутизной 20–25°. Растительность представлена дубово-можжевелово-земляничниковыми сообществами с участием *C. orientalis* и *P. pallasiana.* По видовому составу и сомкнутости древостоя (0,5) имеет значительное сходство с сообществами, в которых описана ЦП 6, но отличается юго-восточной экспозицией и большей крутизной склонов, а также незначительным участием натурализовавшихся интродуцентов в фитоценозе. В подлеске с высоким постоянством отмечается *J. deltoides*, из чужеродных видов – единично *Q. ilex*. ОПП кустарникового и травяного яруса 70–80 %. В кустарниковом ярусе доминируют *R. aculeatus* и *C. creticus* subsp. *eriocephalus,* реже отмечается *J. fruticans.* Клематис жгучий распространен мозаично, в основном отмечаются единичные виргинильные или иммутурные растения, только на одной площадке выявлен практически полный возрастной спектр с общим числом 27 особей. Плотность вида минимальная, в среднем не более 6 особей / 100 м^2 (рис. 2, табл.).

ЦП 9 (44.5137892 N, 34.2470747 E) описана на высоте 180–210 м н. у. м., занимает относительно выровненые или не очень крутые участки (10–20°) юго-восточной экспозиции. Растительность представлена достаточно сомкнутыми (0,6–0,8) дубово-можжевелово-грабинниковыми сообществами. В первом ярусе часто встречается *P. pallasiana*, во втором ярусе обычен *J. deltoides.* В подлеске из аборигенных видов изредка отмечаются *C mas,* из натурализовавшихся интродуцентов – молодые растения *L. nobilis, Q. ilex, B. aquifolium*, в кустарниковом ярусе с покрытием до 40–60 % выделяются *R. aculeatus,* как почвопокровное – *Hedera helix* L., единично встречается *Rh. alaternus*. ОПП кустарничкового и травяного яруса

составляет 65–75 %. Клематис жгучий распределен неравномерно, количество растений варьирует от 1 до 20, при средней плотности 7 особей/ 100 м^2 (рис. 2, табл.). Наибольшее число разновозрастных особей *C. flammula* отмечено на площадках с более разреженным растительным покровом. В составе сообществ довольно часто встречается аборигенный вид – *Clematis vitalba*.

Для выявления особенностей возрастной структуры выделено восемь онтогенетических состояний: в прегенеративном периоде – ювенильное (j), имматурное (im) и виргинильное (v); в генеративном периоде – ранне- или молодое генеративное (g_1), средне- или зрелое генеративное (g_2), поздне- или старое генеративное (g_3); в постгенеративном – субсенильное (ss) и сенильное (s). Ни в одной из ЦП не были выявлены проростки, что обусловлено особенностями онтогенеза *C. flammula*, для которого характерен котиледонарный тип прорастания, при котором почечка находится под землей, пластинки семядолей выносятся на поверхность посредством удлинения черешков, а гипокотиль короткий и остается под поверхностью почвы (Барыкина, Чубатова, 1981, 2002; Чубатова, 1991). Подземное положение почечки у проростка позволяет осуществить переход в фазу всхода в наиболее благоприятный для этого период вегетации при том, что в условиях ЮБК длительность прорастания семян составляет 39–140 дней (Донюшкина, 2001; Донюшкина, Зубкова, 2005; Зубкова, 2016) при продолжительном периоде диссеминации с октября месяца. Прошлогодние семена красно-коричневого цвета часто сохраняются на растениях до начала вегетации в следующем году. К тому же обнаружить проростки в толстой подстилке в лесных сообществах затруднительно.

Несмотря на то, что одичавшие растения клематиса жгучего указывались для территории мыса Мартьян в конце XIX в. (Вульф, 1947), вероятнее всего, наиболее интенсивное (инвазионное) внедрение вида в состав естественных сообществ происходило в последние десятилетия. Распространению вида способствует достаточно густая дорожно-тропиночная сеть (экологические тропы, противопожарные дороги), вдоль которой вид активно распространяется от западных границ в восточном и северо-восточном направлениях. Данное предположение подтверждается результатами изучения возрастной структуры популяции, в целом, и отдельно выделенных ЦП.

Установлено, что популяция вида в ООПТ «Мыс Мартьян» является молодой, так как в ней индекс восстановления составляет 2,05, индекс замещения – 1,93, индекс старения – 0,08, на долю ювенильных (j) растений приходится 10 %, имматурных (im) – 14 %, виргинильных (v) – 38 %, генеративных (g_1-g_3) – 30 %, субсенильных (ss) и сенильных (s) – 8 %. Однако возрастной спектр в ценопопуляциях, а также число особей в разных эколого-ценотических условиях отличается. Изученные ценопопуляции насчитывают от 32 (ЦП 8) до 658 (ЦП 6) особей. Значительное варьирование значения плотности от 2 до 20 особей / 100 м^2 в разных ЦП (рис. 2F) свидетельствует о том, что данный показатель чутко реагирует на экологические и фитоценотические особенности местообитаний. Онтогенетическая структура изученных ЦП представлена двумя типами: левосторонние (ЦП 2, 4, 6–9) и бимодальные (ЦП 1, 3, 5) согласно классификации А. А. Уранова, О. В. Смирновой (Уранов, Смирнова, 1969; Уранов, 1975) (рис. 4A–C, табл.), тремя типами: молодые (ЦП 2, 6–9), переходные (ЦП 3, 5) и стареющая (ЦП 1) по классификации «дельта-омега» (Животовский, 2001) (рис. 4D, табл.).

Среди молодых ЦП выделяются две группы: к первой группе отнесены ЦП 4, 6, 7, в западной части заповедной территории, ко второй группе ЦП 2, 8, 9, в восточной, центральной и северо-восточной частях ООПТ. В первой группе (ЦП 4, 6, 7) также, как во всей изученной популяции, преобладают виргинильные особи (37–43 %), на ювенильные (j) приходится 8–14 %, на имматурные (im) – до 14–17 %, на разновозрастные генеративные (g_1-g_3) – от 6 до 14 %. Согласно классификации А. А. Уранова, О. В. Смирновой (Уранов, Смирнова, 1969; Уранов, 1975), эти ЦП относятся к типу нормальных, полночленных, с левосторонним спектром (рис. 4A), по классификации «дельта-омега» (Животовский, 2001) – к молодым (рис. 4D). Они отличаются высокой плотностью (14–20 особей / 100 м^2), абсолютным максимумом на виргинильном возрастном состоянии (37–43 %), самым низким показателем индекса старения (I c – 0,04–0,07). Высокая плотность особей и полносоставность ЦП 4, 6, 7 может быть

обусловлена как наиболее благоприятными условиями среды обитания, так и заносом семян извне с территории парка «Приморский» НБС, где выявлено значительное количество натурализовавщихся растений клематиса жгучего. Высокие показатели индекса замещения (I з) – 2,27–3,28 позволяют эти ЦП согласно Л. А. Жуковой, Т.А. Полянской (2013) отнести к «перспективным» или «процветающим», значения индекса восстановления (I в) – 2,00–2,97, а также достаточное количество виргинильных и генеративных растений обеспечивают высокий уровень самоподдержания ЦП (табл.).

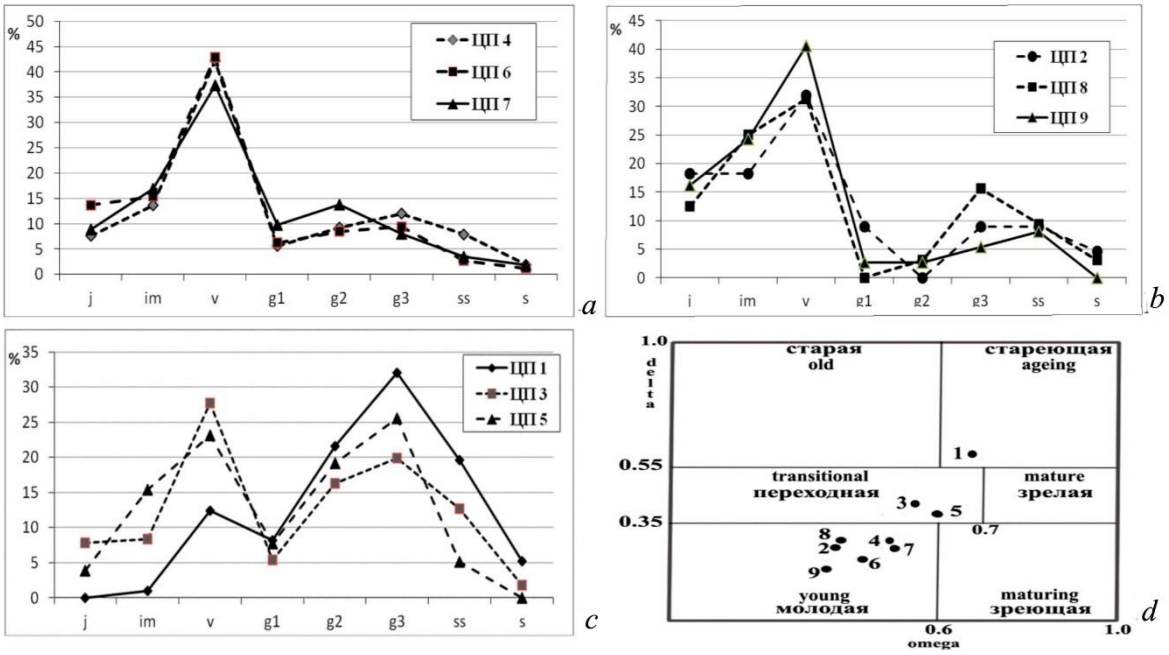


Рис. 4. Возрастной спектр (A–C) и типы ценопопуляций (D) *Clematis flammula* на особо охраняемой природной территории «Мыс Мартьян»

Онтогенетические состояния: ювенильное (j), имматурное (im), виргинильное (v); молодое генеративное (g_1), зрелое генеративное (g_2), старое генеративное (g_3); субсенильное (ss), сенильное (s). Типы ЦП: *a-b* – левосторонние, *c* – бимодальные по классификации А. А. Уранова, О. В. Смирновой (Уранов, Смирнова, 1969; Уранов, 1975), *d* – по классификации «дельта-омега» (Животовский, 2001).

Для второй группы (ЦП 2, 8, 9) при достаточно высоких показателях индексов восстановления (I в – 3,67–7,5) и замещения (I з – 2,2–5,0) характерны более высокие по сравнению с ЦП 4, 6, 7 значения индекса старения (I с – 0,08–0,14) и самые низкие показатели плотности особей (6,4–7,4) (табл.). Только на отдельных площадках выявлены особи всех возрастных состояний, но на длительность существования этих ЦП указывает высокий процент участия субсенильных (8,1–9,4 %) и сенильных (3,1–4,6 %) особей (рис. 4C). Эти ЦП по классификации «дельта-омега» (Животовский, 2001) относятся к молодым (рис. 4D), по классификации А. А. Уранова, О. В. Смирновой (Уранов, Смирнова, 1969; Уранов, 1975) – к молодым, нормальным, неполночленным, с левосторонним спектром, с максимумом на виргинильных особях, но в отличие от первой группы (ЦП 4, 6, 7), в них среди генеративных растений преобладают старовозрастные (g_3) особи (рис. 4C). Несмотря на то, что в онтогенетическом спектре на особи поздних онтогенетических состояний (g_3-s) приходится до 16–28 %, показатели индексов восстановления и замещения (табл.) свидетельствуют о достаточно высокой способности изученных ЦП поддерживать свою структуру путем семенного размножения и при благоприятных условиях обеспечивать пополнение ЦП без приноса семязачатков извне.

Две ценопопуляции (ЦП 3, 5) относятся к нормальным, бимодальным, полночленным по классификации А. А. Уранова, О. В. Смирновой (Уранов, Смирнова, 1969; Уранов, 1975) (рис. 4C) и к переходным по классификации «дельта-омега» (Животовский, 2001) (рис. 4D), так как в них снижается долевое участие ювенильных (j) – до 4–10 %, виргинильных (v) – до 23–28 % растений, тогда как до 42–52 % увеличивается количество разновозрастных генеративных (g_1-g_3) и до 15 % субсенильных (ss) и сенильных (s) особей. При самых низких значениях индексов восстановления (I в – 0,82–1,06), замещения (I з – 0,82–0,87) (табл.) меньше или близким к 1,0, по которым они по Л. А. Жуковой, Т. А. Полянской (2013) относятся к группе «неустойчивых» ЦП, при средней плотности (от 10 до 17 особей / 100 м^2) и относительно низких значениях индекса старения (I с – 0,05–0,14) эти ЦП при благоприятных условиях способны к самоподдержанию за счет виргинильных (v), молодых (g_1) и средневозрастных (g_2) генеративных растений.

Одна ценопопуляция (ЦП 1) на крутых приморских склонах относится к нормальной, бимодальной, средневозрастной, неполночленной по классификации А. А. Уранова, О. В. Смирновой (Уранов, Смирнова, 1969; Уранов, 1975) (рис. 4C) и стареющей по классификации «дельта-омега» (Животовский, 2001) (рис. 4D). В ней возрастной спектр характеризуется отсутствием ювенильных особей и единичными экземплярами имматурных растений, значительным преобладанием генеративных групп: g_1-g_3 – 62 % и увеличением с 3–7 до 25 % участия субсенильных и сенильных растений. Она характеризуется самыми низкими значениями индексов восстановления (I в – 0,22), замещения (I з – 0,17) и самыми высокими значениями индекса старения (I с – 0,25) (табл.). На относительно открытых площадках при сомкнутости древостоя 0,1–0,2 выявлены не все возрастные состояния, только в более сомкнутых земляничниково-можжевеловых сообществах отмечено увеличение числа особей прегенеративного возрастного состояния. Для ЦП характерна низкая плотность до 7 особей / 100 м^2 (табл.), самоподдержание возможно, в том числе, за счет заноса семязачатков из ЦП 3, 4.

Анализ влияния эколого-ценотических факторов на структуру популяции *C. flammula* позволил установить значимую на уровне $p<0,05$ среднюю по силе влияния положительную зависимость между экспозицией склонов и количеством особей прегенеративного (j-v) ($r=+0,21$), генеративного (g_1-g_3) ($r=+0,28$) возрастных состояний и плотностью популяции ($r=+0,27$). К увеличению числа особей постгенеративных (ss-s) возрастных состояний приводят увеличение ОПП ($r=+0,26$). Между высотой над уровнем моря и количеством особей постгенеративных возрастных состояний выявлена слабая отрицательная связь ($r=–0,25$). Увеличение крутизны склонов оказывает отрицательное влияние на количество растений прегенеративных возрастных состояний ($r=–0,29$) и количество особей на единицу площади ($r=–0,19$).

Несмотря на то, что изученный вид имеет средиземноморско-переднеазиатское происхождение и произрастает в природном ареале в районах с субтропическим климатом с засушливыми летом и осенью, дождливой зимой и весной, на основании анализа онтогенетического спектра в разных ЦП можно сделать предположение, что основными факторами, способными сдерживать быстрое распространение вида во вторичном ареале, в частности на территории мыса Мартьян, характеризующегося максимумом осадков в осенне-зимний период, могут быть высокая смертность ювенильных и имматурных особей или отмирание надземной части у молодых растений в наиболее засушливые периоды летом, а также в результате резких понижений температуры воздуха и почвы весной.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изученные ЦП характеризуются одновершинными или двувершинными возрастными спектрами, в которых максимумы располагаются в молодой (v) или генеративной (g_2, g_3) частях. По классификации А. А. Уранова, О. В. Смирновой они относятся к нормальным, большинство из них – полночленные, хотя в некоторых сообществах на площадках отмечаются единичные экземпляры виргинильных или старых генеративных особей. По классификации «дельта-омега» изучаемые ЦП разделились на три типа: молодые, переходные и стареющие.

Наиболее стабильные и полночленные по возрастным состояниям ЦП выявлены на территории ООПТ «Мыс Мартьян» в относительно разреженных древесно-кустарниковых сообществах на склонах 10–25°, в основном юго-восточной экспозиции. На крутых каменистых склонах и в сомкнутых сообществах отмечены неполночленные ЦП или единичные особи *C. flammula*.

Присутствие в спектрах ЦП генеративных, субсенильных и сенильных растений свидетельствует о том, что эколого-ценотические условия в большинстве из изученных сообществ являются благоприятными для адаптации вида в условиях вторичного ареала, так как значительное количество особей *C. flammula* проходят полный онтогенез. Выявленные особенности возрастной структуры, а также распространение изученного вида не только в антропогенно преобразованных местообитаниях на ЮБК, но и на особо охраняемой природной территории являются подтверждением его инвазионного статуса. Условия произрастания, в целом, соответствуют требованиям вида, как ксеромезофита и сциогелиофита к режимам увлажнения и освещенности. Установлены экологические и фитоценотические факторы, оказывающие отрицательное или положительное влияние на распространение и демографические показатели популяции вида, в целом, и отдельных ценопопуляций.

Благодарности. Авторы выражают благодарность инженеру-исследователю лаборатории природных экосистем «НБС-ННЦ» О. Л. Мунтяну за помощь в обработке данных геолокации и подготовке картографического материала.

Работа выполнена в рамках госзадания ФГБУН «НБС-ННЦ» по теме «Оценка видового и ценотического разнообразия территориально-аквального комплекса ООПТ «Мыс Мартьян», № АААА-А19-119100290125-5.

Список литературы

Багрикова Н. А. Интродукция древесно-кустарниковых растений в Никитском ботаническом саду и их натурализация на территории Крымского полуострова // Живые и биокосные системы. – 2014. – № 7. URL: http://www.jbks.ru/archive/issue-7/article-9

Барыкина Р. П., Чубатова Н. В. Онтогенез ломоноса прямого *(Clematis recta* L.). – Онтогенетический атлас лекарственных растений. Том 3. – Йошкар-Ола.– 2002. – С. 154–158.

Барыкина Р. П., Чубатова Н. В. О типах прорастания и первых этапах онтогенеза в роде *Clematis* L. // Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М.: Наука, 1981. – С. 111–140.

Билалова Р. А. Биологические особенности видов и сортов рода *Clematis* L. в условиях Башкирского Предуралья: автореф. дисс. …. канд. биол. наук: спец. 03.02.01 Ботаника.– Уфа: Башкирский ГУ, 2019. – 18 с.

Билалова Р. А., Никитина Л. С. Особенности начальных этапов онтогенеза *Clematis integrifolia* L. при интродукции в Ботаническом саду-институте Уфимского научного центра РАН // Вестник Удмуртского государственного университета. – 2015. – Т. 25, Вып. 2. – С. 186–189.

Вульф Е. В. Флора Крыма. Двудольные. Т. 2, вып. 1. – М., Л.: Огиз, Сельхозгиз, 1947. – 330 с.

Глотов Н. В. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений // В кн.: Жизнь популяций в гетерогенной среде. Ч. 1. – Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. – С. 146–149.

Голубев В. Н. Биологическая флора Крыма. – Ялта, 1996. – 86 с.

Донюшкина Е. А. Виды рода *Clematis* L. в Никитском ботаническом саду // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. – 2001. – Вып. 83. – С. 33–36.

Донюшкина Е. А., Зубкова Н. В. Клематисы. – М.: Кладезь-Букс, 2005. – 93 с.

Животовский Л. А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. – 2001. – № 1. – С. 3–7.

Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995. – 223 с.

Жукова Л. А., Нотов А. А. Популяционно-онтогенетические исследования и проблема сохранения биоразнообразия // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: матер. V Международной научной конференции. Часть I. – Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т., 2013. – С. 14–21.

Жукова Л.А., Полянская Т. А. О некоторых подходах к прогнозированию перспектив развития ценопопуляций растений // Вестник Тверского государственного ун-та. Серия Биология и экология. – 2013. – Т. 32, № 31. – С. 160–171.

Зайцев Г. Н. Математика в экспериментальной биологии. – М.: Наука, 1990. – 296 с.

Злобин Ю. А. Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста. – Сумы: Унив. книга, 2009. – 263 с.

Зубкова Н. В. Клематис жгучий или душистый *Clematis flammula* L. // Растения Крыма: Прелестные соседи. Серия «Природная кладовая Крыма». – Симферополь: ООО «ИТ Ариал». – 2016. – С. 362–363.

Клименко З. К.,Зубкова Н. В., Зыкова В. К., Плугатарь С. А., Кравченко И. Н., Карпова Е. Н., Швец А. Ф. Аннотированный каталог цветочно-декоративных растений коллекции Никитского ботанического сада. Том 1. Коллекции розы садовой, клематиса, сирени. – Симферополь: ООО «ИТ Ариал». – 2018. – 232 с.

Насурдинова Р. А. Особенности прорастания и изучение онтогенеза некоторых видов рода *Clematis* L. на начальных стадиях развития // Неделя науки-2007. Естественно-технические науки: Научный доклад региональной конференции. – Уфа: РИЦ БашГУ, 2007. – Ч. I. – С. 120–123.

Насурдинова Р. А., Жигунов О. Ю. Особенности начальных этапов онтогенеза некоторых видов рода *Clematis* L. при интродукции // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2015. – Т. 17. № 4. – С. 248–251.

Николаев И. А. Эколого-ценотическая и биологическая характеристика видов рода *Clematis* L. Республики Северная Осетия-Алания: автореф. дисс. …. канд. биол. наук: спец. 03.00.05 Ботаника. – Астрахань: Астраханский ГУ, 2009. – 22 с.

Нотов А. А., Жукова Л. А. О роли популяционно-онтогенетического подхода в развитии современной экологии и биологии // Вестник Тверского государственного ун-та. Серия Биология и экология. – 2013. – Т. 32, № 31. – С. 293–330.

Плугатарь Ю. В., Багрикова Н. А., Белич Т. В., Костин С. Ю., Крайнюк Е. С., Маслов И. И., Садогурский С. Е., Садогурская С. А., Саркина И. С. Природный заповедник «Мыс Мартьян». – Симферополь: ИТ «АРИАЛ», 2018. – 103 с.

Работнов Т. А. Некоторые вопросы изучения ценотических популяций // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 1969. – Т. 74, № 1. – С. 147–149.

Резников О. Н., Багрикова Н. А., Зубкова Н. В. Натурализация *Clematis flammula* L. в природных сообществах государственного природного заповедника «Мыс Мартьян» // Вестник Тамбовского ун-иверситетата. Серия: Естественные и технические науки. – 2017. – Т. 22, № 5–1. – С. 979–983.

Смолянский М. С. Пространственная структура и динамика численности изолированной популяции ломоноса восточного (*Clematis orientalis* L., Ranunculaceae) на правобережье р. Хопер в Кумылженском районе Волгоградской области // Вестник Волгоградского государственного университета. Серия 11. – 2011. – № 1. – С. 36–40.

Уранов А. А. Возрастной спектр ценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Научные доклады высшей школы. Биологические науки. – 1975. – № 2. – С. 7–34.

Уранов А. А., Смирнова О. В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений. // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 1969. – Т. 79, № 1. – С. 119–135.

Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии) / Л. Б. Заугольнова, Л. А. Жукова, А. С. Комаров и др. – М. : Наука, 1988. – 182 с.

Чубатова Н. В. Онтогенез и морфологическая эволюция ломоносов флоры СССР: автореф. дисс. … канд. биол. наук: спец. 03.00.05 Ботаника. – М.: МГУ им. М. В. Ломоносова, 1991. – 22 с.

Шалпыков К. Т. Онтогенетическая структура ценопопуляций основных жизненных форм пустынных растений Прииссыккулья // Современные проблемы науки и образования. 2014. – № 4.; URL: http://www.science-education.ru/ru/article/view?id=14149

Chubatova N. V., Churikova O. A. Comparative study on the ontomorphogenesis of herbaceous and shrubby *Clematis* species (Ranunculaceae) based on the evo-devo concept // Wulfenia. – 2018. – Vol. 25. – P. 161–172.

Rivas-Martínez S., Cantó P., Fernández-González F., Sánchez-Mata D. Revisión de la clase Quercetea ilicis en España y Portugal: 1. subalianza Quercenion ilicis // Folia Botanica Matritensis 1995. – Vol. 15. – P. 1–20

The Plant List. 2013 [Электронный ресурс] Режим доступа http:///www.theplantlist.org/ (дата обращения 05.05.2020)

Tutin T. G. The genus *Clematis* L. / In: Tutin T. G. [ed.]: Flora Europaea. London : Cambridge Univ. Press. 1964. – Vol. 1. – P. 221–222.

Bagrikova N. A., Reznikov O. N., Perminova Ya. A. Age structure and current state of cenopopulations of *Clematis flammula* (Ranunculaceae), naturalized in the Crimean peninsula // Ekosistemy. 2020. Iss. 23. P. 152–165.

The data on the naturalization of *Clematis flammula* L. on the territory of the Southern Coast of the Crimea have been found since the end of the XIX century, but the study of the structure of its population was not previously conducted. The aim of the research is to study the current state and the age structure of *C. flammula* coenopopulations in natural communities of the "Cape Martyan" protected area (44°30'–44°31' N, 34°15'–34°16' E) based on generally accepted methods and approaches. It is revealed that *C. flammula* grows in the studied area in different types of sparse or relatively closed tree and shrub communities at the altitude of 5 to 210 m above sea level, on slopes of South-Western, Southern and South-Eastern exposures from 5 to 60°. The ontogenetic structure of the majority coenopopulations is represented by two types: complete and incomplete, left-hand (CP 2, 4, 6–9) and bimodal (CP 1, 3, 5) according to the classification of A. A. Uranov's, O.V. Smirnova's (1969, 1975), by three types: young (CP 2, 6–9), transitional (CP 3,5) and ageing (CP 1) according to the classification "delta-omega" (Zhivotovsky, 2001). Most of the described coenopopulations are young, 63–81% of them belong to plants of pregenerative age states, the absolute maximum is taken by virginal individuals (31–43 %.). High values of recovery indices (2.0–7.5) and replacement indices (2.2–5.0) indicate a fairly high ability of the studied coenopopulations to maintain their structure by seed propagation of the species and, under favorable conditions, to provide replenishment of coenopopulations without the introduction of ovules from outside. The most stable and complete coenopopulations were found at an altitude of 80–150 m., on slopes of 10–25°, mainly South-Eastern exposure, in relatively sparse juniper-strawberry-oak or oak-juniper-pine communities dominated by *Juniperus excelsa* M. Bieb., *Arbutus andrachne* L., *Quercus pubescens* Willd., *Pinus pallasiana* D. Don. in the first layer and with significant participation of *Hippocrepis emerus* subsp. *emeroides* (Boiss. & Spruner) Lassen, *Cistus creticus* subsp. *eriocephalus* (Viv.) Greuter & Burdet, *Ruscus aculeatus* L. – in the shrub layer. Other invasive species, such as *Fraxinus ornus* L., *Quercus ilex* L., *Rhamnus alaternus* L. and *Bupleurum fruticosum* L., are regularly found in communities. The most significant environmental and phytocenotic factors affecting the age structure ($p<0.05$) are altitude ($r=-0.25$), the total projective cover of the shrub-grass cover ($r=+0.26$), exposure ($r=+0,21–+0,28$) and the steepness ($r=-0.29$) of the slopes.

Key words: plant coenopopulations, age structure, invasive species, "Cape Martyan" protected area, Southern Coast of the Crimea.

Поступила в редакцию 01.06.20

УДК 582.594(470.71):581.5 **DOI 10.37279/2414-4738-2020- 23-166-182**

Особенности местообитаний и состояние популяций редких орхидей (Orchidaceae) Национального парка «Нижняя Кама» и сопредельных территорий на севере Татарстана (Европейская Россия)

Фардеева М. Б.[1], Лукьянова Ю. А.[2], Шафигуллина Н. Р.[1, 2]

[1] *Казанский (Приволжский) федеральный университет*
Казань, Республика Татарстан, Россия
orchis@inbox.ru, nadiashafigullina@gmail.com
[2] *Национальный парк «Нижняя Кама»*
Елабуга, Республика Татарстан, Россия
julia-luk@inbox.ru

В статье рассмотрены популяционные особенности редких видов орхидей *Cypripedium calceolus* (L.), *Epipactis helleborine* L., *Goodyera repens* (L.) R.Br, *Neottia nidus-avis* (L.) Rich., *Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter, *Platanthera bifolia* (L.) Rich. на севере Республики Татарстан. На территории Татарстана преобладает умеренно-континентальный климат, что характерно для центральной части и северо-западных районов Предволжья и Предкамья. Напротив, север и северо-восток характеризуются умеренно-прохладным климатом с большим количеством осадков в вегетационный период. На севере, в Балтасинском районе формируются фрагменты южно-таежных комплексов с елью и пихтой зеленомошных. На северо-востоке по долине реки Вятка в Лубянском лесничестве в хвойно-широколиственных лесах также преобладают темнохвойные виды – ель и пихта. Такие местообитания отличаются обилием типично бореальных и бореально-неморальных видов кустарничков, трав и мхов. Отмечены редкие виды: *Pyrola media* Sw., *P. chlorantha* Sw., *Diphasiastrum complanatum* (L.) Holub, *Hypopitys monotropa* Crantz, *Viola selkirkii* Pursh ex Goldie. Популяции орхидей в таких условиях имеют некоторые особенности. Развитие и цветение *Platanthera bifolia* и *Cypripedium calceolus* задерживается на 7–10 дней, по сравнению с центральными и северо-западными районами Татарстана. В популяционной структуре преобладают виргинильные и взрослые вегетативные особи. Генеративные особи *C. calceolus* в елово-широколиственных и сосново-еловых с пихтой лесах часто не образуют клоны, их доля составляют 72 % от всех генеративных растений. Число побегов в клонах *C. calceolus* сокращается и составляет в среднем 3,2 побега, напротив, в северо-западных популяциях вида число побегов в клонах в среднем составляет 6,5. Доля генеративных особей изученных популяций *P. bifolia* в среднем составляет 25 % и особенно снижается в популяциях рекреационной зоны Национального парка. Вид здесь произрастает в сухих сосняках на уплотненной почве, и, возможно, собирается в букеты. Популяции *N. cucullata* и *G. repens* встречаются только в заповедной и буферной зонах Национального парка. Возрастная структура полночленная, однако, численность генеративных растений довольно низкая и составляет в среднем для *N. cucullata* 34 %, а для *G. repens* всего 15 %. В подходящих по абиотическим и биотическим условиям местообитаниях на севере и северо-востоке Татарстана *N. cucullata* и *G. repens* пока не были найдены, что требует дальнейших исследований. Видовой состав мхов в местообитаниях орхидей практически идентичен (во всех фитоценозах среди мхов доминирует *Pleurozium schreberi*), но проективное покрытие и высота дерновинок мхов значительно различается. Отмечены типично бореальные и гемибореальные виды: *P. schreberi*, *Dicranum polysetum* Sw., *Dicranum scoparium* Hedw., *Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst, *Rhodobryum roseum* (Hedw.) Limpr., *Hylocomium splendens* (Hedw.) Bruch et al., *Ptilium crista-castrensis* (Hedw.) DeNot., а на севере РТ редкий вид – *Plagiomnium drummondii* (Bruch&Schimp.) T.J. Kop. Обилие и развитие мхов, как гарантов влажности и сохранения микроклиматических условий, являются важными условиями произрастания симбиотрофных грибов, способствующих поддержанию орхидей и многих видов бореальных лесов на южной границе их распространения.

Ключевые слова: Orchidaceae, популяция, возрастная структура, численность, плотность, местообитание, разнообразие мхов.

ВВЕДЕНИЕ

В современных условиях для снижения рисков потери биологического разнообразия и природных местообитаний редких организмов на территории Республики Татарстан последнее время проводится подготовка практических рекомендаций для лесников,

основанная, в том числе, на оценке распространения редких видов растений и животных. Подобные исследования лесов и рекомендации для сохранения редких орхидей проводились в Архангельской области (Рай и др., 2017). Материал, собранный в Мортовском, Лубянском лесничествах и Национальном парке, в Балтасинском, Елабужском и Кукморском районах на севере Татарстана (РТ) рекомендовано было использовать для будущего контроля и сохранения уникальных природных комплексов при заготовках древесины Минлесхозом РТ. Важным для понимания биолого-экологических механизмов, обеспечивающих устойчивость лесных экосистем к природным и антропогенным воздействиям, является изучение популяций лесообразующих видов деревьев, собственно определяющих состав и структуру лесных фитоценозов, а также редких видов, разнообразие которых обеспечивает стабильное функционирование экосистем (Фардеева, 2014). Таким образом, исследования численности, структуры и оценки жизненности популяций редких охраняемых видов в условиях антропогенных воздействий актуальны и необходимы. В группу наиболее редких растений РТ входят виды сем. Орхидных (Orchidaceae Juss.), которых в Татарстане произрастает около 30 видов. Только дремлик широколистный, встречающийся часто по лесам республики и даже в рекреационных зонах больших городов, не внесен в Красную Книгу РТ (2016).

Причинами редкости орхидей являются специфические особенности их биологии и экологии. Растения сем. Orchidaceae имеют ряд эколого-биологических особенностей – слабое прорастание семян, микотрофность, зависимость от грибов и узкая экологическая толерантность к факторам, потому они и являются уязвимыми компонентами флоры (Вахрамеева и др., 2014). Редкость орхидных связана также с такими биологическими особенностями, как сильная редукция зародыша, отсутствие эндосперма, уменьшение размера семени, необходимость симбиоза с почвенными грибами, обеспечивающими прорастание семян, низкая конкурентная способность видов. Высокая специализация опыления является важнейшим фактором процветания и успешной репродукции орхидей, а для видов с отсутствием нектара, сложность механизмов опыления может привести к полному их исчезновению (Холодов и др., 1998; Иванов и др., 2004, 2009). Редкость орхидей обусловлена и определенными эколого-фитоценотическими требованиями – они произрастают в определенных условиях освещенности, влажности и кислотности почв, а некоторые бриофильные орхидеи обязательно приурочены к моховой подстилке. Однако, часто в нарушенных местообитаниях, где конкуренция снижена по каким-либо причинам, некоторые орхидеи могут разрастаться и захватывать большие территории.

Основной целью исследования было: оценить состояние новых местообитаний и популяций некоторых редких орхидей на севере Республики Татарстан и в Национальном парке «Нижняя Кама».

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Согласно природному районированию РТ (Бакин и др., 2000) северные районы Татарстана, где проходили исследования – Балтасинский, Елабужский (северо-восточная часть Национального парка и Мортовское лесничество), Кукморский (Лубянское лесничество) территориально приурочены к Восточному Предкамью. Балтасинский и Кукморский районы относятся к Волжско-Вятскому возвышенно-равнинному региону темнохвойно-широколиственных неморальных лесов с фрагментами южно-таежных елово-пихтовых и сосново-еловых зеленомошных лесов, к ландшафту Правобережно-Вятского эрозионно-равнинного района подтаежных Приуральских широколиственно-пихтово-еловых и сосновых остепненных лесов. Лубянское лесничество приурочено к долинам рек Вятки и Лубянки, здесь преобладают дерново-подзолистые супесчаные почвы. Водораздельное плато рек Волги и Вятки в Балтасинском районе характеризуется обычно высотами 175–195 м. В геологическом строении рельефа участвуют породы пермской системы, преимущественно породы татарского яруса, представленные мергелями, глинами с прослоями известняков, доломитов, песчаников. Склоновые и водораздельные поверхности прикрыты суглинками.

Климат севера РТ определяется как умеренно-прохладный с достаточным увлажнением: количество осадков за период май-сентябрь составляет более 240 мм, причем в первую половину вегетационного периода (май – июнь) осадки составляют до 90 мм. Безморозный период 130 дней, снежный покров залегает в течение 150–160 дней. В целом несколько отличается от центральной части Татарстана (севера-запада и востока Предкамья РТ, в частности – Елабужского р-на и нацпарка).

Елабужский район приурочен к Вятско-Камскому равнинному региону темнохвойно-широколиственных лесов и долинных гигрофитных неморальных лесов, к ландшафту Елабужско-Предкамского эрозионно-расчлененного района подтаежных Приуральских широколиственно-пихтово-еловых и сосново-широколиственных и сосновых травяных лесов. Национальный парк «Нижняя Кама» приурочен к центральной части и востоку РТ, располагается от Восточного Предкамья до Восточного Закамья, в долине реки Камы (в Елабужском и Тукаевском районах РТ). Плотина ГЭС, перегораживающая Каму, привела к формированию огромного водного бассейна, называемого «Нижнекамским водохранилищем». Климат определяется как умеренно-континентальный, с более жарким и сухим летом и сниженным количеством осадков, в среднем до 45–55 мм осадков в вегетационный период. На данной территории климат смягчается (особенно в зимний период) за счет западного переноса воздушных масс (Переведенцев и др., 2008).

Исследования орхидей проводились в различных сообществах на севере и северо-востоке РТ: на севере были исследованы лесные фитоценозы в Балтасинском районе, на северо-востоке – Лубянском лесничестве, а также в Мортовском лесничестве и Национальном парке (НП) «Нижняя Кама». В новых местообитаниях определяли количество находок ценопопуляций орхидей, чтобы выявить не только разнообразие растительных сообществ, в которых редкие виды встречаются, но к каким фитоценозам они приурочены чаще.

В 2019 году в ходе экспедиций было проведено более 300 описаний различных фитоценозов и около 20 % содержали в видовом составе сообществ редкие виды орхидей.

Основными объектами изучения стали ценопопуляции орхидей (Orchidaceae), занесенных в Красную книгу РТ (2016): тубероидные орхидеи со сферическим клубнем: *Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter – категория редкости 2 и *Platanthera bifolia* (L.) Rich. – категория 3; короткокорневищные виды: *Cypripedium calceolus* (L.) – категория 3; *Epipactis helleborine* L.; а также короткокорневищная орхидея с многочисленными запасающими корнями – *Neottia nidus-avis* (L.) Rich. – категория 3 и длиннокорневищная – *Goodyera repens* (L.) R.Br – категория 2.

В работе использовались общепринятые геоботанические методы и эколого-ценотический анализ местообитаний орхидей. Соотношение разных эколого-фитоценотических групп растений фитоценоза определяли в процентах от общего числа видов местообитания орхидей.

В популяционном анализе, кроме картирования ценопопуляций в фитоценозах, определялись численность, плотность, возрастная структура и базовый спектр. Возрастная структура оценивалась в процентах по каждой онтогенетической группе от общей численности популяции. Классификация состояния популяций по возрастной структуре и базовому спектру характеризовалась по Л. Б. Заугольновой (1994), как правосторонний, левосторонний или центрированный тип спектра. Также определялись коэффициент эффективности (Животовский, 2001) и индекс возрастности Δ, который определяется как $(\Sigma Ki \times \Delta i)/ \Sigma Ki$, где Ki — численность i-той возрастной (онтогенетической) группы, Δi — «вес или индекс» возрастности i-той группы, ΣKi — численность всей популяции (Ценопопуляции…, 1976). Классификацию популяций «дельта-омега» на основе индекса возрастности и коэффициента эффективности проводили по Л. А. Животовскому (2001): молодая, переходная, зреющая, зрелая, стареющая, старая.

Базовый спектр определялся как средние значения относительной численности особей (M) каждой возрастной группы (в %), на основе изучения возрастной структуры нескольких ценопопуляций. Для базового спектра существует некоторая зона, в пределах которой

возможны колебания численности – она заключается в пределах M±3σ (σ – среднее квадратичное отклонение или СКО) (Ценопопуляции…, 1976, Злобин, 2009).

Онтогенетические группы выделялись по морфологическим признакам, были определены: ювенильные (j); имматурные (im); виргинильные (v); молодые генеративные (g1); средние генеративные (g2); крайне редко – сенильные группы (s) или скорее квазисенильные растения, (проростки у орхидей не выделяются, так как ведут подземный образ жизни). Для этого использовались опубликованные онтогенезы для некоторых видов орхидей (Царевская, 1975; Вахрамеева и др., 1983; Блинова, 1993; Татаренко, 1996; Фардеева, 2002; Вахрамеева, Жирнова, 2003). Единицей популяционных исследований клубнеобразующих видов является особь, у корневищных – парциальный побег, «условная особь». Каждой особи на карте присваивались координаты (x, y), а полученные данные заносились в базу данных для дальнейшего пространственного анализа. Более подробный популяционный анализ проводился для *P. bifolia* и *C. calceolus*.

Таблица 1

Характеристики исследованных популяций на севере РТ

Вид	№ ЦП	Численность /площадь	Местообитание
Platanthera bifolia	1; 2	61 ос. на 40 м²; 39 ос. на 35 м²	НП, Большой бор, сосняк с березой с елью бруснично-мшистый (кв.26) и сосняк бруснично-мшистый (кв. 87);
Platanthera bifolia	3; 4	25 ос. на 25 м²: 31 ос. на 100 м²	НП, Танаевский лес, сосняк вейниковый, Шильнинский лес, сосняк чернично-мшистый;
Platanthera bifolia	5	43 ос. на 35 м²	Лубянское лес-во, Кукморский р-он, кв.101, сосняк с елью чернично-костянично-мшистый, 7С3Б+Е;
Platanthera bifolia	6	29 ос. на 25 м²	Лубянское лес-во, Кукморский р-он, кв. 98, сосняк чернично-мшистый, 10С+Б;
Platanthera bifolia	7	135 ос. на 70 м²	Мортовское лес-во, Елабужский р-он, кв. 6, сосняк бруснично-мшистый, 10С;
Platanthera bifolia	8	110 ос. на 60 м²	Балтасинский р-он, с. Ципья. Пихтарник с елью зеленомошный, 7П2Е1Ос;
Platanthera bifolia	9	23 ос. на 20 м²	Балтасинский р-он, с. Ципья. Ельник с липой лещиново-травяной, 5Е4Л1П;
Cypripedium calceolus	10	95 ос. на 110 м²	Балтасинский р-он, с. Ципья, зарастающая вырубка в ельнике с сосной и пихтой разнотравно-мшистом;
Cypripedium calceolus	11	16 ос. на 10 м²	Балтасинский р-он, Волчий лог, в ельнике с липой кислично-мшисто-травяном;
Cypripedium calceolus	12	51 ос. на 20 м²	Лес Ялтра в 2 км от п.г.т. Балтаси. Ельник с липой кислично-снытевый, 4Е4Л+В+Б;

Примечание к таблице. Координаты центральной части участков исследования: Балтасинский р-н (д. Ципья) – N56.326990 E 050.17977; Лубянское лесничество (кв.101) – N 56.08611 E 051.46393; Мортовское лесничество – N55.94067 E 051.51479; Национальный парк (кв. 87) – N55.72107 E 052.25706.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Как отмечают большинство орхидологов (Vakhrameeva et al., 2008) стратегия размножения у орхидных разных жизненных форм отличаются: для клубневых видов (*P. bifolia, N. cucullata*) преимущественно отмечается семенное размножение, у корневищных (*C. calceolus, E. helleborine, G. repens*), как правило, преобладает вегетативное. Для клубневых орхидей характерно развитие большого числа семян с хорошо сформированным зародышем, напротив, у корневищных орхидей формируются крупные семена с мелкими зародышами. Установлено, что редкие виды орхидных являются стеновалентными и стенобионтными видами (Ишмуратова и др., 2010), то есть, приурочены к специфическим биотам. Новые местообитания орхидей, изученные на основе геоботанических описаний и видовых списков фитоценозов, были проанализированы по эколого-ценотическим характеристикам, что дало возможность разобраться, к каким преимущественно сообществам приурочены орхидеи, и выявить наиболее подходящие для них местообитания. Количество находок вида, в том или ином фитоценозе, отражено в процентах (рис. 1). По построенному спектру местообитаний, можно выявить разнообразие растительных сообществ, в которых отмечались редкие виды орхидей в Национальном парке и сопредельных территориях на севере Татарстана.

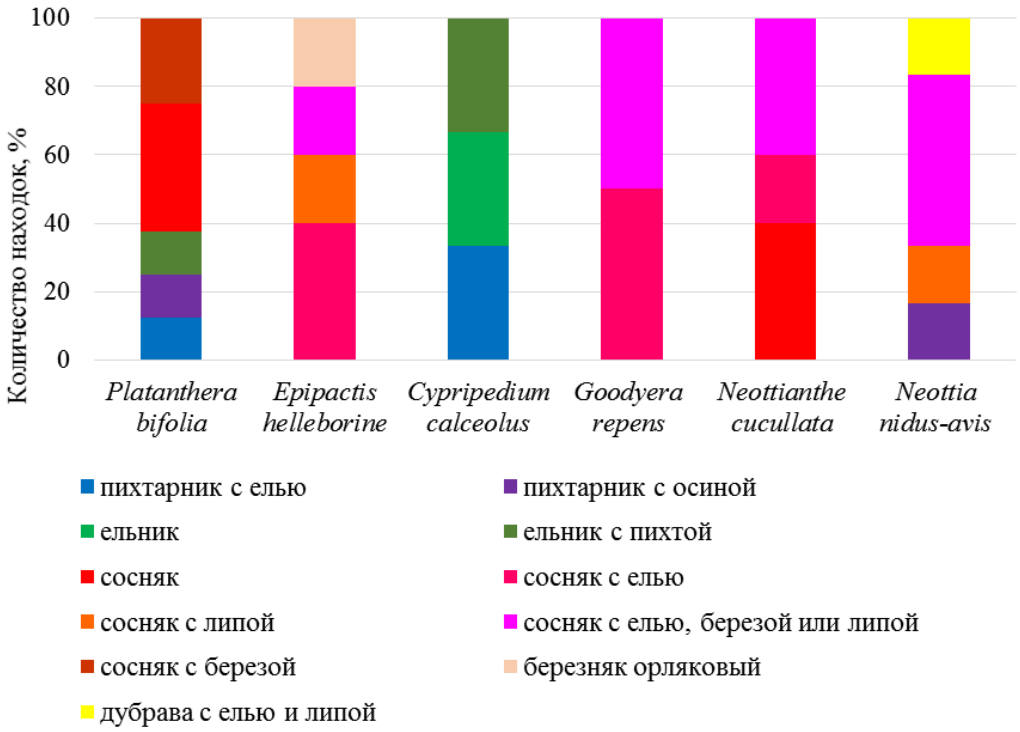


Рис. 1. Количество находок редких орхидей в различных фитоценозах на севере и северо-востоке Татарстана

Epipactis helleborine* и *Neottia nidus-avis

Neottia nidus-avis часто отмечается в липняках и сложных сосняках нацпарка, формируя небольшие скопления из 5–20 особей. На севере РТ – в Лубянском лесничестве и Балтасинском районе вид иногда встречается многочисленными локусами от 50 до 112 особей на 25–30 м² по мертвопокровным пихтарникам с елью лещиновым или ельникам с сосной и липой. Особенностью местообитаний гнездовки, как правило, являются участки сохранившихся старовозрастных лесов. Причем особые в них микроместообитания – наиболее затененные небольшие участки за счет разросшейся лещины или подроста липы, где

под пологом сохраняется влажность и тень, почти полное отсутствие каких-либо растений, мощная подстилка разлагающейся листвы.

Из орхидей РТ самым распространенным является дремлик широколистный, который на правобережье реки Волги (Предволжье РТ) в липняках и дубравах с липой и кленом образует локалитеты до 200–400 особей. На территории нацпарка и прилегающих к нему неохраняемых участков (Шильнинский лес) он встречается в разнообразных фитоценозах – от достаточно сухих сосняков вейниковых и орляковых до сложных сосняков с липой или елью костяничных и вторичных березняков орляково-травяных. Численность ценопопуляционных локусов варьирует от 20 до 35 шт., с преобладанием до 80–90 % генеративных особей.

Neottianthe cucullata* и *Goodyera repens

Первоначально остановимся на характеристике местообитаний наиболее редких, так называемых бриофильных орхидеях – *N.cucullata и G.repens*, приуроченных к мшистым участкам. Эти таежные виды, располагая свои подземные органы по лесной подстилке и в моховом покрове хвойных и хвойно-широколиственных лесов, находятся в Татарстане на южной границе распространения, потому и очень редки. Причем если гудайера ползучая часто занимает довольно затененные и влажные участки под пологом или в тени крон елей, то неоттианте может встречаться и на более освещенных и суховатых участках сосняков орляковых и брусничных с елью или лишайниково-мшистых (Редкие виды флоры РТ, 2017). В условиях 2005–2007 годов, когда проходили специальные популяционные исследования орхидных на территории Елабужского района нацпарка, гудайера не была найдена, и долгое время не отмечалась в геоботанических описаниях лесов. Редкая орхидея, часто переходит в состояние покоя и ведет подземный образ жизни, существуя только в виде корневища за счет эксплуатации грибов, найти ее в одном и том же месте бывает сложно. Последние годы (2015, 2017, 2019 гг.) отличались высокой влажностью даже в центральной части РТ, когда среднее количество осадков в июле составляло 75–98 мм, хотя обычно составляет около 35–45 мм. Исследования 2018–2019 годов увенчались успехом и гудайера была найдена в кв. 87 и 34 в сосняках с елью зеленомошных на участке Большого Бора нацпарка.

Ценопопуляции *N. cucullata* и *G. repens* отмечались в семи местообитаниях Национального парка (рис. 2). Виды преимущественно приурочены к мшистым соснякам: сосняки лишайниково- и бруснично-мшистые с березой (кв. 87, выдел 8; 10), сосняки с елью и березой чернично- или бруснично-вейниково-мшистые (кв. 42, выдел 9; кв. 35, выдел 32), сложные сосняки с елью и липой чернично-костянично-мшистые (кв. 34, выдел 6; кв. 43, выдел 5; 6). Здесь наряду с типично бореальными и бореально-неморальными лесными видами отмечались лесо-луговые. Среди содоминантных кустарничков – *Vaccinium myrtillus* L., *Vaccinium vitis-idaea* L., *Rubus saxatilis* L., *Orthilia secunda* (L.) House и многолетних трав – *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *Carex digitata* L., *Luzula pilosa* (L.) Willd., *Pulsatilla patens* (L.) Mill. отмечались и некоторые охраняемые или редкие (внесенные в приложения к Красной книге) виды РТ. Среди них – *Pyrola media* Sw, *P. rotundifolia* L., *P. chlorantha* Sw., *Chimaphila umbellata*, (L.) Holub, *Hypopitys monotropa* Crantz. В сложных сосняках с липой – единично встречались *Cephalanthera rubra* (L.) Rich и *Lilium pilosiusculum* (Freyn) Miscz..

Проективное покрытие мхов в таких сообществах составляет 30–65 %, среди которых основными являются – *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Dicranum polysetum* Sw., *Dicranum scoparium* Hedw.. В меньшем количестве встречаются *Rhodobryum roseum* (Hedw.) Limpr., *Hylocomium splendens* (Hedw.) Bruch et al., которые, в условиях РТ произрастают только в лесах с значительным участием ели в древостое. Причем, *G. repens* развивалась непосредственно среди побегов *P. schreberi*, однако эти побеги не образовывали сплошного пышного мохового покрова. Схожая картина наблюдалась в другом месте произрастания *G. repens* на территории РТ – в Раифском участке Волжско-Камского заповедника. Возможно, большему развитию мохового покрова препятствует развитие кустарничков, таких, как черника и брусника. Неоттианте так же росла вблизи крупных моховых куртин, в основном среди разреженных побегов *P. schreberi*.

В популяционной структуре *G. repens* преобладали вегетативные растения, представленные двух- и 4–5-листными розетками, образуя несколько компактных куртин, среди которых было обнаружено 5 генеративных побегов. Численность разных возрастных групп составляет – 4:23:5 (im: v: g), преобладают виргинильные розетки.

Численность ценопопуляций (ЦП) *N. cucullata* на учетных площадках, размером 50 м² варьировала от 56 особей в сосняках бруснично-мшистых с березой (кв. 87) и 79 особей в сосняках с елью и березой бруснично-вейниково-мшистых (кв. 43), до 121 особей в сосняках с елью и липой чернично-костянично-мшистых (кв. 34). Возрастные спектры ценопопуляций аналогичны, имеют полночленную структуру, доля виргинильных и молодых генеративных особей почти одинакова, доля ювенильных и имматурных – довольно высокая. Общий тип базового спектра в процентах составляет 18: 21: 27: 26: 8 (j: im: v: g1: g2).

Хорошее проективное покрытие мхов в исследованных местообитаниях поддерживает влажность даже в сухих светлых сосняках и сосняках с березой на территории Большого Бора Национального парка. Эта особенность местообитаний – сохранность и развитие мохового покрова, способствует развитию симбиотрофоных грибов, так необходимых для многих редких бореальных видов – грушанок, подъельника, орхидей.

Рис. 2. *Neottianthe cucullata* (a) и *Goodyera repens* (b) в Национальном парке «Нижняя Кама» (Фото Ю. Лукьяновой)

Platanthera bifolia* и *Cypripedium calceolus

Platanthera bifolia и *Cypripedium calceolus* по территории РТ встречаются довольно часто, находясь здесь в центре ареала. Однако, высокодекоративные растения часто собираются в букеты или выкапываются для посадки.

Platanthera bifolia

Лесо-луговая любка двулистная встречается по хвойным, хвойно-широколиственным лесам, опушкам, полянам, вдоль просек, окраинам болот и реже по светлым окнам в широколиственных сообществах правобережья реки Волги.

Вид обладает наибольшим диапазоном экологической валентности по отношению к факторам освещенности и влажности биотопов, по сравнению с другими видами, что обуславливает широкий характер ее распространения, как в Национальном парке, так и на сопредельных неохраняемых участках на севере РТ в Мортовском, Лубянском и

Балтасинском лесничествах (рис. 3). В основном любка двулистная как на северо-западе в притерассных понижениях реки Волги, так и в нацпарке по долине реки Камы встречается в светлых сосняках, березняках, сосняках с березой вейниково-орляковых, бруснично- или чернично-мшистых и разнотравно-костяничных, что составляет 62,5 % от всех выявленных местонахождений, где преобладает боровое и бореально-неморальное разнотравье, а иногда лесо-луговые и лесо-степные виды (рис. 4).

Рис. 3. *Platanthera bifolia* в Национальном парке «Нижняя Кама» (Фото Ю. Лукьяновой)

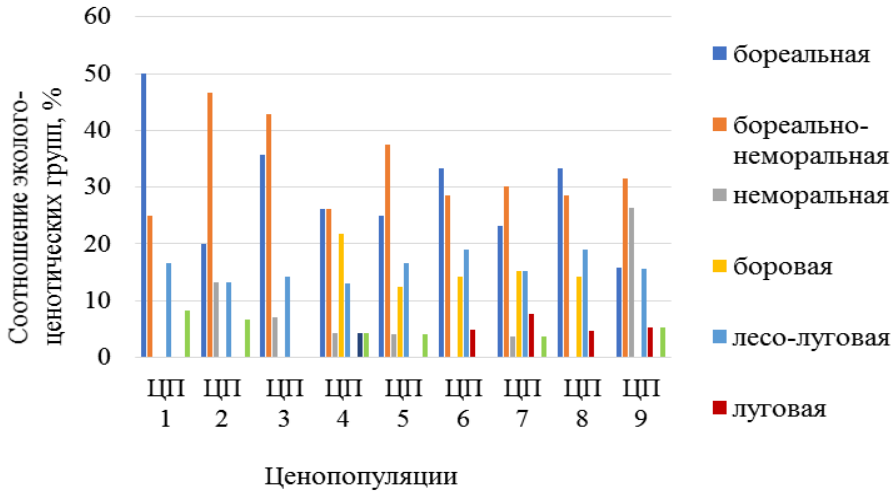


Рис. 4. Соотношение эколого-ценотический групп растений в местообитаниях ЦП *Platanthera bifolia* на севере и северо-востоке РТ

На севере РТ (Балтасинский р-н) *P. bifolia* отмечалась в пихтарниках с осиной мшистых или пихтарниках с липой травяных, а также ельниках с пихтой зеленомошных, на более затененных участках (37,5 % местонахождений), часто, располагая свои листья на моховых дерновинках. В подобных лесах преобладает бореальное и бореально-неморальное разнотравье, реже неморальное, что характерно для хвойно-широколиственных лесов севера

РТ. Однако *P. bifolia* в елово-пихтовых и елово-широколиственных лесах была приурочена к особым микроместообитаниям – это участки поваленных деревьев и прогалы, где полог хвойного леса более разреженный.

Приоритетным направлением Национального парка является выявление численности и состояния популяций редких видов, в связи с чем, проводится постоянный мониторинг известных местонахождений и поиск новых. Как правило, в Национальном парке редкие виды орхидей (*P. bifolia, N.cucullata, G.repens*) встречаются преимущественно в заповедной и буферной зонах, где снижена рекреация и сохраняются зональные бореальные комплексы.

В 2005–2006 годах любка двулистная в нацпарке часто встречалась по влажным и светлым березнякам с елью сфагновым, которые представляют собой вторичные сообщества, возникшие на месте рубок и пожаров ельников (кв. 25, 26). Современные исследования (2018–2019 гг.) в основном проводились на территории «Большого Бора», в сосняках. В исследованных местах произрастания *P. bifolia* отмечается обильное развитие мохового покрова, который часто представлен сплошными куртинами, с проективным покрытием 30–50 %. Такая картина наблюдается в условиях хорошего освещения, которое бывает на опушках, прогалах в местах выпавшего древостоя, в сосновых посадках нацпарка. Доминируют *P. schreberi, D. polysetum, D. scoparium.* На севре РТ в Балтасинском р-не проективное покрытие мхов в пихтарниках с елью увеличивается до 90–100 %, в основном это *P. schreberi, D. scoparium,* а также *Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst.*, Rh. roseum, H. splendens.*

Для анализа численности и возрастной структуры *P. bifolia* были проанализированы четыре ценопопуляции в Национальном парке (ЦП 1–4), и на неохраняемой территории – Лубянского (ЦП 5, ЦП 6), Мортовского (ЦП 7) лесничеств и Балтасинского р-на (ЦП 8 и ЦП 9). Все популяции произрастают в местообитаниях, которые отличаются по типу фитоценоза и степени нарушенности.

В Большом Бору нацпарка плотность особей в популяциях совместима с плотностью на севере РТ и в среднем для разных возрастных групп составляет 0,4–0,6 ос. на 1м², общая плотность варьирует от 1,8 до 2,3. Напротив, в рекреационной зоне нацпарка и Шильнинском лесу (ЦП3 и ЦП4) плотность разных возрастных групп варьирует от 0,08 до 0,2. Причиной часто является низкое проективное покрытие трав и снижение мохового и лишайникового покрова, а также уплотненность и задерненность почвы луговым разнотравьем, либо в сосняках с липой – разрастание широкотравья (рис. 3).

Популяции *P. bifolia* в Лубянском лесничестве небольшие, любка не образует здесь крупных скоплений: численность ЦП 5 составляет 43 особей, численность ЦП 6 – 29 особей, что обусловлено затенением и разрастанием кустарничков в сосняках с елью чернично-костянично-мшистых. Напротив, в Мортовском лесничестве в светлом сосняке бруснично-мшистом и Балтасинском р-не в прогале пихтарника зеленомошного встречаются крупные популяции вида, где на площади 60–70 м² отмечается 135 (ЦП7) и 110 (ЦП8) особей. В затененных ельниках с липой лещиновых (ЦП9) численность снижается до 21 особей на 20 м².

Возрастные и базовые спектры ценопопуляций, как в нацпарке, так и на сопредельных неохраняемых участках – полночленные, левосторонние, с преобладанием прегенеративных групп (рис. 5–8). В светлых сосняках нацпарка – Большой Бор, Танаевский и Шильнинский лес, Мортовское лесничество возобновление *P. bifolia*, лучше – доля ювенильных и имматурных растений составляет 45–70 %. Напротив, в условиях затенения сосново-еловых и, особенно елово-пихтово-широколиственных лесов (Лубянское и Балтасинское лес-ва) их доля сокращается до 25–45 %, иногда ювенильные растения отсутствуют вовсе (ЦП9).

На территории нацпарка численность и плотность генеративных растений *P. bifolia* варьирует от 26 до 42 %, однако резко снижается в рекреационной зоне (ЦП3) до 12 %, причем зрелые генеративные группы вообще не отмечаются, что обусловлено, возможно, сбором цветов в букеты (рис. 5–6).

На севере и северо-востоке Татарстана (Мортовское, Лубянское, Балтасинское лесничества) в сосновых, сосново-еловых и елово-пихтовых лесах доля генеративных особей

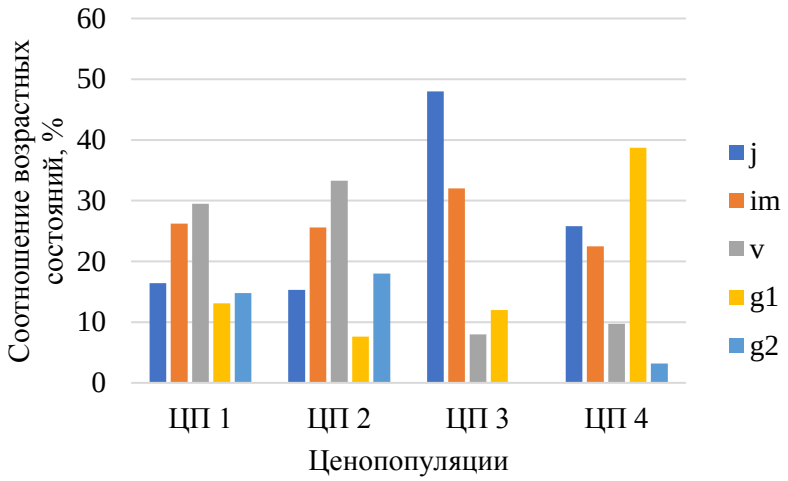


Рис. 5. Возрастная структура ценопопуляций *Platanthera bifolia* в Национальном парке
Возрастные группы: ювенильные (j); имматурные (im); виргинильные (v); молодые генеративные (g1); зрелые генеративные (g2).

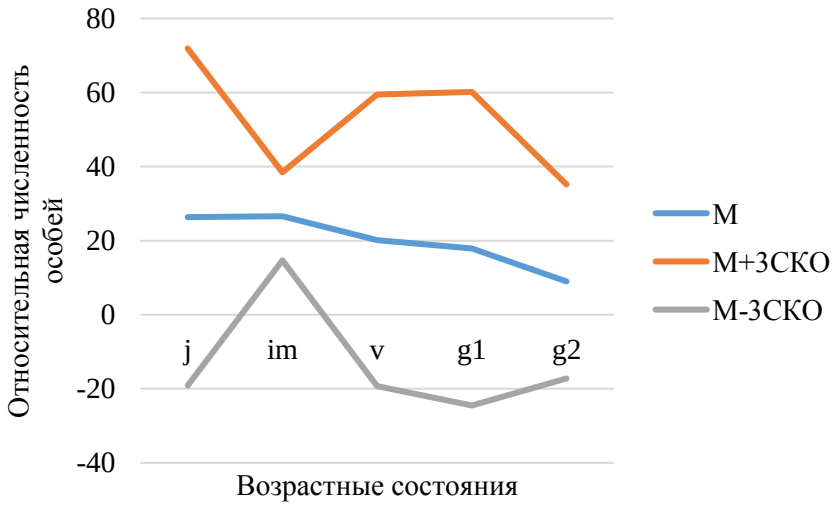


Рис. 6. Базовый спектр ценопопуляций *Platanthera bifolia* в Национальном парке
Обозначения: M – средние значения относительной численности особей каждой возрастной группы (в %); M±3СКО (среднее квадратичное отклонение).

в возрастной структуре популяций *P. bifolia* сокращается в среднем до 25–30 %. Увеличивается доля виргинильных растений, в которую часто входят взрослые вегетативные особи, представляющие собой временно нецветущие генеративные растения. Что хорошо отражено в базовом спектре (рис. 8), представляющем собой средние значения относительной численности особей 5-ти исследованных ценопопуляций. На основе определения возрастных групп были рассчитаны индекс восстановления, коэффициенты возрастности и эффективности, отражающие процессы восстановления, возраст популяций и эффективность использования природных ресурсов (рис. 9).

В целом можно отметить, что индексы восстановления везде довольно высокие и варьируют от 0,55–0,88, то есть за счет интенсивного семенного возобновления в ЦП *P. bifolia* на 55–88 % восстанавливается генеративная фракция. Анализируя коэффициенты возрастности и эффективности, по предложенной Л. А. Животовским (2001) классификации «дельта-омега», можно отметить, что все ценопопуляции *P. bifolia* – молодые (рис. 9).

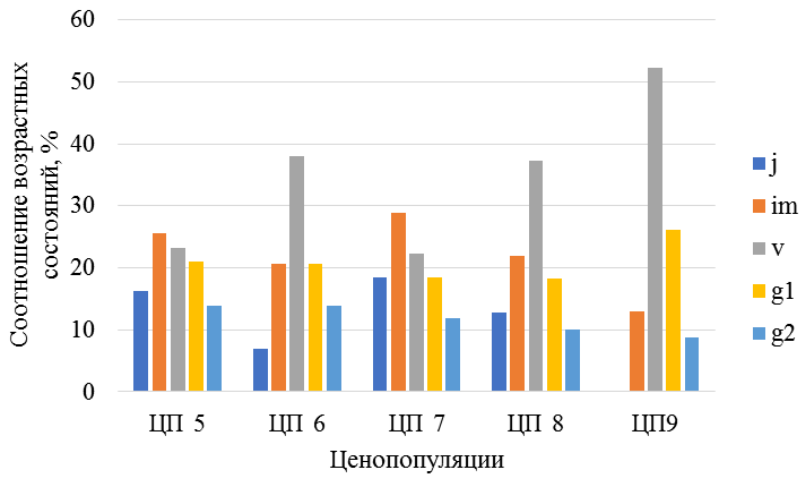


Рис. 7. Возрастная структура ценопопуляций *Platanthera bifolia* на севере Татарстана
Возрастные группы: ювенильные (j); имматурные (im); виргинильные (v); молодые генеративные (g1); зрелые генеративные (g2).

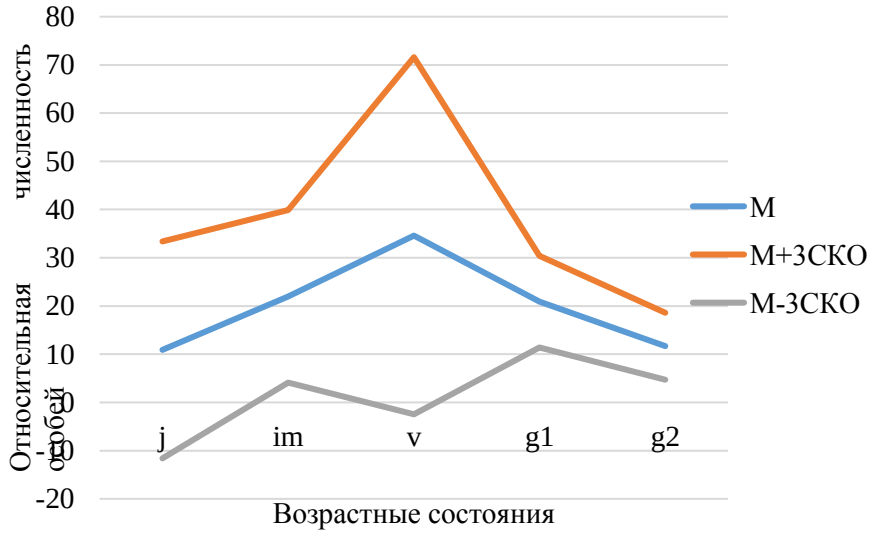


Рис. 8. Базовый спектр ценопопуляций *Platanthera bifolia*

Cypripedium calceolus

Впервые для РТ в 2017–2019 годы *C. calceolus* был найден на трех участках в елово-широколиственных неморальных и елово-сосново-пихтовых разнотравно-мшистых лесах, на водораздельном плато между реками Волгой и Вяткой, где в строении рельефа участвуют породы пермской системы – мергеля, глины с прослоями известняков и доломитов, почвы суглинистые, богатые минеральными веществами. Балтасинский район РТ граничит с Кировской областью и республикой Марий Эл. На сопредельных с Татарстаном территориях в Кировской области изучение ЦП *C. calceolus* проводилось в окрестностях населенного пункта Пашино. Вид встречается «в еловых, елово-пихтовых и сосново-еловых лесах на известняках, а также в заболоченных осиново-еловых лесах на торфянистых почвах» (Харина, 2019). В Марий Эл ценопопуляции *C. calceolus* отмечаются по березнякам с елью заболоченным и березнякам лишайниковым (Попугаева и др., 2016).

В Балтасинском районе в 3-х местообитаниях *C. calceolus* преобладают бореальные виды – *Oxalis acetosella* L., *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newman, *Viola selkirkii* Pursh ex Goldie,

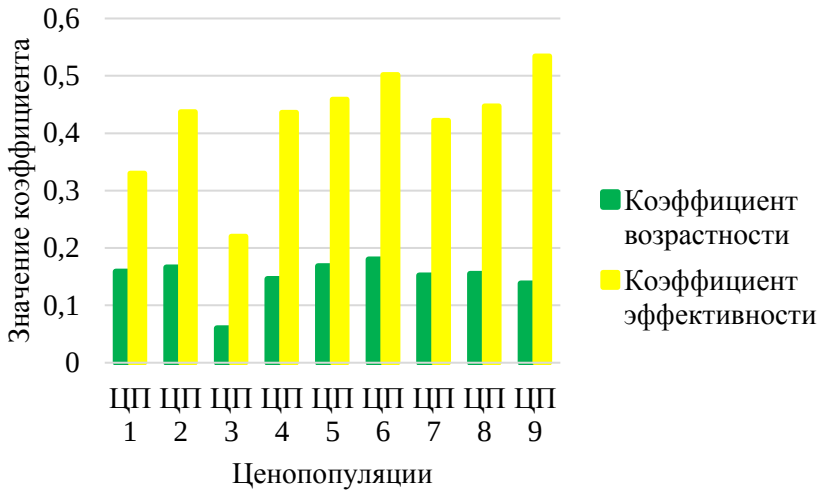


Рис. 9. Коэффициенты возрастности и эффективности ЦП *Platanthera bifolia*

Maianthemum bifolium (L.) F.W. Schmidt, *P. rotundifolia*, *P. chlorantha*; бореально-неморальные и неморальные виды растений – *Crepis sibirica L.*, *Aconitum excelsum* Rchb., *C. digitata* и *C. rhizina* Blytt ex Lindblom, *Pulmonaria obscurea* Dumort., *Viola mirabilis* L., *Milium effusum* L., *Aegopodium podagraria* L., *Bupleurum aureum* Fisch. ex Hoffm. (рис.10).

Моховой покров хорошо развит, местами обилен, представлен бореальными и гемибореальными видами: *P. schreberi*, *D. scoparium*, *D. polysetum*, *Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst., *Rh. roseum*, *H. splendens*, *Ptiliumcrista-castrensis* (Hedw.) DeNot., *Plagiomnium cuspidatum* (Hedw.) T. Kop. В отличие от других фитоценозов, здесь наблюдался редкий для РТ вид – *Plagiomnium drummondii* (Bruch&Schimp.) T.J. Kop. Он включен в Красную книгу РТ с категорией редкости – 2 (вид, сокращающий численность). Плагиомниум Драммонда распространен на территории средней части европейской России в подзонах южной и средней тайги, где встречается единично, на гнилой древесине, почве, в основании стволов, во многих областях известен по единичным находкам (большей частью старым) (Флора мхов России, 2018). Климатические условия на севере РТ, с более низкими летними температурами и большим количеством осадков способствуют видовому разнообразию и более быстрому росту мхов (Шафигуллина и др., 2019).

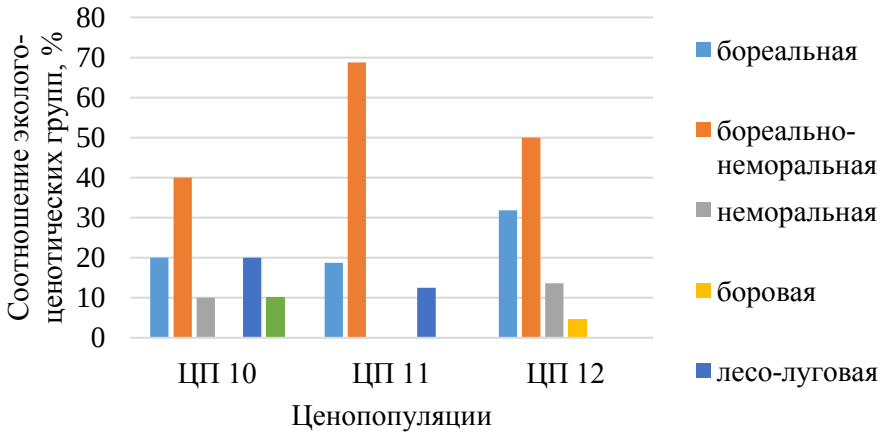


Рис. 10. Соотношение эколого-ценотический групп растений в местообитаниях ЦП *Cypripedium calceolus* на севере Татарстана

Популяции *C. calceolus* приурочены в Балтасинском районе к различным фитоценозам ЦП10: (зарастающая вырубка в пихтарнике с елью и сосной зеленомошном), ЦП11: (склон оврага в ельнике с липой кислично-мшисто-травяном), ЦП12: (ельник с липой кислично-снытевый). Численность трех ЦП варьирует от 16 до 95 особей – наибольшая отмечена на освещенной зарастающей вырубке в пихтарнике с елью и сосной зеленомошном (ЦП 10), плотность разных возрастных групп варьирует от 0,86 до 2,3 особей на 1 м², причем наибольшая плотность характерна для виргинильных и взрослых вегетативных растений и составляет 0,4–0,35. Башмачок настоящий часто разрастается на определенной стадии лесовосстановительной сукцессии сообществ, что обусловлено хорошей освещенностью и сниженной межвидовой конкуренцией с лесным разнотравьем, именно такие условия и сформировались на зарастающей вырубке. А наличие обильного мохового покрова на севере способствует сохранению влаги. Напротив, в ельниках с липой травяных (ЦП11 и 12) численность его снижена из-за сильного затенения, и интенсивного разрастания сныти и осоки волосистой, здесь он сохраняется по склонам овражков.

Анализ возрастных спектров ценопопуляций *C. calceolus* показал, что, в течение ряда лет (2017–2019 гг.) популяции имеют полночленную структуру, правосторонний тип с преобладанием вегетативных и генеративных особей.

В целом подобные возрастные спектры характерны для корневищных видов со сложным онтогенезом и неполным омоложением, что обусловлено вегетативным размножением, при этом процент ювенильных и имматурных особей небольшой (рис. 11).

Правосторонний тип возрастной структуры и базового спектра отражает устойчивость ценопопуляций. Базовый спектр популяции *C. calceolus* Балтасинского района РТ определялся как средний за 3 года в разных ценопопуляциях, он имеет центрированный тип (рис.12). Генеративных растений мало, процессы цветения на севере снижены. Максимум в этом спектре приходится на виргинильные и взрослые вегетативные особи, минимум в спектрах характерен для ювенильных и имматурных групп, что обусловлено редкостью семенного размножения *C. calceolus*, так как успехи репродукции и прорастание семян зависят от опылителей и микоризообразующих грибов, активность которых, возможно на севере РТ снижена.

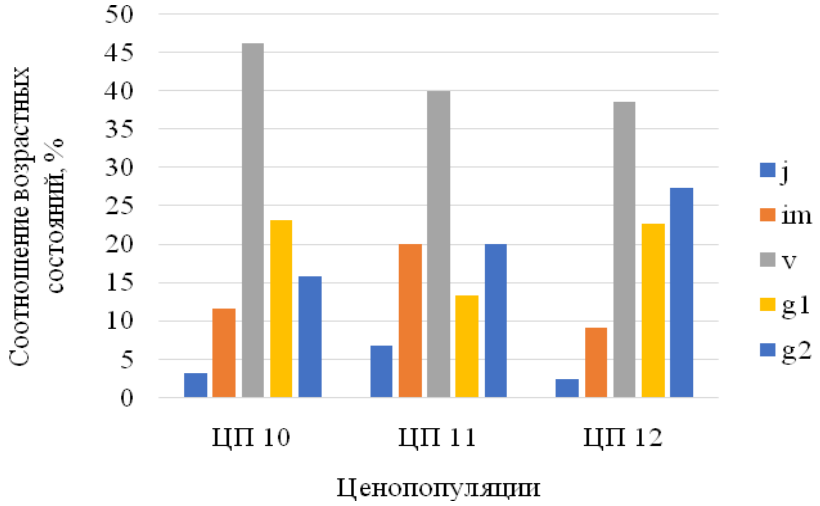


Рис. 11. Возрастная структура ценопопуляций *Cypripedium calceolus*
Возрастные группы: ювенильные (j); имматурные (im); виргинильные (v); молодые генеративные (g1); зрелые генеративные (g2).

Отмечено, что в популяциях *C. calceolus* на севере РТ, число куртин снижается – всего 7–8 куртин на 100 м², по сравнению с северо-западными ценопопуляциями в ООПТ «Семиозерка», где на 100 м² в среднем отмечается 25–30 куртин. Число побегов в куртинах

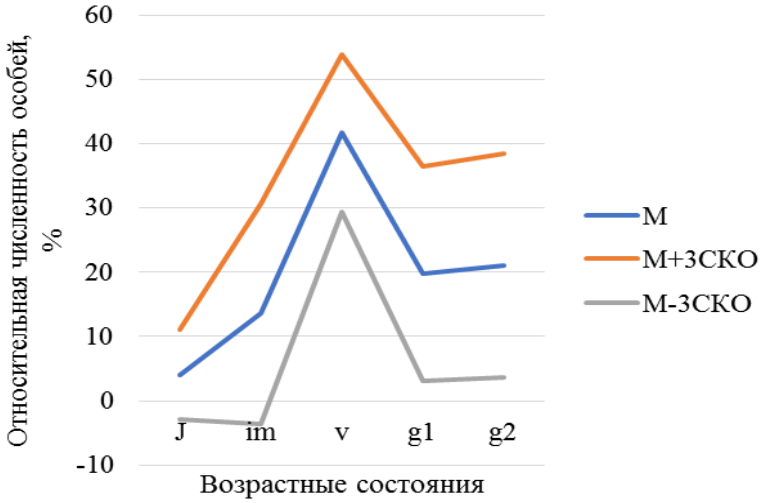


Рис. 12. Базовый спектр ценопопуляций *Cypripedium calceolus*
M – средние значения относительной численности особей каждой возрастной группы (в %); M±3СКО (среднее квадратичное отклонение).

(клонах) небольшое 2–3 шт., максимально 5, среднее число побегов в куртине на севере РТ – 3,2, на северо-западе – 6,5, максимально 12 побегов. На севере РТ часто отмечаются одиночные генеративные особи, не приступившие к формированию куртин, которые составляют 72 % от всех генеративных побегов.

В популяциях башмачка настоящего на территории Кировской области (Харина, 2019) и Марий Эл (Попугаева и др., 2016) также преобладают виргинильные и генеративные особи, которые образуют немногочисленные куртины. Подобную закономерность только на южной границе ареала *C. calceolus* отмечает В. В. Фатерыга (2019) в Крыму, где вид встречается на лесной прогалине с участием *Fagus sylvatica* L. и *Pinus sylvestris* L.

На основе показателей возрастности и эффективности по классификации Л. А. Животовского (2001) две ценопопуляции (ЦП10–11) являются «нормальными», в состоянии переходного типа. Напротив, в условиях сильного затенения ЦП *C. calceolus* (ЦП12), произрастающая в ельнике с липой – молодая, так как генеративных особей крайне мало (рис. 13). Цветение *C. calceolus* на северо-западе Татарстана начинается 24–26 мая и продолжается до 8–10 июня. На севре РТ цветение задерживается на неделю и начинается 3–6 июня и продолжается до 18–20 июня, причем в затененных участках – под пологом елей и пихт, например, 6.06.2018 и 10.06.2020 еще отмечались генеративные особи башмачка настоящего только в стадии развертывания бутонов (рис. 14).

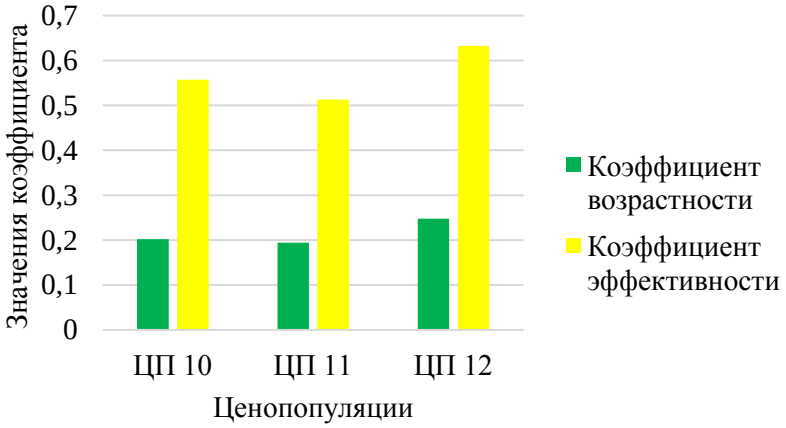


Рис. 13. Коэффициенты возрастности и эффективности ЦП *Cypripedium calceolus*

Рис.14. *Cypripedium calceolus* в Балтасинском р-не Республики Татарстан (Фото Н. Шафигуллиной)

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Несмотря на то, что видовой состав мхов в местообитаниях орхидей практически идентичен (во всех фитоценозах среди мхов доминирует *P. schreberi*) проективное покрытие и высота дерновинок существенно различаются для разных видов орхидей. Различия в обилии и развитии мхов являются важными условиями для распространения орхидей. С одной стороны, большинству исследованных видов орхидей необходимо присутствие мхов как гаранта влажности и сохранения микроклиматических условий для развития микоризообразующих грибов, способствующих также поддержанию жизнедеятельности большинства редких видов вересковых.

С другой стороны, моховой покров, по-видимому, необходим и для прорастания семян лесообразующих видов – ели и пихты, что в целом способствует сохранению типичных бореальных лесов в пограничных условиях. К сожалению, в подходящих местообитаниях для произрастания бриофильных видов *G. repens* и *N. cucullata* в Балтасинском и Лубянском лесничествах, данные виды найдены не были, что, возможно, связано с периодическими рубками лесов и требует дальнейших исследований этой территории.

В целом популяционная структура *P. bifolia* и *C. calceolus* в северных районах РТ имеют некоторые отличия от структуры их популяций в центральной части (нацпарк) и на северо-западе РТ. В условиях умеренно-прохладного климата с большим количеством осадков вегетационного периода на севере РТ, в елово-широколиственных и сосново-пихтово-еловых зеленомошных лесах развитие видов задерживается на 7–10 дней. В возрастной структуре *P. bifolia* и *C. calceolus* преимущественно отмечаются вегетативные особи. В ЦП *C. calceolus* заметно снижение куртинообразования в онтогенезе генеративных особей и в основном развитие одиночных генеративных растений. Изменение показателей возрастности и эффективности за 1–2 года исследований не столь информативны, только в динамике за 10–15 лет, на основе данных характеристик и показателя «дельта-омега» можно проследить цикличность популяционной динамики.

Благодарности. Авторы выражают признательность к.б.н., доц., Шайхутдиновой Г. А. (Казанский федеральный университет), а также работникам лесничеств Минлесхоза РТ в проведение экспедиций на севере Татарстана. Лично к.б.н. Аськееву О. В. (Институт проблем

экологии и недропользования АН РТ, г. Казань) за помощь в поиске орхидей у села Ципья Балтасинского р-на РТ.

Работа частично выполнена в рамках НИР: Подготовка определителя ключевых биотопов и объектов, подлежащих сохранению при освоении лесосек на территории Республики Татарстан, для нужд Министерства лесного хозяйства Республики Татарстан.

Список литературы

Бакин О. В., Рогова Т. В., Ситников А. П. Сосудистые растения Татарстана. – Издательство Казанского университета, 2000. – 496 с.

Блинова И. В. Эколого-биологические особенности *Platanthera bifolia* (L.) Rich. на северной границе ареала // Флористические и геоботанические исследования в Мурманской области (сб. научн. ст.) / [Ред. Н. А. Константинова]. – Апатиты, 1993. – С. 107–113.

Вахрамеева М. Г., Варлыгина Т. И., Татаренко И. В. Орхидные России (биология, экология и охрана): монография. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. – 437 с.

Вахрамеева М. Г., Денисова Л. В. Любка двулистная (*Plantanthera bifolia* (L.) Rich.) // Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений / [Ред. Г. И. Серебряков]. – М.: Издательство Московского государственного педагогического института им: В. И. Ленина, 1983. – С. 16–18 с.

Вахрамеева М. Г., Жирнова Т. В. Неоттеанте клобучковая // Биологическая флора Московской области. – 2003. – Вып. 15. – С. 50–61.

Животовский Л. А. Онтогенетические спектры, эффективная плотность и классификация популяций // Экология. – 2001. – № 1. – С. 3–7.

Заугольнова Л. Б. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга: автореферат дисс. ... д-ра биол. наук в форме научного доклада. – СПб: Санкт-Петербургский государственный университет, 1994. – 70 с.

Злобин Ю.А. Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста: монография. – Сумы: Университетская книга, 2009. – 263 с.

Иванов С. П., Холодов В. В. Анализ характера опыления безнектарных орхидей (Orchidaceae) в зависимости от их пространственного размещения // Вопросы развития Крыма (Научн.-практич. дискус.-аналит. сб.). – Симферополь: Таврия-Плюс, 2004. – Вып. 15: Проблемы инвентаризации Крымской биоты. – С. 57–65.

Иванов С. П., Фатерыга А. В., Тягнирядно В. В. Эффективность опыления орхидей (Orchidaceae), цветущих одиночно и группами // Бюллетень Никитского ботанического сада. – 2009. – Вып. 98. – С. 22–26.

Ишмуратова М. М., Набиуллин М. И., Суюндуков И. В., Ишбирдин А. Р. Орхидеи Башкирского заповедника и сопредельных территорий. – Уфа: Гилем, 2010. – 175 с.

Красная Книга Республики Татарстан (животные, растения, грибы) / [Гл. ред. А. А. Назиров]. – Казань: Идел-Пресс, 2016. – 760 с.

Переведенцев Ю. П., Шерстюков Б. Г., Наумов Э. П., Верещагин М. А., Хабутдинов Ю. Г., Исмагилов Н. В., Тудрий В. Д. Основные особенности климата последних десятилетий на территории Татарстана // Ученые записки Казанского государственного университета. Естественные науки. – 2008. – Т. 150, кн. 4. – С. 21–32.

Попугаева Т. А., Османова Г. О. Онтогенетическая структура ценопопуляций Башмачка настоящего *Cypripedium calceolus* L. в окрестностях деревни Коркатово // Альманах мировой науки. – 2016. – № 2-1 (5). – С. 23–24.

Рай Е. А., Бурова Н. В., Амосова И. Б., Паринова Т. А., Пучнина Л. В., Сидорова О. В. Руководство по сохранению орхидей при заготовке древесины в Архангельской области – Архангельск: Всемирный фонд дикой природы(WWF), 2017. – 164 с.

Редкие виды флоры Республики Татарстан / [Пред. ред. сов. Ф. С. Абдулганиев] – Казань: Издатель Сергей Бузукин, 2017. – 271 с.

Татаренко И. В. Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. – М.: Аргус, 1996. – 207 с.

Фардеева М. Б. Онтогенез *Cypripedium calceolus* L. // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола, 2002. – С. 114–120.

Фардеева М. Б. Экологические и биоморфологические закономерности пространственно-онтогенетической структуры популяций растений, динамика и мониторинг: автореф. дис. … д-ра биол. наук. – Казань: Казанский федеральный университет, 2014. – 45 с.

Фатерыга В. В. Современное состояние ценопопуляции *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) в Крыму // Экосистемы. – 2019. – Вып. 20. – С. 76–81.

Флора мхов России. Том 4. Bartramiales – Aulacomniales / [Отв. ред. М. С. Игнатов] – М: Товарищество научных изданий «КМК», 2018. – 543 с.

Харина В. А., Пересторонина О. Н. Оценка состояния ценопопуляции *Cypripedium calceolus* L. на северо-востоке Кировской области // Биодиагностика состояния природных и природно-техногенных систем: Матер. XVII Всероссийской научно-практической конференции с межд. участием (г. Киров, 2-5 декабря 2019 г.). – Киров, 2019. – С. 203–207.

Холодов В. В., Назаров В. В., Иванов С. П. Видовой состав пчел (Hymenoptera, Apoidea) опылителей некоторых видов орхидей в Крыму // Экосистемы Крыма их оптимизация и охрана (Тематич. сб. научн. тр.). – Симферополь: СГУ, 1998. – Вып. 10. – С. 81–86.

Царевская Н. Г. Любка двулистная // Биологическая флора Московской области. – 1975. – Вып. 2. – С. 11–17.

Ценопопуляции растений: основные понятия и структура / [Отв. ред. А. А. Уранов]. – М.: Наука, 1976. – 217 с.

Шафигуллина Н. Р., Каржавкина Е. Н., Зиятдинова З. Ф. Влияние различных факторов на продуктивность мохового покрова хвойных лесов Республики Татарстан // Экосистемы. – 2019. – Вып. 17 (47). – С. 44–55.

Vakhrameeva M. G., Tatarenko I. V., Varlygina T. I. et al. Orchids of Russia and adjacent countries (within the borders of former USSR) – Liechtenstein: A.R.G. Gantner Verlag Ruggell, 2008. – 690 p.

Fardeeva M. B., Lukyanova Yu. A., Shafigullina N. R. Rare orchids in the National Park "Nizhnyaya Kama" and adjacent territories in the north of Tatarstan (European part of Russia), their habitats and state of populations // Ekosistemy. 2020. Iss. 23. P. 166–182.

The article examines the populations of rare species of orchids *Cypripedium calceolus* (L.), *Epipactis helleborine* L., *Goodyera repens* (L.) R.Br, *Neottia nidus-avis* (L.) Rich., *Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter, *Platanthera bifolia* (L.) Rich. on the territory of the Republic of Tatarstan. The temperate continental climate prevails on the territory of Tatarstan, which is typical for the central part and northwestern regions of the Volga and Predkamye. In contrast, the north and northeast of Tatarstan are characterized by a moderately cool climate with a lot of precipitation during the growing season. Small fragments of the southern taiga complexes with green moss spruce and fir are formed in the north, in the Baltasi district. Dark coniferous species – spruce and fir are dominated in the north-east along the river Vyatka in Lubyanskoye forestry in coniferous-deciduous forests. Such habitats are characterized by the predominance of typically boreal and boreal-nemoral species of shrubs, grasses and mosses. Rare species have been recorded: *Pyrola media* Sw., *P. chlorantha* Sw., *Diphasiastrum complanatum* (L.) Holub, *Hypopitys monotropa* Crantz, *Viola selkirkii* Pursh ex Goldie. Orchid populations have some features. The development and flowering of *Platanthera bifolia* and *Cypripedium calceolus* occur 7–10 days later in comparison with central and northwestern regions of Tatarstan. Virginal and adult vegetative individuals predominate in the population structure. Generative individuals of *C. calceolus* in spruce-broad-leaved and pine-spruce with fir forests often do not form clones; their share is 72 % of all generative plants. The number of shoots of *C. calceolus* clones decreases and makes in average 3.2 shoots. On the contrary, the number of shoots in clones of the northwestern populations is equal to 6.5. The share of generative individuals of the studied populations of *P. bifolia* is 25 % on average and it significantly decreases in the populations of the recreational zone of the National Park. The species grows here in dry pine forests on compacted soil, and, probably, tourists pick flowers up for bouquets. Populations of *N. cucullata* and *G. repens* are found only in the protected and buffer zones of the National Park. The age structure is full-term though the share of generative plants is quite low and averages 34 % for *N. cucullata*, and only 15 % for *G. repens. N. cucullata and G. repens* have not been found yet in habitats with suitable abiotic and biotic conditions in the north and north-east of Tatarstan. This fact requires further research. The species composition of mosses is almost identical in the habitats of orchids (*Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., dominates among mosses in all phytocenoses, but the projective cover and height of the moss tufts differ significantly. Typically boreal and hemiboreal species are registered: *P. schreberi Dicranum polysetum* Sw., *Dicranum scoparium* Hedw., *Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst, *Rhodobryum roseum* (Hedw.) Limpr., *Hylocomium splendens* (Hedw.) Bruch et al., *Ptilium crista-castrensis* (Hedw.) DeNot. A rare species – *Plagiomnium drummondii* (Bruch&Schimp.) T.J. Kop. is identified in the north of the Republic of Tatarstan. The abundance and development of mosses, as guarantors of humidity and preservation of microclimatic conditions, are important conditions for the growth of symbiotrophic fungi that contribute to the maintenance of orchids and many species of boreal forests on the southern border of their distribution.

Key words: Orchidaceae, population, population structure, age structure, abundance, density, habitat, moss diversity.

Поступила в редакцию 15.09.20

СОДЕРЖАНИЕ

Горбунов Р. В., Горбунова Т. Ю., Табунщик В. А., Дрыгваль А. В. Структура и межгодовая динамика радиационного баланса региональных экосистем равнинного Крыма . **5**

Рябушко Л. И. Микрофитобентос Филлофорного поля Зернова (Чёрное море) **16**

Иванова А. В., Костина Н. В., Васюков В. М. Таксономическое разнообразие семейства Fabaceae на территории Самаро-Ульяновского Поволжья **32**

Деревенская О. Ю., Уразаева Н. А. Оценка восстановления сообществ зоопланктона озер системы Лебяжье после проведения мероприятий по экореабилитации **48**

Шайхутдинова А. А. Межсезонная динамика гидрохимических и гидробиологических показателей минерализованной реки Тузлукколь (Оренбургская область) под влиянием природных и антропогенных факторов **59**

Потапенко И. Л. Декоративные деревья и кустарники поселка Рыбачье (Юго-Восточный Крым) **69**

Аверьянова Е. А. К определению орхидей (Orchidaceae) Сочинского Причерноморья по микроморфологическим признакам семян **84**

Просянникова И. Б., Бодько Д. В. Анатомические особенности гемипаразита *Odontites luteus* (Orobanchaceae) в условиях Предгорного Крыма **93**

Эрст А. А. Особенности прорастания семян и развития зародышей представителей семейства Ranunculaceae **100**

Ибрагимова Э. Э., Эмирова Д. Э. Оценка экотоксического действия различных концентраций раундапа на *Saccharomyces cerevisiae* **111**

Ковалева М. А. Моллюск-камнеточец *Rocellaria dubia* (Gastrochaenidae) в бухтах Севастополя (Черное море, Крым) **118**

Костин С. Ю. Была ли красная куропатка в Крыму? **124**

Колесников В. В., Машкин В. И. Фрактальность динамики численности белки **133**

Ярыш В. Л., Антонец Н. В., Ярыш Г. Е. Динамика численности хищных млекопитающих Карадагского природного заповедника **141**

Багрикова Н. А., Резников О. Н., Перминова Я. А. Возрастная структура и современное состояние ценопопуляций *Clematis flammula* (Ranunculaceae), натурализовавшегося на территории Крымского полуострова **152**

Фардеева М. Б., Лукьянова Ю. А., Шафигуллина Н. Р. Особенности местообитаний и состояние популяций редких орхидей (Orchidaceae) Национального парка «Нижняя Кама» и сопредельных территорий на севере Татарстана (Европейская Россия) **166**

CONTENT

Gorbunov R. V., Gorbunova T. Yu., Tabunshchik V. A., Drygval A. V. Structure and interannual dynamics of the regional ecosystems radiation balance of the plain Crimea **5**

Ryabushko L. I. Microphytobenthos of Zernov's Phyllophora Field (the Black Sea)..... **16**

Ivanova A. V., Kostina N. V., Vasjukov V. M. Taxonomic diversity of the Fabaceae on the territory of Samara-Ulyanovsk region **32**

Derevenskaya O. Y., Urazaeva N. A. Assessment of the recovery of zooplankton communities in the Lebyazhye lakes after eco-rehabilitation measures **48**

Shayhutdinova A. A. Inter-seasonal dynamics of hydrochemical and hydrobiological indicators of the mineralized Tuzlukkol river (Orenburg region) under the natural andanthropogenic factors influence **59**

Potapenko I. L. Ornamental trees and shrubs in Rybachye settlement (South-Eastern Crimea) **69**

Averyanova E. A. Definition of orchids (Orchidaceae) of the Sochi Black Sea Region by micromorphological characteristics of seeds **84**

Prosiannikova I. B., Bodko D. V. Anatomical features of hemiparasite *Odontites luteus* (Orobanchaceae) in the conditions of Piedmont Crimea **93**

Erst A. A. Features of seed germination and embryo development of representatives of the family Ranunculaceae..... **100**

Ibragimova E. E., Emirova D. E. Assessment of ecotoxic action of various roundup concentrations on *Saccharomyces cerevisiae* **111**

Kovaleva M. A. Rock-borer bivalvia *Rocellaria dubia* (Gastrochaenidae) in the bays of Sevastopol (Crimea, Black Sea) **118**

Kostin S. Yu. Was there a rock partridge in Crimea? **124**

Kolesnikov V. V., Mashkin V. I. Fractality of the dynamics of the number of squirrel..... **133**

Yarys V. L., Antonet N. V., Yarysh G. E. Monitoring of predatory mammals in the Karadag nature reserve..... **141**

Bagrikova N. A., Reznikov O. N., Perminova Ya. A. Age structure and current state of cenopopulations of *Clematis flammula* (Ranunculaceae), naturalized in the Crimean peninsula .. **152**

Fardeeva M. B., Lukyanova Yu. A., Shafigullina N. R. Rare orchids in the National Park "Nizhnyaya Kama" and adjacent territories in the north of Tatarstan (European part of Russia), their habitats and state of populations..... **166**